Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

EPLEFPA Dijon Quetigny Plombières-lès-Dijon
Site de Quetigny (21) • LEGTA Olivier de Serres
Classe préparatoire ATS (Adaptation Technicien Supérieur) Biologie
Préparation des Concours agronomiques et vétérinaires (voie C)

ENSEIGNEMENT DE BIOLOGIE • COURS
Partie A. L'unité et la diversité du monde vivant
Sous-partie A.3. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle des organismes
[A.3.1. La construction de l'organisme]

Chapitre 6

Construction d'une Angiosperme Eudicotylédone

Objectifs : extraits du programme

3. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle des organismes	**Dans des groupes très dissemblables, la construction d'un organisme met en jeu des mécanismes comparables et des liens de parenté sont mis en évidence. D'un point de vue biologique, les relations interspécifiques peuvent s'avérer très étroites.**
3.1. La construction de l'organisme	
3.1.2. La construction d'une Angiosperme dicotylédone	
° Les étapes du développement embryonnaire	- Les grandes étapes du développement embryonnaire sont étudiées à partir du zygote des Angiospermes dicotylédones. - L'organisation des différents types de graines est reliée aux rôles de la graine. **[TP A3]** **Mots-clés** [Stades embryonnaires, mérèse, méristèmes primaires, cotylédons, polarisation apico-basale, réserves de la graine, téguments de la graine]
° Le fonctionnement des apex racinaire et caulinaire	- Les caractères des cellules méristématiques sont présentés ainsi que leurs rôles dans le maintien de l'apex et dans la formation des cellules filles. **[TP A4]** **Mots-clés** [Développement indéfini, mérèse, méristèmes histogène et organogène] *Les approches génétiques relatives au fonctionnement du méristème et les modèles de régulation génétique sont hors programme.* *La dominance apicale n'est pas attendue.*
° Le grandissement cellulaire et l'histogenèse	- Les processus cytologiques du grandissement cellulaire et le mécanisme d'action de l'auxine sont présentés. - Le processus de différenciation est étudié à partir de l'exemple d'un vaisseau xylémien. **[TP A4]** **Mots-clés** [Phytomère, auxèse, lignification, mort cellulaire programmée] *Les tropismes ne sont pas attendus.*
° Les méristèmes secondaires et la croissance en épaisseur	- La mise en place du cambium et du phellogène ainsi que leur fonctionnement saisonnier sont présentés. **[TP A5]** **Mots-clés** [Assises génératrices, bois, liber, suber, phelloderme, initiales, plans de division]

Introduction

On appelle **développement** ou **ontogenèse** ***l'ensemble des phénomènes permettant d'assurer la transformation d'un zygote en organisme adulte capable de se reproduire*** (encadré A-B). Il s'agit donc de la construction d'un **organisme viable** et **apte à se reproduire**. Au sens le plus large, le développement ***peut aussi inclure les processus de vieillissement et de sénescence***.

Le **développement** doit pouvoir être situé dans le **cycle de développement des Angiospermes** (encadré B). Chez les Angiospermes, on distingue deux étapes principales dans le développement :

- Le **développement embryonnaire (= embryogenèse)** : ***ensemble des processus allant de la fécondation jusqu'à l'édification complète de l'embryon de la graine (y compris sa déshydratation et sa mise en dormance)***.

Un certain nombre d'aspects sera précisé lors de l'étude du point **B.2.3.1 : Les réponses physiologiques aux variations saisonnières de l'approvisionnement trophique chez les Angiospermes** (voir chapitre 18).

- Le **développement post-embryonnaire** : ***ensemble des processus d'édification de la plante allant de la germination (incluse) à la mort de l'organisme***.

Le **développement post-embryonnaire** se déroule ***pendant l'ensemble de la vie de l'organisme*** sans interruption à partir de la germination ; on parle de **développement indéfini** de la plante. Il se base sur **trois processus cellulaires majeurs** :

- La ***prolifération des cellules par mitoses*** (**mérèse**),
- L'***allongement des cellules*** (**auxèse**),
- L'***acquisition par les cellules de particularités structurales leur conférant une spécialisation fonctionnelle*** (**différenciation**).

Comment s'effectue le développement embryonnaire et post-embryonnaire chez les Angiospermes ?

[Étude réduite aux 'dicotylédones' par le programme]

Ce chapitre ne peut être compris sans le complément 4 (histologie végétale) et les TP de biologie végétale, notamment les TP A3-A4-A5). Il doit aussi être mis en lien avec les chapitres et TP des parties B et C traitant de physiologie végétale.

Encadré A Le vocabulaire des cycles de développement (particulièrement ceux des végétaux)

➢ **Cycle de vie** = **cycle biotique** = **cycle biologique** = **cycle vital** = **cycle de reproduction** = **cycle de développement** = ***ensemble cyclique du déroulement de la vie d'un organisme eucaryote impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation***.

➢ **Phase** : ***épisode chromosomique associé à un cycle de reproduction, pouvant être haploïde (haplophase) ou diploïde (diplophase)***.

>> ***Si la méiose est immédiatement suivie de la fécondation (sans mitoses)*** : **cycle diplophasique** (ou **diplobiontique**, ou **diploïde**). Cas des Métazoaires.

>> ***Si la fécondation est immédiatement suivie d'une méiose (le zygote la subit immédiatement)*** : **cycle haplophasique** (ou **haplobiontique**, ou **haploïde**). Cas de nombreux 'champignons'.

>> **La plupart des cycles végétaux sont haplodiplophasiques** (**haplodiplobiontiques**). Cas de nombreuses 'algues' et des Embryophytes, dont les Angiospermes.

➢ **Génération** : ***étape du cycle vital comprenant au moins une mitose (= développement végétatif)***.

Une génération va du zygote ou d'une spore jusqu'à la production de gamètes ou de spores après un épisode végétatif plus ou moins long (pas de génération si fécondation juste après méiose, ou si méiose juste après fécondation).

Si **1 génération** dans le cycle : **cycle monogénétique** [cas des Métazoaires]
Si **2 générations** : **cycle digénétique** [cas de nombreuses 'plantes' dont les Angiospermes]
Si **3 générations** : **cycle trigénétique**.

➢ **Spore** = ***cellule généralement haploïde dont les divisions cellulaires (mitoses) produisent généralement un gamétophyte***. Ce **gamétophyte** est une ***génération haploïde qui produit des gamètes***.

➢ **Gamète** : ***cellule haploïde qui subit la fécondation***. Après fécondation, il y a obtention d'un **zygote** qui subit des mitoses et donne le **sporophyte *diploïde***. Nous allons voir que, chez les Angiospermes, la situation est un peu particulière parce qu'il y a **double fécondation**.

NB Chez les Angiospermes (comme chez des nombreux végétaux), ***les cellules obtenues après méiose ne sont pas des gamètes*** : ce sont des « **spores** » (**macrospore** pour la spore femelle, **microspore** pour la spore mâle). En subissant des **mitoses à l'état haploïde** (n > n), elles génèrent un **gamétophyte** (gamétophyte femelle : **sac embryonnaire** ; gamétophyte mâle : **grain de pollen**). Notons que la génération gamétophytique est assez réduite chez les Angiospermes.

Voir partie chapitre 24 (La reproduction des Angiospermes)

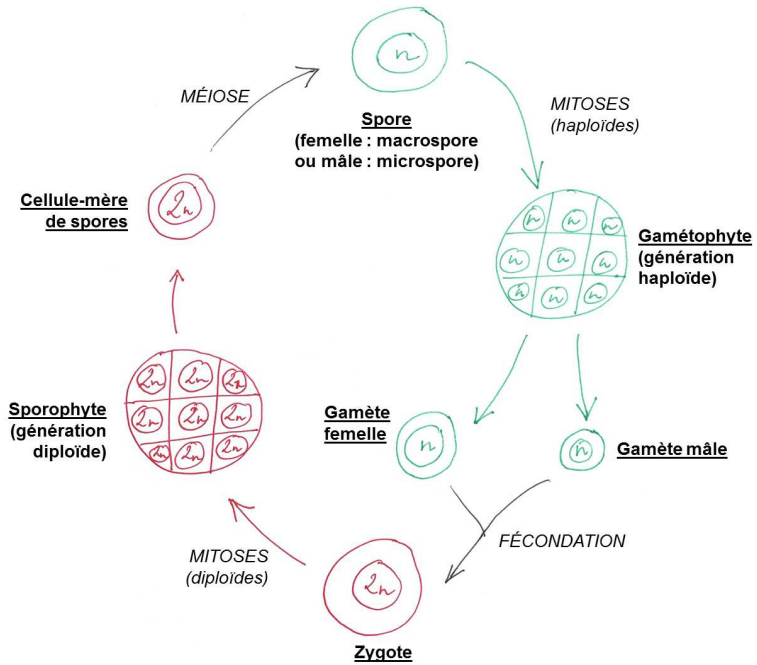
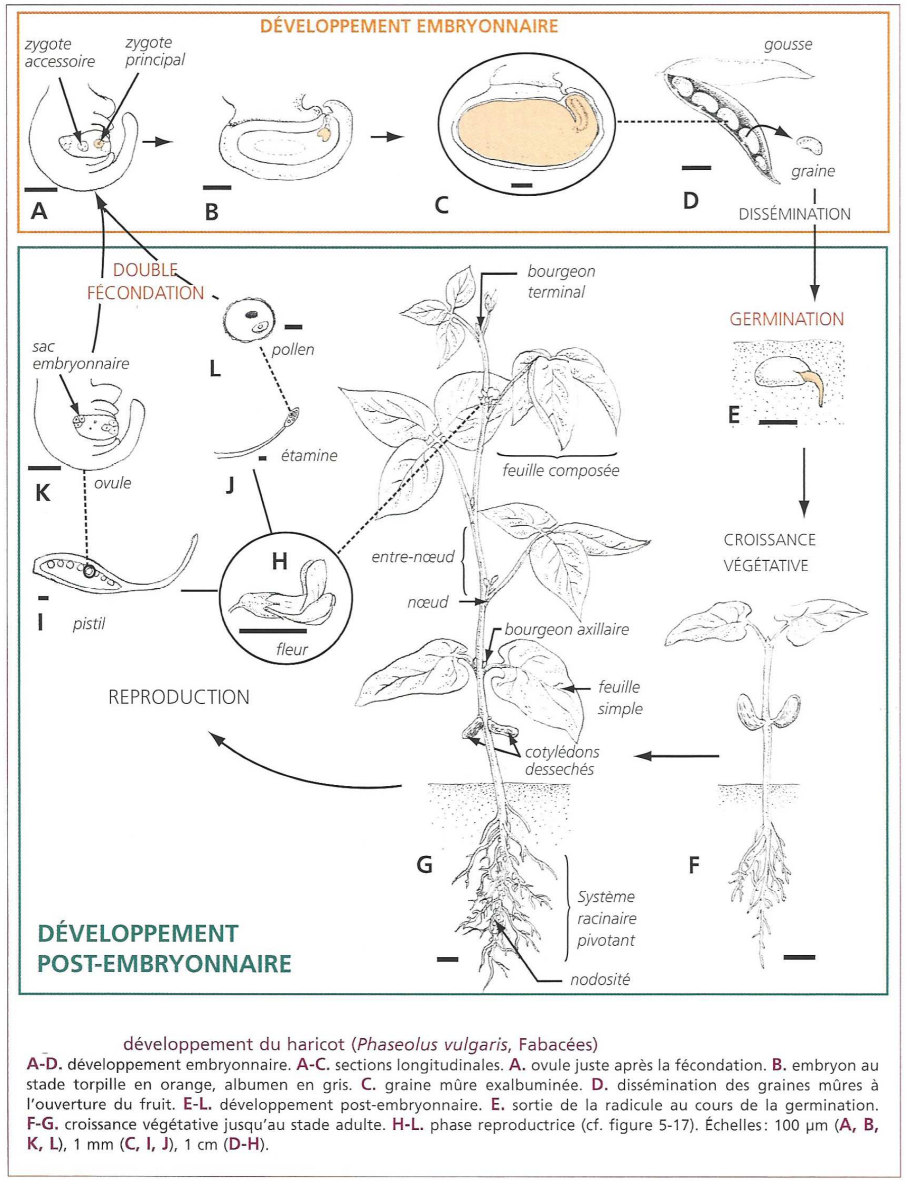


Figure a. Représentation générale d'un cycle vital digénétique (2 générations : gamétophyte + sporophyte) haplodiplophasique (phase haploïde en vert, phase diploïde en rouge).

Encadré B Cycle de développement des Angiospermes



développement du haricot (*Phaseolus vulgaris*, Fabacées)
A-D. développement embryonnaire. **A-C.** sections longitudinales. **A.** ovule juste après la fécondation. **B.** embryon au stade torpille en orange, albumen en gris. **C.** graine mûre exalbuminée. **D.** dissémination des graines mûres à l'ouverture du fruit. **E-L.** développement post-embryonnaire. **E.** sortie de la radicule au cours de la germination. **F-G.** croissance végétative jusqu'au stade adulte. **H-L.** phase reproductrice (cf. figure 5-17). Échelles : 100 µm (**A, B, K, L**), 1 mm (**C, I, J**), 1 cm (**D-H**).

Figure a. Une première vision. D'après MEYER *et al.* (2008).

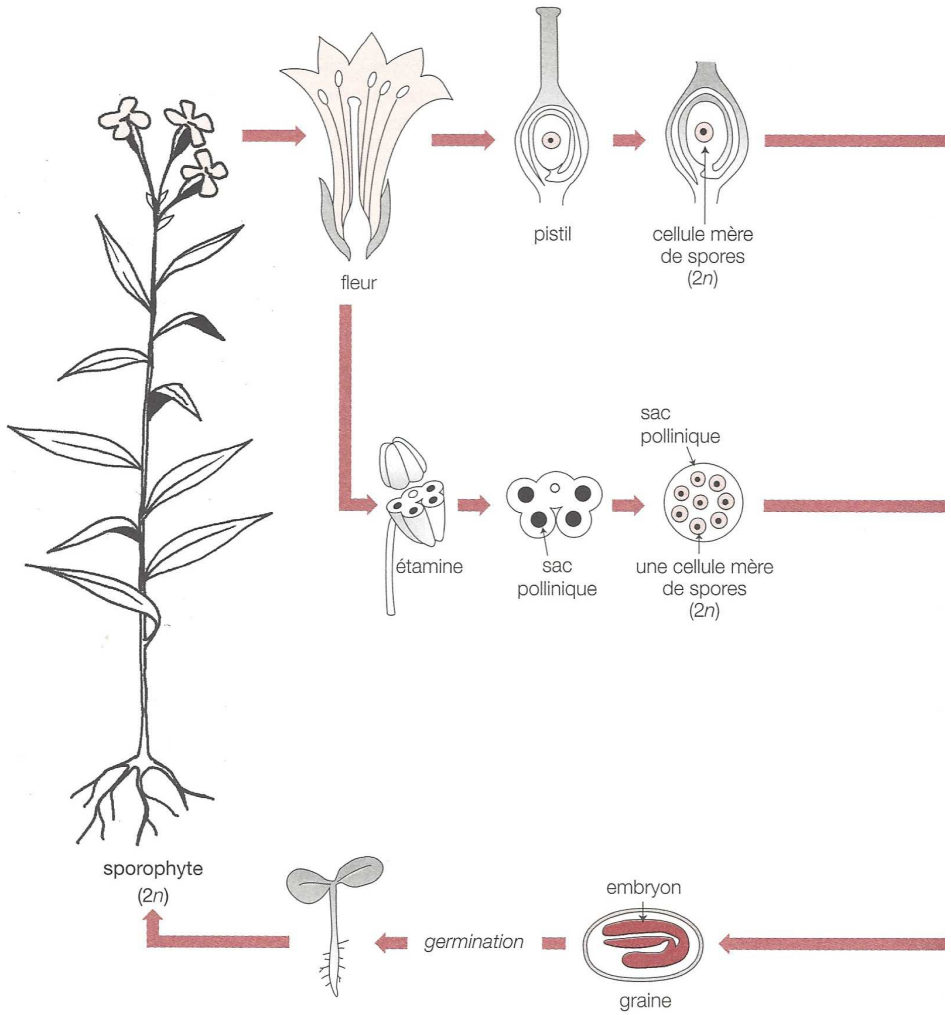


Figure b. <u>Une autre vision (1/2)</u>. D'après KLEIMAN (2001).

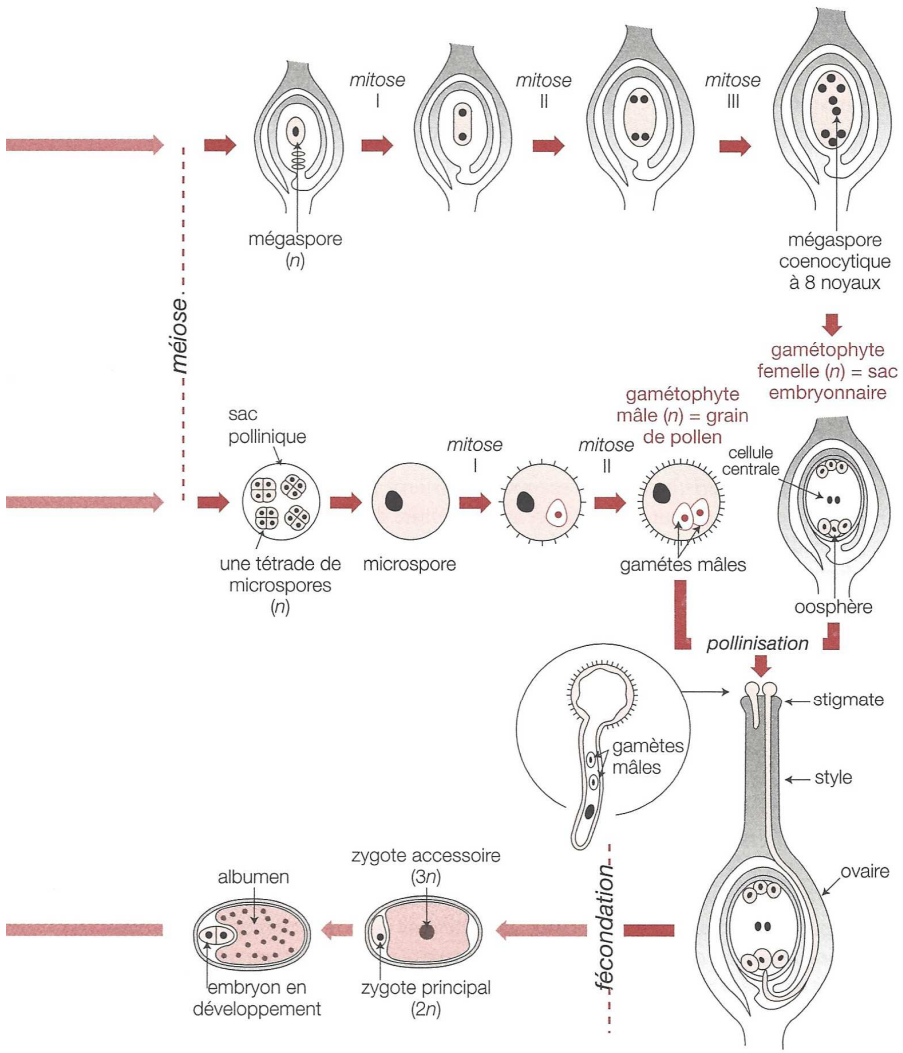


Figure b. <u>Une autre vision (2/2)</u>. D'après KLEIMAN (2001).

À vous de jouer !		
Savoirs à construire		
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Analyser, observer et raisonner	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	

Pistes de réflexion et d'exploitation des figures incomplètes du chapitre

- *En utilisant les informations données dans le texte et les indications données par l'enseignant à l'oral,* ***complétez*** *les légendes manquantes des figures du chapitre.*

I. Le développement embryonnaire et les processus associés

- Comme nous venons de le voir, le **développement embryonnaire** ou **embryogenèse** s'étend ***de la fécondation (qui est double chez les Angiospermes) jusqu'à l'édification complète de l'embryon de la graine, y compris sa mise en dormance dans l'attente de la germination***.

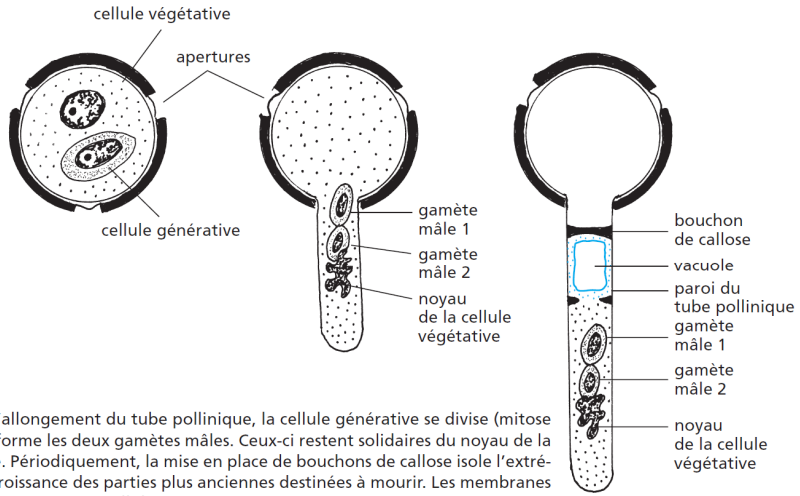
A. En amont de l'embryogenèse : la fécondation siphonogame et double chez les Angiospermes

1. Les gamétophytes, acteurs de la fécondation

a. Le grain de pollen, gamétophyte mâle mobile

- Chez les Angiospermes, le **gamétophyte mâle** est **produit et libéré par les anthères des étamines** : il s'agit du **grain de pollen** (figures 1-2), ***double cellule limitée par une paroi épaissie (riche en sporopollénine) comprenant deux noyaux haploïdes*** : un **noyau végétatif** qui ***subit l'expression génétique et assure notamment la germination du grain de pollen***, et un **noyau génératif** qui ***subit une mitose (appelée mitose gamétogène) lors de la germination du tube pollinique***, donnant deux **gamètes mâles** (parfois appelés **spermaties** ou encore **« spermatozoïdes »** – même si ces gamètes ne possèdent pas de flagelle).

Voir chapitre 24 (Reproduction des Angiospermes)



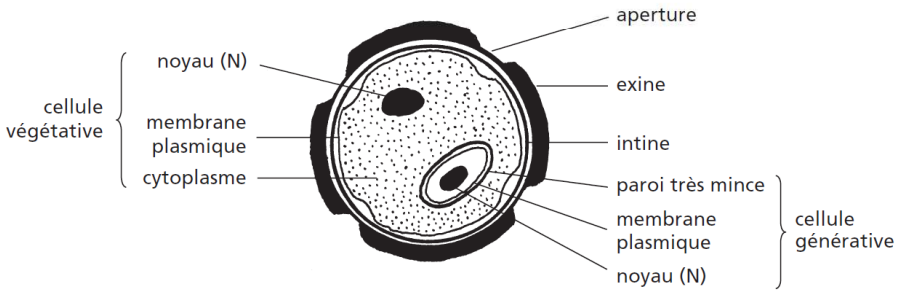
Dès le début de l'allongement du tube pollinique, la cellule générative se divise (mitose gamétogène) et forme les deux gamètes mâles. Ceux-ci restent solidaires du noyau de la cellule végétative. Périodiquement, la mise en place de bouchons de callose isole l'extrémité vivante en croissance des parties plus anciennes destinées à mourir. Les membranes cellulaires adossées aux parois cellulaires ne sont pas représentées.

FIGURE 1. Le grain de pollen et sa germination. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- Notez dès à présent que le grain de pollen est **mobile** (***il subit un déplacement***) mais **non motile** (***son déplacement est passif et non pas dû à une mise en mouvement active propre***). Le déplacement est souvent ***assuré par le vent*** (**anémogamie** = **anémophilie**) ou des ***Insectes*** (**entomogamie** = **entomophilie**).

➤ Structure du grain de pollen

Le grain de pollen est fait de deux cellules haploïdes de tailles très inégales : la **cellule végétative** — de grande taille — et la **cellule reproductrice** de petite taille incluse dans la plus grande. La cellule reproductrice est aussi appelée **cellule spermatogène** et **cellule générative**.
Le grain de pollen présente une double paroi : la couche interne (**intine**) mince est surtout cellulosique alors que la couche externe (**exine**) plus épaisse est constituée de **sporopollénine** et de protéines (glycoprotéines). Cette paroi comporte des **pores** (ou apertures). Ce ne sont pas de véritables orifices : à ce niveau, l'intine est plus épaisse mais l'exine est discontinue et amincie



La structure du grain de pollen.

Le pollen est en général formé de 2 cellules (pollen bicellulaire). La plus grosse cellule (cellule végétative) possède une paroi à double couche (exine et intine) et elle englobe la plus petite dite cellule générative qui est dotée d'une paroi très mince. À la différence de la cellule générative, la cellule végétative est riche en organites.

À maturité, le grain de pollen est déshydraté, chargé en réserves, en vie ralentie et sa longévité va de quelques heures à la centaine de jours selon l'espèce.
Ultérieurement, la cellule spermatogène formera par mitose les deux **gamètes mâles**.

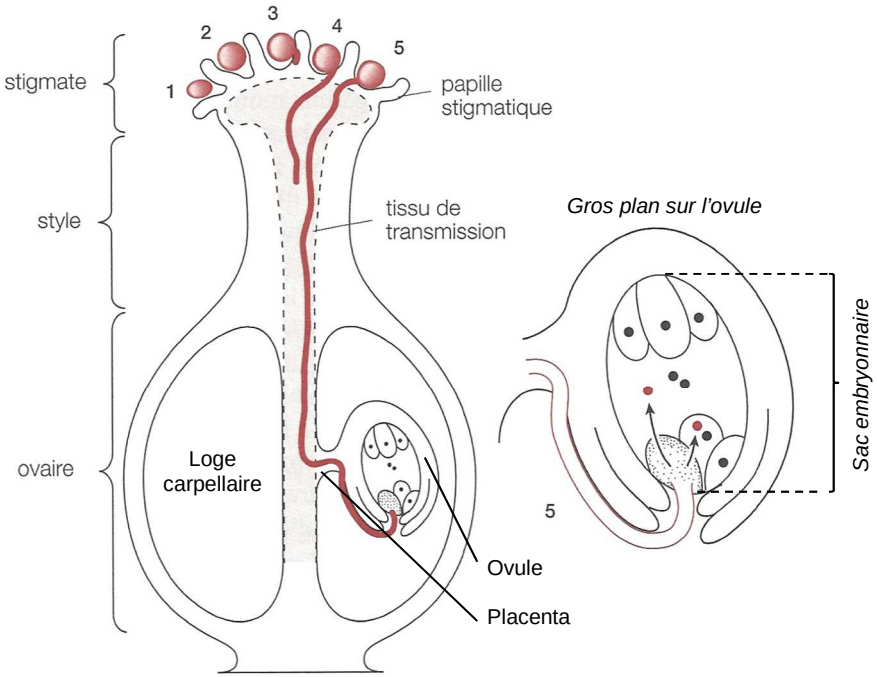
FIGURE 2. Structure plus précise et détaillée du grain de pollen. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

b. Le sac embryonnaire, gamétophyte femelle fixe enfermé dans l'ovaire

- Le **sac embryonnaire** (figure 5) est le ***gamétophyte femelle qui dérive par mitoses d'une macrospore***. Il se situe dans un **ovule**, lui-même situé dans l'**ovaire** de la fleur (figure 3). On appelle **nucelle** le ***tissu au sein duquel se développe le sac embryonnaire*** ; celui-ci ***se résorbe souvent après fécondation, les substances qu'il contient servant à la nutrition de l'embryon***. Il est entouré de **téguments** dont l'interruption s'appelle le **micropyle**, ***lieu de pénétration du tube pollinique dans le sac embryonnaire*** (figures 3-4). Au pôle opposé au micropyle, on trouve une ***zone où divergent les tissus conducteurs qui irriguent les téguments*** qu'on appelle la **chalaze**.

Attention, le mot « ovule » n'a rien à voir avec un gamète et a donc un sens très différent de celui qu'il a dans le monde animal.

- On peut distinguer les **ovules droits** ou **orthotropes**, les **ovules renversés** ou **anatropes** et les **ovules campylotropes** en fonction de la position du **funicule**, ***lien entre placenta et ovule*** (figure 4).



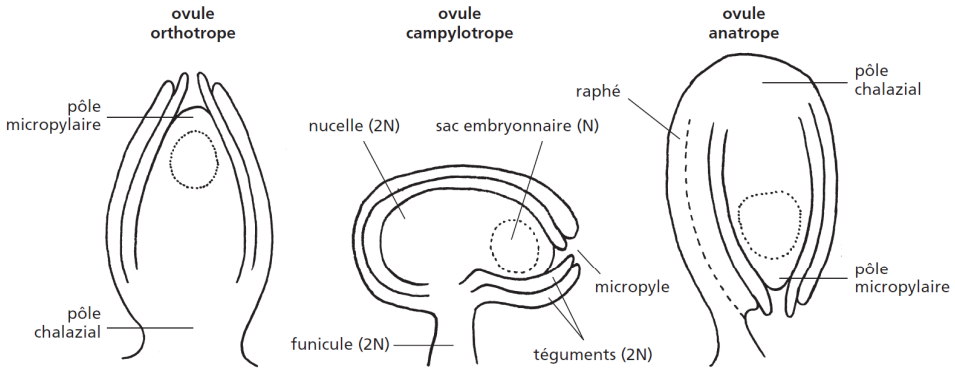
1. Contact et adhésion du pollen à la surface stigmatique. **2.** Hydratation du pollen. **3.** Germination du tube pollinique. **4.** Croissance du tube pollinique dans les tissus du pistil. **5.** Double fécondation.

FIGURE 3. Germination du tube pollinique et double fécondation chez les Angiospermes avec localisation des structures principales. D'après KLEIMAN (2001).

Le tube pollinique est représenté en bordeaux. Les numéros correspondent aux étapes allant du dépôt du pollen sur le stigmate à la double fécondation.

- Chez la **plupart des Angiospermes** (chez les Euangiospermes pour être précis), ce sac embryonnaire comprend **huit noyaux haploïdes** répartis de manière polarisée (figure 5) :
  - Au **pôle micropylaire**, on trouve deux **synergides**, ***cellules pouvant présenter des digitations du cytoplasme (ce qu'on nomme « appareil filiforme ») à cause d'épaississements de la paroi***. Entre les synergides se trouve l'**oosphère** qui est le ***gamète femelle***.
  - Au centre, on trouve la **cellule centrale** ***pourvue de deux noyaux et de grande taille***.
  - Au pôle chalazial, on trouve les **antipodes**, ***trois cellules qui dégénèrent après fécondation***.

Les téguments de l'ovule sont à l'origine des téguments de la graine et la paroi de l'ovaire est à l'origine du fruit.



Les différents types d'ovules.

L'ovule est porté par le funicule implanté au niveau du placenta de l'ovaire. Les 2 téguments interrompus au niveau du micropyle recouvrent le nucelle qui contient le sac embryonnaire. Chez l'ovule anatrope, le raphé est la zone où le funicule et les téguments sont soudés. Les cellules des téguments et du nucelle sont diploïdes (2N) comme toutes celles de la plante. Les noyaux des cellules du sac empryonnaire sont haploïdes (N)

FIGURE 4. Typologie des ovules. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

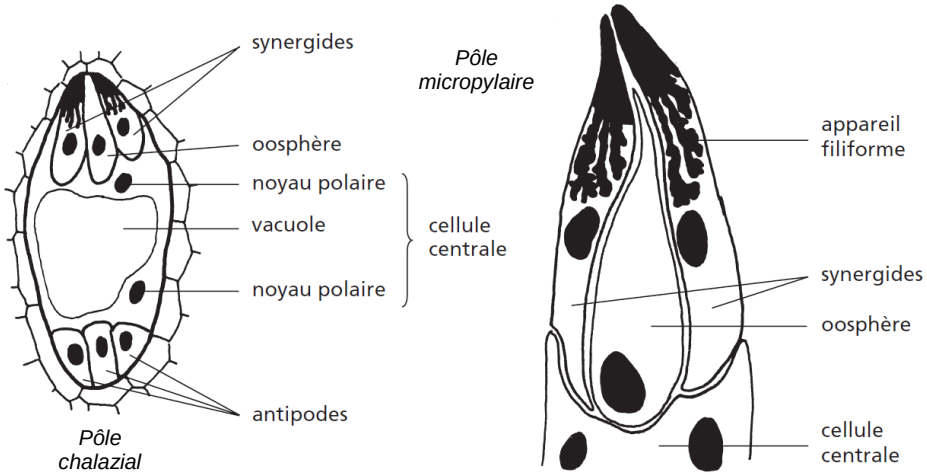


Schéma de sac embryonnaire de type polygonum.

Les 8 noyaux cellulaires haploïdes sont répartis dans 7 cellules ; la cellule centrale renferme 2 noyaux. Le pôle micropylaire comporte 3 cellules : 2 synergides et une oosphère.

FIGURE 5. Sac embryonnaire d'un *Polygonum*. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

2. Un tube pollinique qui permet la siphonogamie

- Par opposition aux groupes végétaux où la fécondation se fait par une ***cellule motile flagellée*** (on parlera de **zoïdogamie**), la **fécondation chez les Angiospermes** se fait par ***germination et croissance d'un tube pollinique*** (figures 1 et 3) : c'est la **siphonogamie**.
- *Les étapes de ce processus sont synthétisées à la figure 3 mais les mécanismes seront détaillés en fin d'année.*

Voir chapitre 24

3. Une double fécondation générant un zygote principal et un zygote accessoire

- **L'extrémité du tube pollinique pénètre par une des deux synergides** et traverse l'appareil filiforme. Au contact du cytoplasme, sa paroi terminale est lysée, ce qui conduit à la **décharge des deux gamètes mâles** (le noyau végétatif dégénère) (figure 3).
- L'un des gamètes mâles migre alors vers l'**oosphère** et la féconde, ce qui génère le ***zygote principal diploïde à l'origine de l'embryon***.
- L'autre gamète mâle migre vers la **cellule centrale** et la féconde, ce qui génère un ***zygote accessoire triploïde à l'origine de l'albumen***.
- Il y a donc bien **double fécondation**.

Voir chapitre 24

B. De l'ovule fécondé à la graine

- La **formation de la graine** comprend plusieurs événements :
  - L'**embryogenèse** au sens strict, c'est-à-dire ***l'édification de l'embryon à partir du zygote principal*** ;
  - La **formation de l'albumen** et l'**accumulation de réserves** ;
  - La transformation des téguments de l'ovule en **téguments de la graine** ;
  - La **déshydratation finale** et l'entrée en **vie ralentie**.

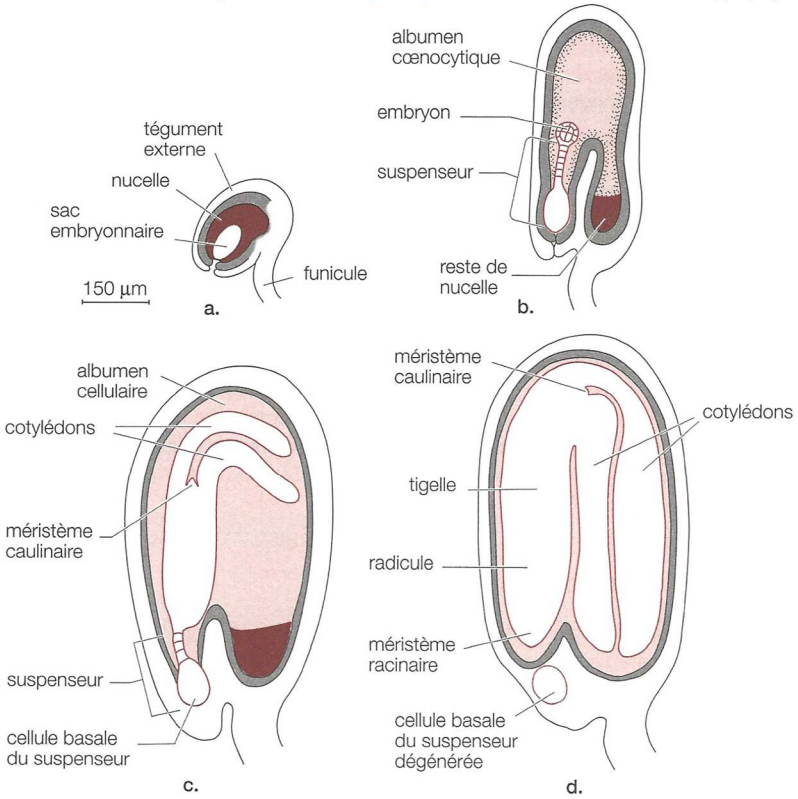
1. L'embyrogenèse, intense période de mérèse comprenant plusieurs stades et assurant la mise en place d'un embryon polarisé

- Chez les Eudicotylédones, le développement est souvent étudié chez les Brassicacées, particulièrement chez l'Arabette des Dames *Arabidopsis thaliana* et la Capselle bourse-à-pasteur *Capsella bursa-pastoris* (figure 6).

- Le développement embryonnaire est une intense période de **mérèse**, c'est-à-dire de ***multiplication des cellules par mitoses***. Si l'on s'intéresse spécifiquement à la **formation de l'embryon à partir du zygote** (figure 7), on peut remarquer que le zygote subit de **nombreuses divisions inégales** (la première l'est déjà !) et **asynchrones**. On découpe souvent en plusieurs étapes l'embryogenèse des Eudicotylédones :
  - **Stade proembryon** et **stade globulaire** (figure 7, a-d) : mise en place d'un *suspenseur* par division de la **cellule basale**. De la **cellule apicale** dérive le **domaine central** d'où dérive rapidement le **procambium** et le **domaine apical** à l'origine du **protoderme**. ***Certains auteurs séparent proembryon et stade globulaire sans que la distinction soit unanime, et d'autres considèrent que ce sont des synonymes ; on pourra parler d'embryon globulaire quand l'apex a clairement une forme sphérique***.

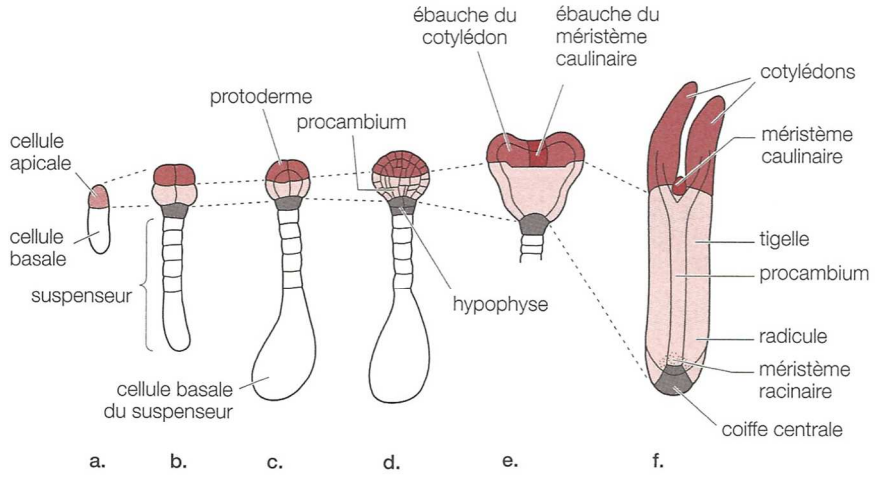
Dès la première division, une **polarité apico-basale** est ainsi mise en place.

  - **Stade cordiforme** (figure 7, e) : on assiste à la mise en place des ***ébauches de cotylédons dans la partie apicale*** et de ***l'ébauche du MAC*** = **méristème apical caulinaire**. En ***position basale de la structure en forme de cœur*** se trouve une zone nommée **hypophyse**. *Le suspenseur commence à dégénérer et est écrasé progressivement par l'embryon en développement.*
  - **Stade torpille** (figure 7, f + figure 6, c) : les structures s'individualisent dans l'embryon. On constate la présence de **cotylédons** plus nets considérés comme les ***premières feuilles embryonnaires (même s'ils deviennent rarement des feuilles fonctionnelles dans le cas des plantules issues de graines exalbuminées)***, d'un ***point végétatif*** correspondant au **méristème apical caulinaire (MAC)** (on l'appelle souvent la **gemmule** à ce stade), d'une **tigelle** (***ébauche de tige avec un procambium en son centre***), d'une **radicule** avec un **méristème apical racinaire (MAR)** et d'une **coiffe** dérivant de l'hypophyse.



Le développement de la graine chez les Brassicacées (arabette, capselle).— a. Ovule mature, juste avant la fécondation. **b.** L'albumen cœnocytique se développe au détriment du nucelle : les noyaux se trouvent en périphérie, le centre est ocupé par une vacuole. Le zygote principal forme le suspenseur et l'embryon. **c.** Le suspenseur dégénère côté chalaze et l'embryon se développe. L'albumen se cellularise. **d.** Graine mature exalbuminée. (Modifié d'après Esau, *Anatomy of Seed Plants*. Jonh Wiley and sons, 1977, et d'après Robinson Beers et coll., *The Plant Cell*, 4, 1992, pp. 1237–1249.)

FIGURE 6. Développement de la graine des Brassicacées : une vue d'ensemble.
D'après KLEIMAN (2001).



Le développement embryonnaire d'une Dicotylédone (Brassicacée).— Les trois domaines apical, central et basal sont représentés en couleur. (Modifié d'après West et Harada, *The Plant Cell*, 5, 1993, pp. 1361–1365 et d'après Laux et Jungens, *The Plant Cell*, 9, 1997, pp. 989–1000.)

FIGURE 7. Sac embryonnaire d'un *Polygonum*. D'après KLEIMAN (2001).

- **Stade embryon mature** (figure 6, d) : ***les structures typiques d'une plantule de graine se sont développées et sont en place***.

- Bilan : on notera la **présence d'ébauche de feuilles** (**cotylédons**, *transformés en structures de réserve dans les graines exalbuminées*), d'une **ébauche de tige** (**tigelle**), d'une **ébauche de racine** (**radicule**) et surtout des **méristèmes primaires** (**MAC**, **MAR**, **procambium**). Le terme **gemmule** fait référence à ***l'ébauche de bourgeon apical caulinaire qui inclut ou non les premières feuilles selon les auteurs***.

2. La mise en place de l'albumen (albuminogenèse), tissu à rôle nutritif

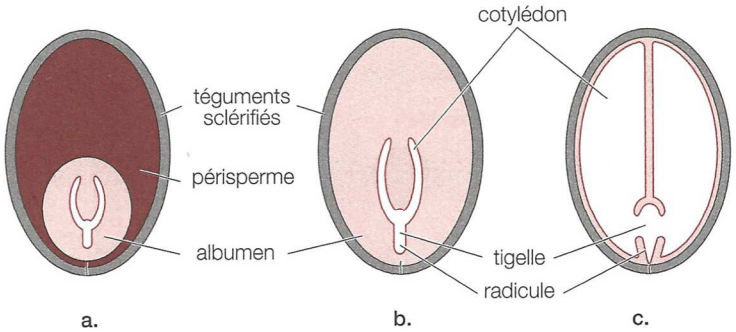
- L'**albumen** se met en place à partir du **zygote accessoire** ; il s'agit d'un **tissu triploïde** (3n) qui peut être **cœnocytique** (= **syncytial**[1] = ***noyaux dans un même cytoplasme issus de nombreuses mitoses sans cytocinèse***) ou **cellularisé**. *Il s'agit d'un* ***syncytium au début de l'albuminogenèse*** *qui évolue souvent vers une* ***structure cellularisée****, particulièrement dans les* ***graines exalbuminées***.
- Ce tissu permet la ***nutrition de l'embryon lors de l'embryogenèse*** mais peut aussi servir de ***tissu de réserve utilisé lors de la germination*** (cas des **graines albuminées**).

[1] Certains auteurs distinguent **cœnocyte** (= ***quand la structure est issue de nombreuses caryocinèses sans cytodiérèse***) et **syncytium** (= ***quand la structure est issue de la fusion du cytoplasme de nombreuses cellules***). Dans le cas présent, il s'agit donc ici d'un **cœnocyte** et non d'un ~~syncytium~~.

3. Une accumulation de réserves

a. Une localisation des réserves qui définit plusieurs types de graines

- On peut distinguer les types de graines suivants (figure 8) :
  - Les **graines albuminées** comme celle du Ricin. ***L'albumen y est développé et constitue le tissu de réserve***. *Le nucelle a disparu*.
  - Les **graines exalbuminées** comme celle des Fabacées. ***Les réserves sont localisées dans les cotylédons, transformés en tissus d'accumulation***. *L'albumen et le nucelle ont été consommés par le développement embryonnaire*.
  - Les **graines à périsperme** sont des ***graines (plutôt rares) chez lesquelles le nucelle n'a pas été complètement digéré et forme un tissu de réserve***, le **périsperme**. *Le périsperme peut être le* ***seul tissu de réserve*** *ou bien* ***cohabiter avec l'albumen*** *(cas de la graine de Poivrier)*.



Différents types de graines.— **a.** Graine à périsperme (Nymphéacées, Caryophyllacées). **b.** Graine albuminée (Poacées, Renonculacées, Apiacées). **c.** Graine exalbuminée (Fabacées, Brassicacées, Astéracées).

FIGURE 8. Typologie des graines. D'après KLEIMAN (2001).

b. Nature des réserves

- Les réserves peuvent être de nature :
  - **Amylacées** (figure 9) : mise en réserve d'**amidon** dans des **amyloplastes** (Ex certaines Fabacées).
  - **Protéiques** (figure 10) : accumulation de **protéines** dans le cytosol, le REG… Une réserve fréquente est la présence de ***vacuoles déshydratées renfermant de l'aleurone (protéine) cristallisée*** : ce sont les **grains d'aleurone** (ex. certaines Fabacées).

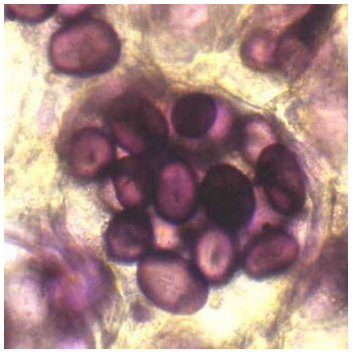


FIGURE 9. Amyloplastes colorés au lugol.
http://catice.ac-besancon.fr/svt/act_ped/svt_lyc/term/metabolismes/reserves/reserves.htm
(consultation novembre 2015).

- **Lipidiques** : présence de globules lipidiques (**oléosomes**) dans le cytosol ou accumulation dans des **oléoplastes** (ex. Tournesol, Colza…).
- Il y a souvent **quasi-dominance** ou **prépondérance** d'un **type de réserve** dans les graines d'une espèce donnée.

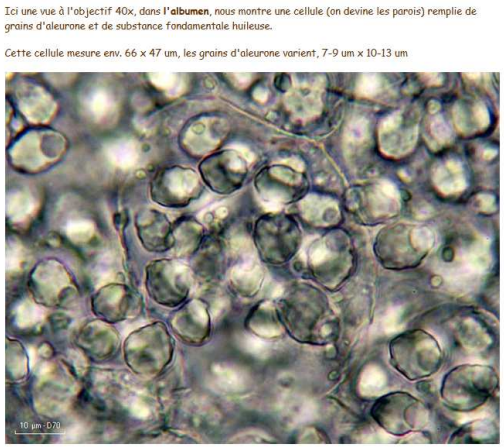


FIGURE 10 Grains d'aleurones dans une graine de Ricin.
http://www.microscopie.ch/articles/ricinus/ricinus.php (novembre 2015).

4. La transformation des téguments de l'ovule en téguments de la graine

- ***Les téguments de la graine ont pour origine ceux de l'ovule***. Lorsqu'il y a deux téguments dans l'ovule, les deux téguments peuvent persister ou bien seulement le tégument externe.
- L***e tégument ovulaire, lors de sa différenciation, s'étend, s'épaissit et se sclérifie*** (ajout de tanins, lignines… + mort des cellules), ce qui aboutit à un **revêtement résistant** de la graine.

Rappelons que la graine est une structure de résistance, capable de passer la mauvaise saison. C'est aussi une structure de dissémination, c'est-à-dire d'augmentation de l'aire de répartition d'une espèce dans un milieu.

Notons que les graines sont (initialement en tout cas) enfermées dans un fruit qui dérive de l'ovaire.

5. La déshydratation et l'entrée en vie ralentie

- Le développement de la graine s'accompagne :
  - D'une **déshydratation** progressive, pouvant atteindre 90 %.
  - D'une **entrée en vie ralentie**, c'est-à-dire un ***état où les activités métaboliques sont extrêmement réduites***.

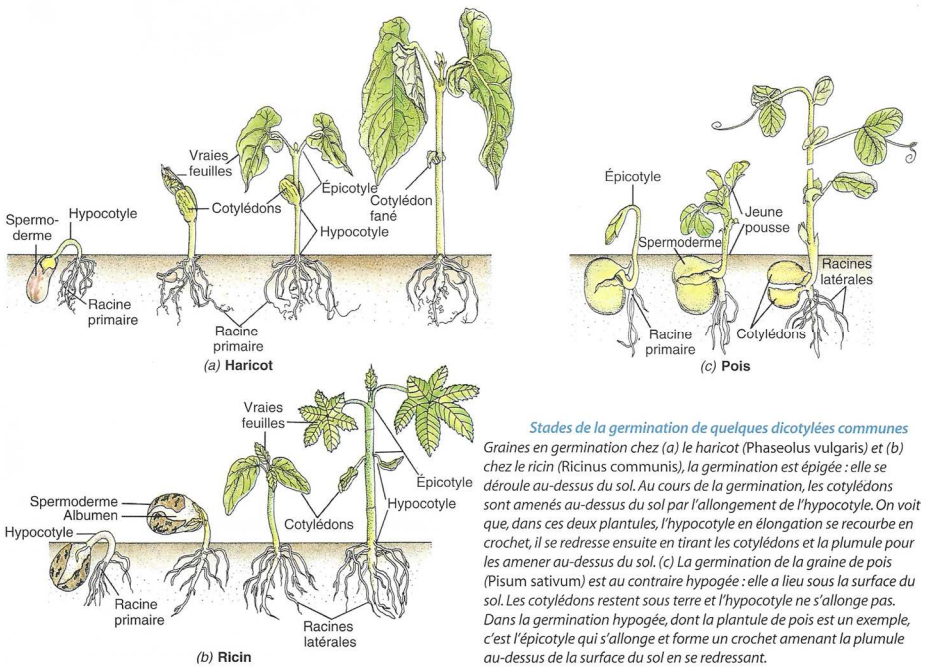
Voir C.3. La reproduction des Angiospermes

C. La graine, une structure capable de germination

- À la belle saison, la graine **reprend son activité**, **se réhydrate** et **germe**. Ces aspects seront abordés dans la partie C (3. La reproduction des Angiospermes). Des indications structurales vous sont déjà fournies sur les figures 12-13.

- Signalons dès à présent que l'on distingue classiquement **deux types de germination** (figure 11) :
  - La **germination épigée** ***lorsque les tissus de réserve qui composent l'essentiel de la graine sortent du sol***. La germination est alors ***assurée essentiellement par l'élongation importante de l'hypocotyle***.
  - La **germination hypogée** ***lorsque les tissus de réserve qui composent l'essentiel de la graine demeurent dans le sol***. La germination est alors ***assurée essentiellement par l'élongation importante de l'épicotyle***.

La **germination** fait partie du **développement post-embryonnaire**. Elle en est la première étape.



Stades de la germination de quelques dicotylées communes
*Graines en germination chez (a) le haricot (*Phaseolus vulgaris*) et (b) chez le ricin (*Ricinus communis*), la germination est épigée : elle se déroule au-dessus du sol. Au cours de la germination, les cotylédons sont amenés au-dessus du sol par l'allongement de l'hypocotyle. On voit que, dans ces deux plantules, l'hypocotyle en élongation se recourbe en crochet, il se redresse ensuite en tirant les cotylédons et la plumule pour les amener au-dessus du sol. (c) La germination de la graine de pois (*Pisum sativum*) est au contraire hypogée : elle a lieu sous la surface du sol. Les cotylédons restent sous terre et l'hypocotyle ne s'allonge pas. Dans la germination hypogée, dont la plantule de pois est un exemple, c'est l'épicotyle qui s'allonge et forme un crochet amenant la plumule au-dessus de la surface du sol en se redressant.*

FIGURE 11. Germination épigée et hypogée. D'après RAVEN *et al.* (2007b).

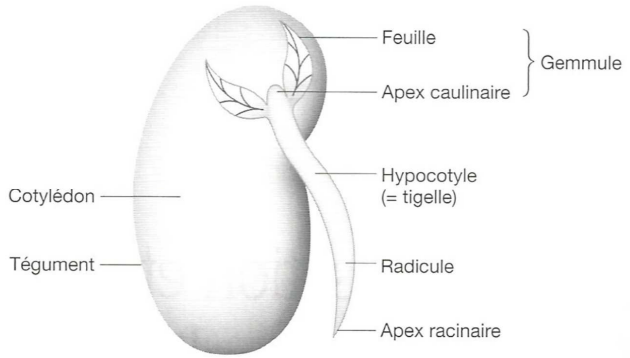


FIGURE 12. Jeune plantule lors de la germination. D'après BREUIL (2007).

La gemmule est un **bourgeon terminal**, plus ou moins différencié, possédant le **méristème apical caulinaire** où l'on distingue, de façon plus ou moins nette, l'ébauche des premières feuilles. Les deux **cotylédons** sont placés face à face. Les cotylédons sont deux lames minces chez les graines pourvues d'un **albumen** ; ils sont épais, charnus, lorsque, la graine étant dépourvue d'albumen, ils abritent les matières de réserve. Les cotylédons sont des feuilles embryonnaires.

La germination de la graine conduit à la formation d'une plantule (Fig.) qui s'enracine dans le sol. Les enveloppes de la graine tombent, les cotylédons se vident peu à peu de leurs substances et la gemmule construit progressivement un axe feuillé. La partie de la tige située entre les cotylédons et le **collet** constitue l'**hypocotyle**, celle qui est située au-dessus, l'**épicotyle**.

NB Le **collet** est la ***zone située entre la tige et la racine où l'on constate notamment une transition dans l'organisation des tissus conducteurs***.

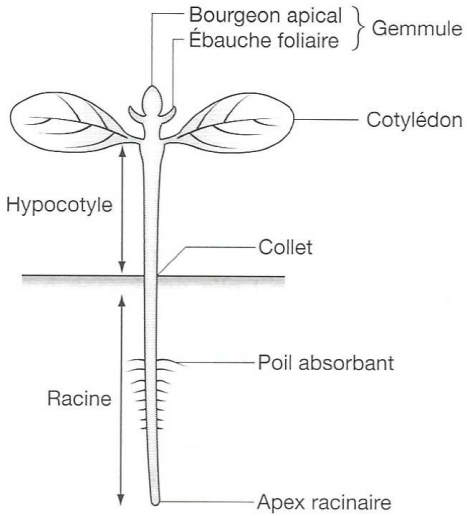


FIGURE 13. Jeune plantule après germination. D'après BREUIL (2007).

II. Implication des apex de tige et de racine dans le développement post-embryonnaire

A. Les méristèmes primaires, des zones de mérèse à développement indéfini

1. Des tissus à localisation propre, souvent en amas terminaux

- Ce sont des ***méristèmes situés dans les parties terminales des organes*** (**méristèmes apicaux racinaires** ou **caulinaires**) ***ou parfois latéralement*** (exemple des bourgeons axillaires des feuilles : **méristème axillaire**). Ils participent typiquement à la ***croissance en longueur*** des plantes et les tissus qui en dérivent subissent un ***faible épaississement en l'absence de méristèmes secondaires***.
- On y ajoute aussi souvent le **procambium**, ***tissu mettant en place le phloème I et le xylème I*** (et dont dérive le cambium libéro-ligneux chez les espèces qui le présentent).

2. Les cellules méristématiques, des cellules indifférenciées

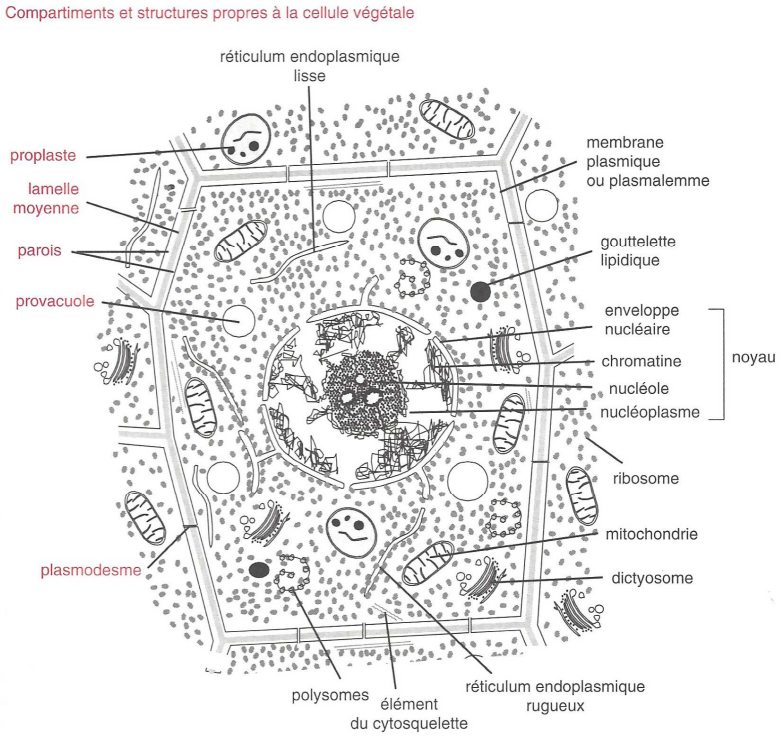


FIGURE 14. Structure schématique d'une cellule méristématique.
D'après ROBERT & ROLAND (1998a).

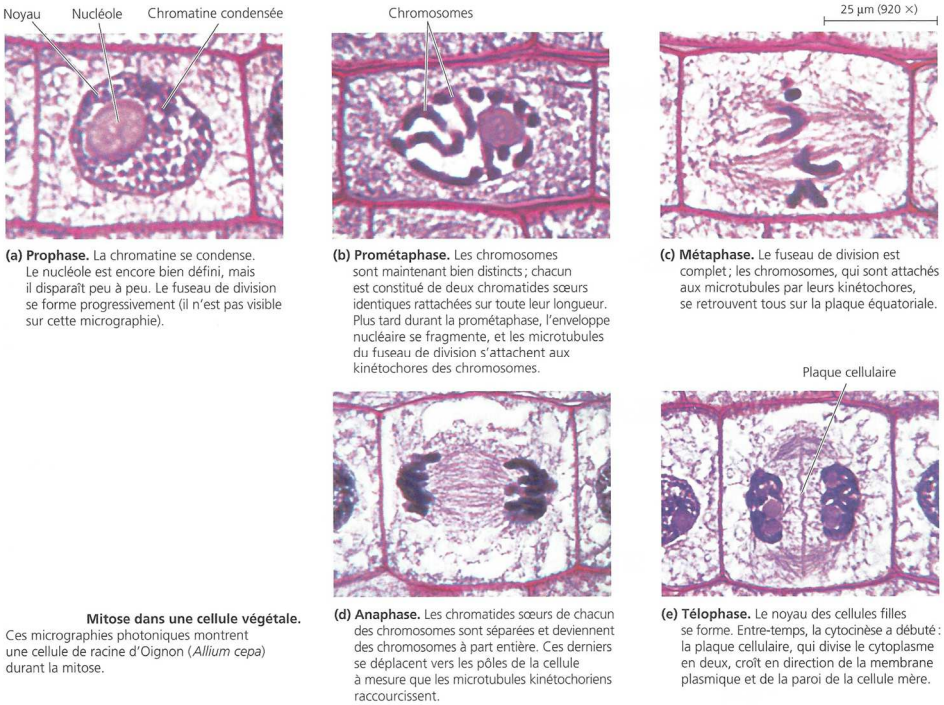
- Les **cellules méristématiques** (figure 14) sont caractérisées par :
  - Une **petite taille**,
  - Un **rapport nucléocytoplasmique élevé** (taille du noyau importante),
  - Des **nucléoles de grande taille**,
  - Des **organites peu structurés** dont des ***plastes indifférenciés*** (= **proplastes**),
  - Des **vacuoles de petite taille** et **nombreuses**,

On appelle **vacuome** ***l'ensemble des vacuoles d'une cellule***.

  - Une densité en **ribosomes** élevée,
  - Des **parois minces** (**parois primaires**).

3. La mérèse, une prolifération cellulaire par mitoses

- La **mitose végétale** comprend les mêmes étapes que la mitose animale (voir A2-1. Fécondation et développement embryonnaire des Amphibiens) (figures 15-16-17).
- On peut néanmoins citer quelques particularités (à connaître !) :
  - Rappelons que ***le COMT des cellules végétales ne comprend pas de centrioles***.
  - La présence d'une paroi impose une **absence d'élongation cellulaire au moment de la division** (*l'auxèse interviendra dans un second temps*).



(a) Prophase. La chromatine se condense. Le nucléole est encore bien défini, mais il disparaît peu à peu. Le fuseau de division se forme progressivement (il n'est pas visible sur cette micrographie).

(b) Prométaphase. Les chromosomes sont maintenant bien distincts ; chacun est constitué de deux chromatides sœurs identiques rattachées sur toute leur longueur. Plus tard durant la prométaphase, l'enveloppe nucléaire se fragmente, et les microtubules du fuseau de division s'attachent aux kinétochores des chromosomes.

(c) Métaphase. Le fuseau de division est complet ; les chromosomes, qui sont attachés aux microtubules par leurs kinétochores, se retrouvent tous sur la plaque équatoriale.

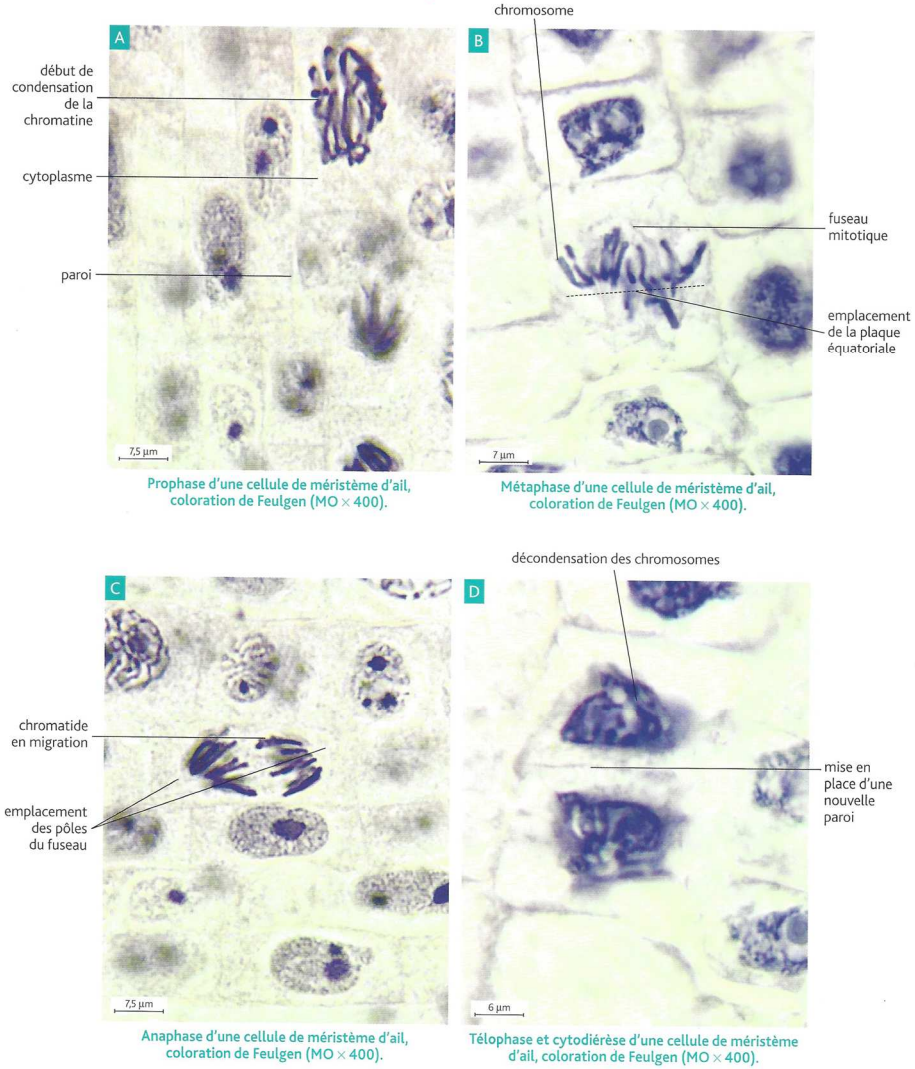
(d) Anaphase. Les chromatides sœurs de chacun des chromosomes sont séparées et deviennent des chromosomes à part entière. Ces derniers se déplacent vers les pôles de la cellule à mesure que les microtubules kinétochoriens raccourcissent.

(e) Télophase. Le noyau des cellules filles se forme. Entre-temps, la cytocinèse a débuté : la plaque cellulaire, qui divise le cytoplasme en deux, croît en direction de la membrane plasmique et de la paroi de la cellule mère.

Mitose dans une cellule végétale. Ces micrographies photoniques montrent une cellule de racine d'Oignon (*Allium cepa*) durant la mitose.

FIGURE 15. Mitose dans les cellules végétales. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- La **cytocinèse** se fait par ***agglomération de vésicules golgiennes dont la fusion produit la lamelle moyenne*** : on appelle cette ***séparation en cours de formation*** la **plaque cellulaire** ou le **phragmoplaste**. La **formation des plasmodesmes** est due à la présence de ***fins conduits de REG « emprisonnés » par la lamelle moyenne en formation*** (**desmotubules**) (figure 17).
  - ***Les microtubules se déplacent au cours du cycle cellulaire, notamment lors de la division cellulaire*** (figures 17-18).



Prophase d'une cellule de méristème d'ail, coloration de Feulgen (MO × 400).

Métaphase d'une cellule de méristème d'ail, coloration de Feulgen (MO × 400).

Anaphase d'une cellule de méristème d'ail, coloration de Feulgen (MO × 400).

Télophase et cytodiérèse d'une cellule de méristème d'ail, coloration de Feulgen (MO × 400).

FIGURE 16. Mitose dans les cellules végétales. D'après BOUTIN *et al.* (2015).

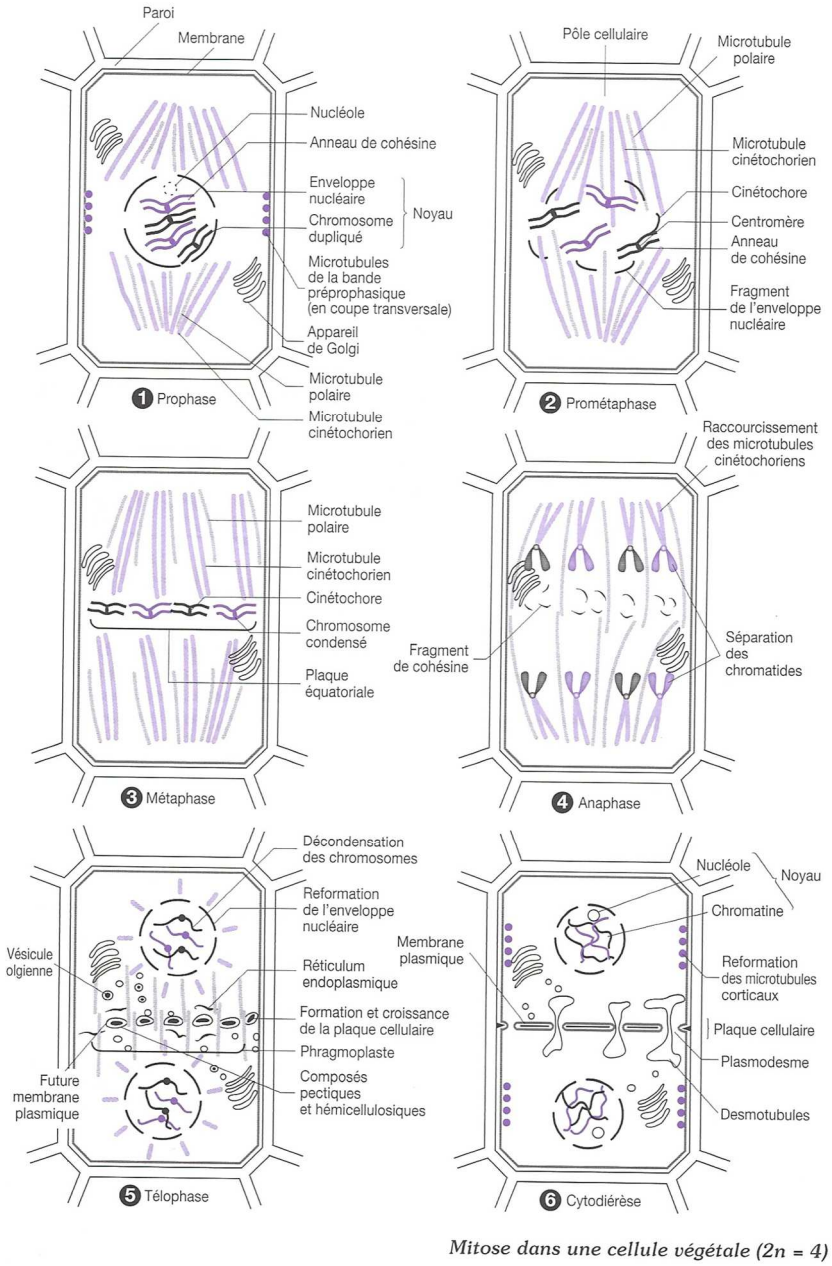
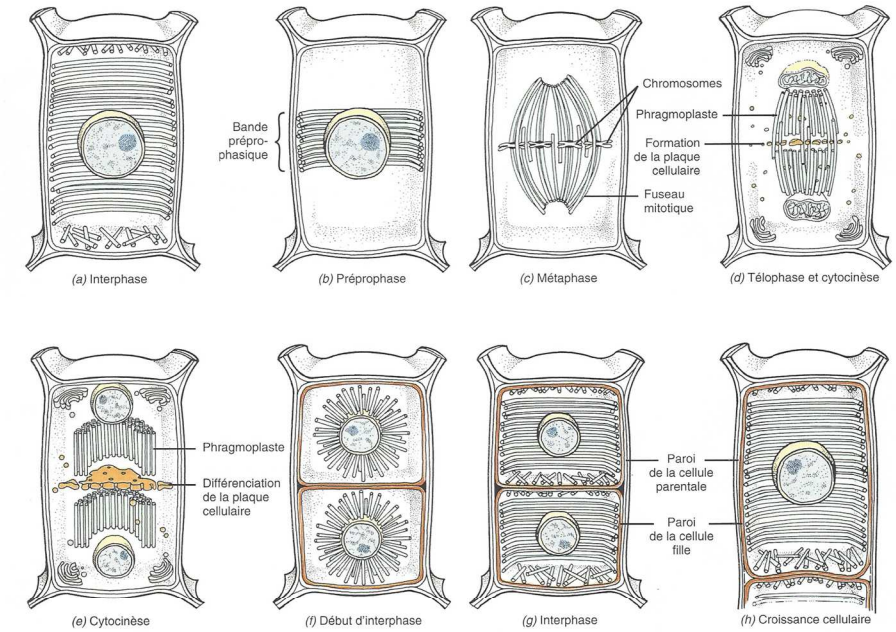


FIGURE 17. Mitose dans les cellules végétales. D'après BREUIL (2007).



Répartition des microtubules et cycle cellulaire *Modifications de la répartition des microtubules au cours du cycle cellulaire et formation de la paroi cellulaire pendant la cytocinèse. (a) Pendant l'interphase, et dans les cellules qui s'agrandissent et se différencient, les microtubules se trouvent juste à l'intérieur de la membrane plasmique. (b) Immédiatement avant la prophase, une bande annulaire de microtubules, la bande préprophasique, entoure le noyau dans un plan qui correspond au plan équatorial du futur fuseau mitotique et les microtubules du fuseau prophasique commencent à s'assembler de part et d'autre du noyau. (c) Pendant la métaphase, les microtubules forment le fuseau mitotique. (d) Pendant la télophase, les microtubules sont organisés en un phragmoplaste situé entre les deux noyaux fils. La plaque cellulaire, produite par la fusion de vésicules de Golgi dirigées par les microtubules du phragmoplaste, se forme à l'équateur du phragmoplaste. (e) Tandis que la plaque cellulaire se développe au centre du phragmoplaste, le phragmoplaste et la plaque cellulaire s'accroissent vers l'extérieur jusqu'à atteindre la paroi de la cellule en division. (f) Au début de l'interphase, des microtubules rayonnent dans le cytoplasme à partir de l'enveloppe nucléaire. (g) Chaque cellule fille forme sa propre paroi primaire. (h) La paroi de la cellule mère se déchire, tandis que les cellules filles grandissent (celle du haut est seule représentée ici). En (g) et (h), les microtubules se trouvent à nouveau juste à l'intérieur de la membrane plasmique, où ils interviennent dans l'orientation des nouvelles microfibrilles de cellulose en formation.*

FIGURE 18. Évolution de la répartition des microtubules au cours du cycle cellulaire. D'après RAVEN *et al.* (2007b).

Figures 17-18 : le **phragmoplaste** est ici légendé dans son **sens anglo-saxon**, c'est-à-dire qu'il s'agit du ***réseau de microtubules tel qu'il est organisé au moment de la convergence des vésicules lors de la formation de la plaque cellulaire***. Ce réseau **sert de « rail » à la migration des vésicules**.

Au **sens français** (que j'ai retenu page 10), le mot **phragmoplaste** est ***simplement synonyme de « plaque cellulaire »***.

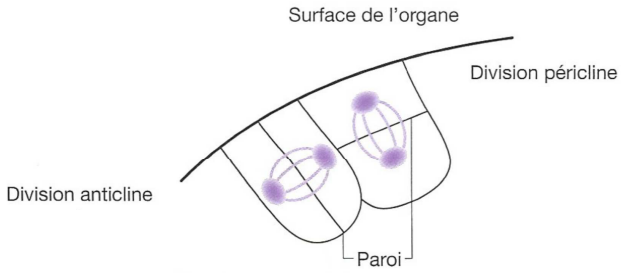


FIGURE 19. Divisions anticlines et périclines. D'après BREUIL (2007).

4. Des tissus présentant des divisions anticlines et périclines

- Les **divisions cellulaires** qui se déroulent dans les méristèmes peuvent être classées en **deux catégories** en fonction du **plan de division** (figure 19). On distingue :
  - Les **divisions périclines** dont ***le plan de division est parallèle à la limite de l'organe***, ce qui ***augmente la longueur (ou le diamètre en cas de croissance en épaisseur – cf. IV) de la structure***.
  - Les **divisions anticlines** dont ***le plan de division est perpendiculaire à la limite de l'organe***, ce qui ***augmente la largeur (ou la circonférence en cas de croissance en épaisseur – cf. IV) de l'organe***.

5. Des tissus autoentretenus permettant un développement indéfini

- Les méristèmes **s'auto-entretiennent** : les **cellules issues des divisions** donnent soit de **nouvelles cellules méristématiques** maintenant un **stock stable de cellules en division**, soit des **cellules qui s'allongent et/ou se différencient**. Cette ***capacité du méristème à générer de nouvelles cellules semble conservée a priori sans limite dans le temps***, ce qui est responsable du **développement indéfini** de la plante évoqué en introduction.

> ***Notons que certains méristèmes peuvent parfois disparaître (ex. méristème détruit, méristème apical caulinaire transformé en méristème floral qui aboutira à une fleur, plante à croissance sympodiale…). Le caractère « indéfini » du développement est donc relatif.***
> ***Néanmoins, bien souvent :***
> - **un bourgeon latéral prendra le relai dans la tige (encadré D) ;**
> - **on observera une dédifférenciation de cellules dans la racine qui produiront un nouveau méristème (encadré D).**

6. Des tissus histogènes mais pas toujours organogènes

a. La production de nouveaux tissus qui s'allongent et se différencient : le caractère histogène des méristèmes

- ***Les méristèmes primaires génèrent, dans les racines comme dans les tiges, des cellules qui ensuite s'allongent et se différencient en tissus spécialisés*** : c'est le **caractère histogène** des méristèmes.

b. La production, au niveau caulinaire, de nouveaux organes : le caractère organogène des méristèmes caulinaires

- Nous allons le voir plus loin (+ voir TP A4, partie sur les bourgeons et le MAC) que le fonctionnement du **méristème apical caulinaire**, enfermé dans un **bourgeon**, aboutit à la genèse de **nouveaux tissus** en même temps qu'***il génère de nouveaux bourgeons et des feuilles qui sont des organes*** : ce méristème est donc **organogène**.
- *On admet généralement que* ***le méristème apical racinaire n'est pas organogène*** *car* ***il ne produit pas de nouvel organe*** *: il produit* ***juste les tissus d'un organe déjà existant****, la* ***racine****. Quelques rares auteurs ne sont néanmoins pas d'accord avec cette idée, considérant que le MAR génère de la racine, donc un organe…*

7. Des tissus protégés

a. Une protection dans des bourgeons pour les méristèmes aériens

- Voir TP A4 : partie sur les bourgeons. *Tout y est expliqué*.
- On retiendra l'existence d'une **protection mécanique** et **thermique** des méristèmes au sein des bourgeons, notamment de ceux des espèces ligneuses.
- On retiendra aussi l'organisation en **phytomères** (réabordé plus loin dans ce cours) de la tige et l'idée qu'***un bourgeon est déjà une petite tige miniature en puissance***.

b. Une protection par une coiffe pour le méristème apical racinaire (MAR)

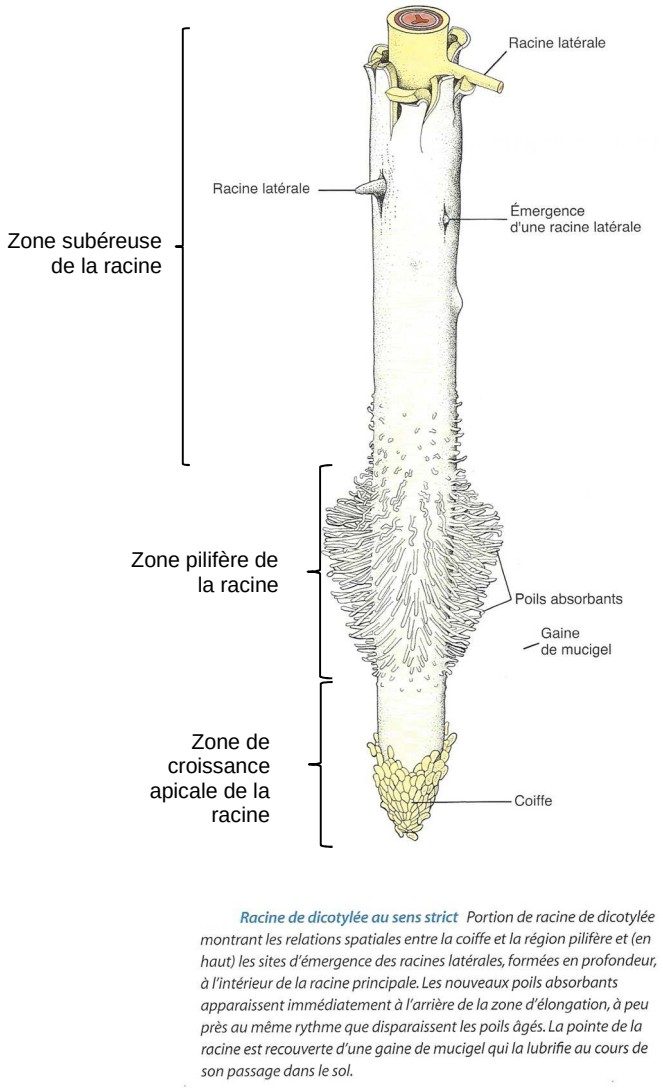


FIGURE 20. Pointe de racine d'Eudicotylédone. D'après RAVEN *et al.* (2007b).

- La **coiffe** (figure 20) est un ***ensemble de cellules formant une assise prolongeant extérieurement l'apex de la tige***. Cette coiffe a plusieurs fonctions :
  - Elle forme, lors de la **croissance dans le sol**, une **protection mécanique contre la désagrégation du méristème apical caulinaire** qui pourrait intervenir s'il était au contact direct des particules du sol.
  - Elle produit une ***substance mucilagineuse visqueuse (constituée de polysaccharides essentiellement)*** qu'on nomme **mucigel** et qui **facilite la pénétration de la racine** dans le sol et peut aussi **faciliter les associations symbiotiques racinaires** avec des 'champignons' ou des Bactéries.
  - Elle possède – dans sa ***zone centrale*** nommée **columelle** – des ***cellules capables de capter l'orientation de la racine par rapport au champ de pesanteur***, ce qui est à l'origine d'un **gravitropisme positif** (voir III).
- La coiffe est ***générée par une fine zone du méristème*** nommée **zone d'entretien de la coiffe**. Les cellules de la coiffe **se desquament** en effet et nécessitent un **renouvellement fréquent**.

B. L'apex caulinaire : organisation et fonctionnement

- L'apex caulinaire est terminé par des **bourgeons**. On s'intéresse ici au **méristème apical caulinaire (MAC)**. Pour visualiser des **clichés microscopiques** et **d'autres schémas**, reportez-vous au TP A4.

1. La double zonation du méristème apical caulinaire (MAC)

- Les scientifiques ont proposé **deux zonations** du **méristème apical caulinaire** qui s'appuient sur des critères différents. Ces deux zonations **se superposent** et **se complètent** (figures 21-22).

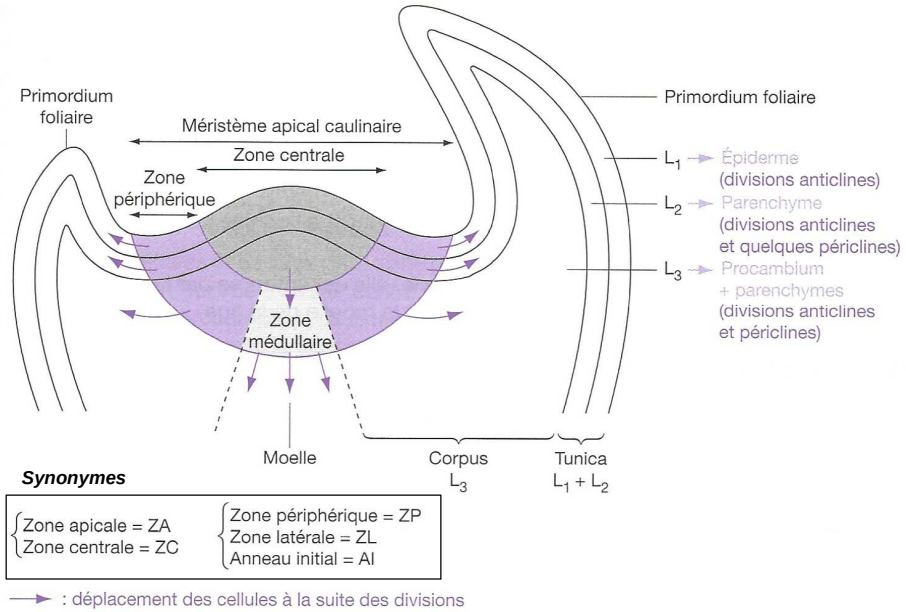


FIGURE 21. La double zonation du MAC. D'après BREUIL (2007).

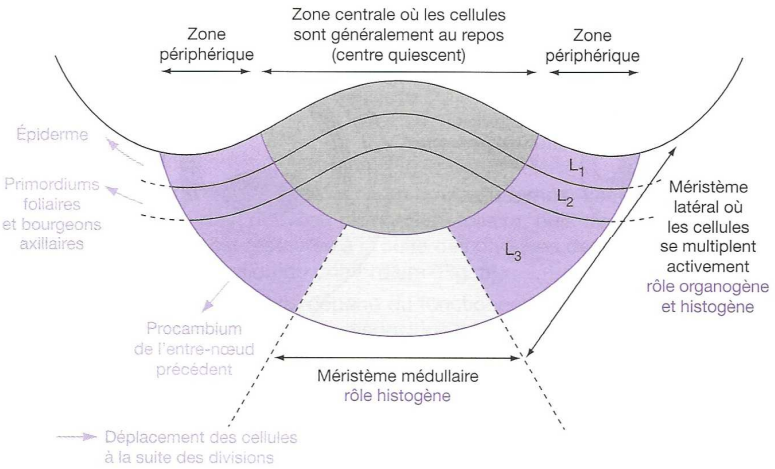


FIGURE 22. La double zonation du MAC : fonction et devenir des territoires méristématiques. D'après BREUIL (2007).

a. La zonation ZC/ZP/ZM

- Cette première zonation est basée sur la ***fréquence des divisions*** et la ***forme des cellules***. On définit ainsi :
  - La **zone centrale (ZC)** ou **zone apicale axiale (ZA)** qui comprend des ***cellules cubiques relativement vacuolisées, à faible rapport nucléocytoplasmique et à faible activité mitotique***. En raison de sa faible activité mitotique, il arrive que cette zone soit présentée comme un « **centre quiescent** ».
  - La **zone périphérique (ZP)** ou **zone latérale (ZL)** qui constitue un ***anneau autour de la zone centrale*** (**anneau initial**) et comprend des ***cellules à fort rapport nucléocytoplasmique et qui se divisant activement***. Cette zone génère de l'**épiderme**, des **tissus de feuilles et de bourgeons** ainsi que du **procambium** responsable de la mise en place des **tissus conducteurs de l'entre-nœud précédent**. C'est une **zone à la fois histogène et organogène**, car elle met en place des **feuilles** et des **bourgeons**.
  - La **zone médullaire (ZM)** est composée de ***files de cellules plus grandes qui produisent les parties internes de la tige, notamment le parenchyme médullaire*** : c'est une **zone histogène**.

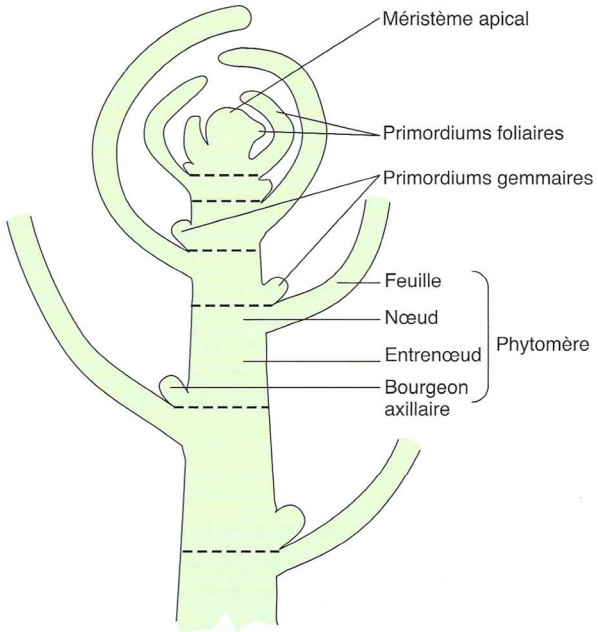
b. La zonation *corpus-tunica*

- Cette seconde zonation s'appuie un ***découpage en couches de cellules*** et l'***orientation des cloisonnements cellulaires***. On distingue :
  - La ***tunica*** ***en surface dont les cloisonnements sont essentiellement anticlines***. Chez *A. thaliana*, la *tunica* comprend **deux couches de cellules** : L1 en surface, L2 juste en dessous (L = *layer*). La L1 produit **de l'épiderme** ; la L2 produit les **tissus des primordia foliaires** et des **bourgeons axillaires**.
    Les couches L1 et L2 comprennent chacune **une seule couche de cellules**.
  - Le ***corpus*** (noté L3) où ***les cloisonnements ont une orientation irrégulière***. Cette couche produit notamment le **procambium** à l'origine de la **mise en place des tissus conducteurs de l'entrenœud précédent**.
    La « couche » L3 comprend en réalité de **multiples couches de cellules** puisqu'elle englobe tout le reste du méristème.

2. Un méristème apical histogène et organogène qui assure la mise en place de nouveaux phytomères (= modules)

a. Le phytomère (= module), unité de base de l'organisation de la tige herbacée

- On appelle **phytomère** ou **module** (figure 23) une ***unité répétitive de l'organisation d'une tige constituée d'un entrenœud, d'un nœud, d'une feuille et de son bourgeon axillaire***.



Les phytomères *Le méristème apical d'une tige feuillée de dicotylée est protégé par les jeunes feuilles enroulées à son sommet (coupe longitudinale). L'activité du méristème, qui produit de façon répétée des primordiums de feuilles et de bourgeons, aboutit à une succession d'unités appelées phytomères. Chaque phytomère est composé d'un nœud avec la feuille qui y est insérée, de l'entrenœud situé sous la feuille et du bourgeon qui se trouve à la base de l'entrenœud. Les limites des phytomères sont marquées par des traits interrompus. Remarquez que les entrenœuds sont de plus en plus allongés quand on s'éloigne du méristème apical. L'élongation des entrenœuds est le principal facteur responsable de l'allongement de la tige.*

FIGURE 23. Les phytomères (= modules). D'après RAVEN *et al.* (2007b).
Le choix du découpage des phytomères sur cette figure peut surprendre un peu…

b. Modalités de mise en place d'un nouveau phytomère : une activité répétitive et indéfinie

- *Nous avons déjà justifié le caractère à la fois **histogène** et **organogène** du MAC.*
- Voir figure 24 qui localise les **deux processus**. Voir aussi la figure 25 qui reprend les événements de manière chronologique.

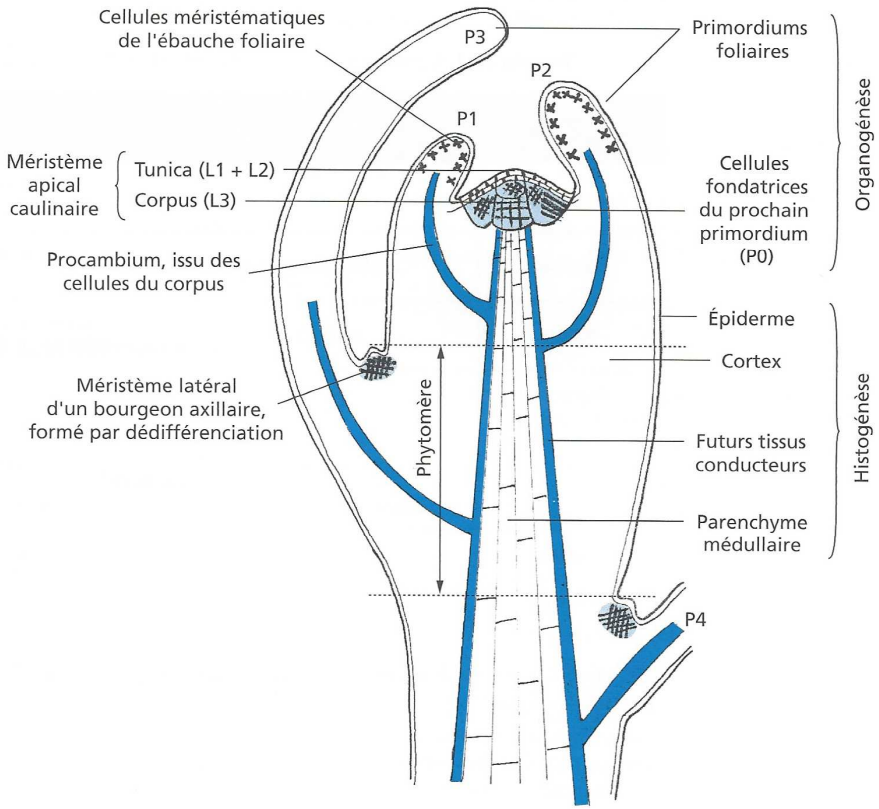


FIGURE 24. Fonctionnement du développement de l'axe caulinaire.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

Texte d'après http://www.afd-ld.org/~fdp_bio/index.php?rub=principaux-phylums-vegetaux&pg=les-angiospermes&spg=4-initiation-feuilles (consultation nov. 2015, modifié et complété)

« L'édification des feuilles et des segments foliaires correspondants est **essentiellement due à la zone périphérique (ZP)**. Elle implique des ***changements dans la fréquence et la polarité des divisions cellulaires***.

« Chez *Pisum sativum*, LYNDON (1998) montre que **l'initiation foliaire se réalise en trois étapes :**

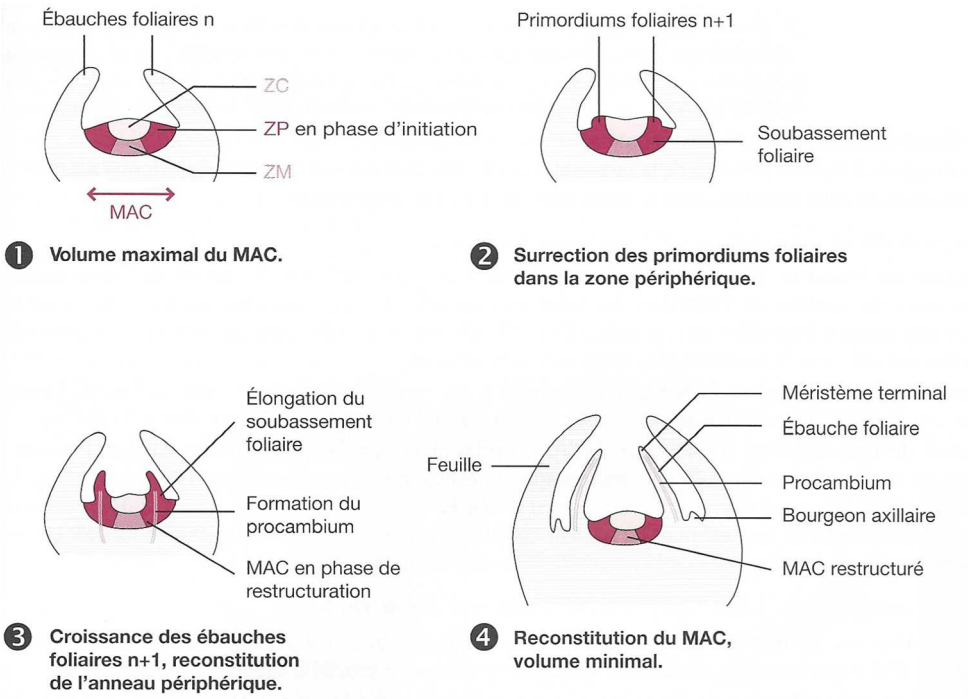
« (1) **Formation du sous-bassement foliaire** : à l'endroit où surgira un primordium foliaire, la **multiplication des cellules de la ZP s'accélère**. Les mitoses, principalement **anticlines au début**, forme le **sous-bassement foliaire élargissant le méristème qui atteint son aire maximale**.

« (2) **Initiation du primordium foliaire** : des **divisions périclines**, généralement en L2 font **perdre au méristème sa forme hémisphérique**. Une **excroissance** apparaît en **surface**, formée de cellules qui **perdent la totipotence** (= ***capacité à former tout type de tissu***) des cellules méristématiques et deviennent **déterminées à donner des tissus foliaires**.

« (3) **Régénération du méristème** : après l'initiation, **le méristème, amputé d'une partie de son matériel cellulaire, est réduit à son aire minimale** et se met à **régénérer le secteur périphérique entamé**.

« Ainsi, donc, ***la taille du méristème végétatif varie dans le temps et son activité est dite répétitive*** (car ***ce sont toujours les mêmes organes qui sont formés***) et **indéfinie** (c'est-à-dire ***apparemment sans fin***).

« ***L'intervalle de temps séparant deux initiations successives*** est appelé **plastochrone**.
« ***L'intervalle de temps séparant deux apparitions macroscopiques des feuilles*** est appelé **phyllochrone**. »



❶ **Volume maximal du MAC.**

❷ **Surrection des primordiums foliaires dans la zone périphérique.**

❸ **Croissance des ébauches foliaires n+1, reconstitution de l'anneau périphérique.**

❹ **Reconstitution du MAC, volume minimal.**

FIGURE 25. Étapes de mise en place d'ébauches foliaires. D'après DENŒUD *et al.* (2013).

3. Le MAC, tissu parent de tous les méristèmes primaires de la tige

- Depuis la gemmule de l'embryon, ***toutes les cellules méristématiques de la tige dérivent du MAC***.
- Le **MAC**, en plus de s'entretenir lui-même, est responsable de la mise en place d'**autres méristèmes primaires** :
  - Le **procambium** ***dont dérivent le xylème I et le phloème I***. Ce procambium est ***à l'origine du cambium*** des espèces ligneuses.
  - Les **méristèmes axillaires (= méristèmes latéraux)** ***situés dans les bourgeons axillaires***. Ces méristèmes sont ***généralement inhibés par le fonctionnement du méristème apical qui produit de l'auxine en forte quantité*** : c'est le phénomène de **dominance apicale**.
  - Les **méristèmes intercalaires** sont des ***amas de cellules méristématiques demeurées dans les entre-nœuds et qui assurent la multiplication et le renouvellement des cellules les constituant***. Ils sont très présents chez les Monocotylédones, notamment les Poacées, mais certains auteurs les citent aussi chez les 'dicotylédones'…

On trouve divers ouvrages qui citent les méristèmes intercalaires chez les 'dicotylédones' mais très peu qui donnent des détails dessus… Le sujet est en revanche bien documenté chez les Poacées.

C. L'apex racinaire : organisation et fonctionnement

1. Structuration globale de la terminaison racinaire

- Schématiquement, il apparaît qu'une **terminaison de racine** typique s'organise de cette manière (figure 26) :
  - Au **niveau le plus apical**, une **coiffe** dont nous avons déjà parlé plus haut.
  - Au **niveau apical**, une **zone méristématique** que nous développons dans le paragraphe suivant.
  - Au **niveau subapical**, une **zone d'élongation cellulaire** où ***les cellules s'allongent et commencent à se différencier légèrement*** (**fusion des vacuoles**, **agrandissement de la vacuole**…).
  - Puis à mesure qu'on s'éloigne, une **zone de différenciation** claire des cellules **en tissus de racines** : **rhizoderme** (avec éventuellement des **poils absorbants** dans la **zone pilifère**, puis **subérification** à mesure qu'on s'éloigne de l'apex), **parenchyme cortical**, **endoderme** et **péricycle**, **tissus conducteurs**, **parenchyme médullaire**…

2. Le méristème apical racinaire (MAR), méristème histogène qui assure la mise en place des tissus racinaires

- Si l'on s'intéresse à la **zone méristématique au sens large (MAR au sens large)** de l'apex de racine (figure 26), on peut y trouver :
  - Un **méristème d'entretien de la coiffe** qui ***assure un renouvellement très rapide des cellules de la coiffe***.
  - Un **méristème apical racinaire (MAR) au sens strict** qui ***contient de nombreuses cellules en division*** ET un **centre quiescent** où l'on observe ***très peu de divisions*** ; ce centre quiescent est une ***réserve de cellules permettant la régénération du méristème en cas d'altération***.
  - Un **méristème fondamental** (terme emprunté aux auteurs anglo-saxons) qui comprend des ***cellules qui conservent des caractères méristématiques et continuent de se diviser, mais commencent aussi à s'allonger et à acquérir des particularités structurales et fonctionnelles***.

- Le **protoderme**, ensemble de ***cellules méristématiques qui commencent à se différencier en rhizoderme***.
- Le **procambium**, ***précurseur des cellules conductrices***.

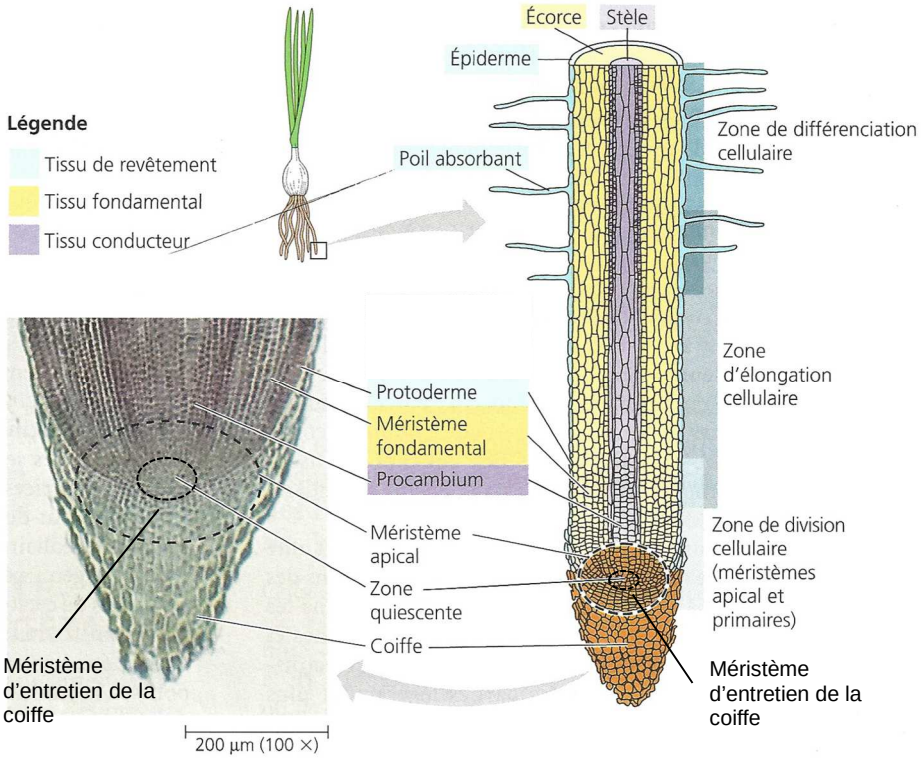
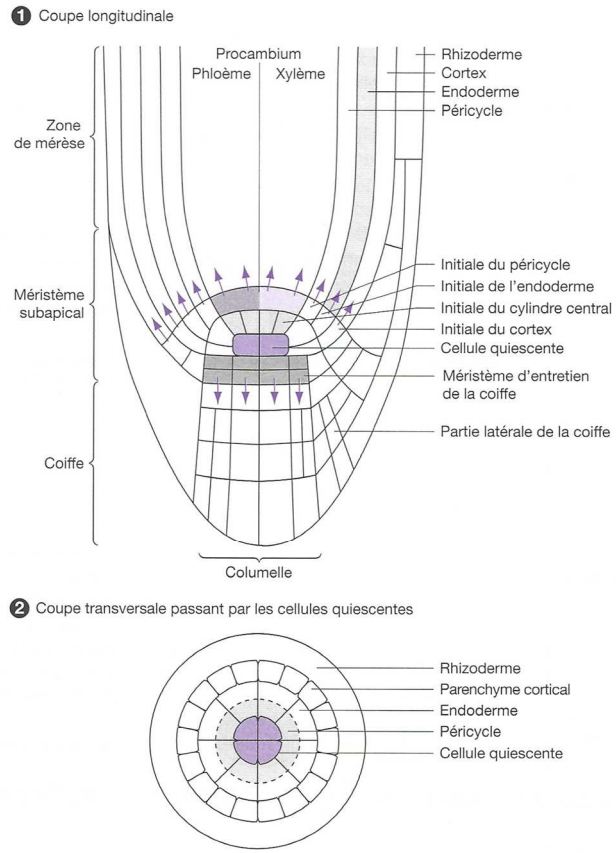


FIGURE 26. Organisation d'un apex racinaire.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)[2].

Encadré C Pour aller plus loin : le MAR chez Arabidopsis thaliana

(Pour information – d'après BREUIL, 2007)



Détail de l'extrémité apicale du méristème apical racinaire

Les cellules quiescentes sont entourées par les cellules initiales qui forment un dôme autour d'elles. Latéralement les cellules initiales se multiplient et donnent naissance à des files de cellules. Au-dessus des cellules quiescentes, les initiales forment le procambium. Latéralement et de l'intérieur vers l'extérieur, elles donnent le péricycle, l'endoderme et le cortex. Les initiales communes au rhizoderme et à la partie latérale de la coiffe se divisent successivement selon un cloisonnement péricline puis anticline. Les cellules situées sous les cellules quiescentes se divisent selon un cloisonnement péricline et donnent les cellules de la columelle. ***1****. Coupe longitudinale.* ***2****. Coupe transversale. Cette coupe passe par les cellules quiescentes. À cet endroit, l'assise de cellule qui les entoure ne s'est pas encore divisée pour former le péricyle et l'endoderme.*

---

[2] *Qu'il me soit pardonné d'avoir utilisé une Monocotylédone (alors que le chapitre concerne les Eudicotylédones !) mais je justifie ce choix par quatre arguments :*
- *Le MAR a la même structure chez les Monocotylédones et les Eudicotylédones ;*
- *Toutes les lames disponibles dans le commerce sont issues de racines de Monocotylédones à bulbes… donc autant utiliser ce qu'il y a et ce que vous aurez au concours !*
- *Ce document est le plus simple et le plus clair que j'ai trouvé ;*
- *Il existe des documents sur* A. thaliana *(Brassicacées) relativement précis, mais sans doute trop pour le cadre d'un tel chapitre… qui apportent peu de choses (encadré C).*

Organisation fonctionnelle du méristème apical racinaire

Le méristème racinaire d'*Arabidopsis* comprend 5 types de cellules :
– le **centre quiescent** est composé de 4 cellules qui ne se divisent plus après l'embryogenèse. Elles sont appelées **cellules centrales**. En cas de problèmes, ces cellules remplacent les cellules méristématiques à division rapide ;
– les **cellules souches** de l'endoderme et du cortex forment un anneau autour du centre quiescent. Chez *Arabidopsis*, elles subissent une division anticline (perpendiculaire à l'axe), puis les cellules filles se divisent et établissent des files de cellules qui se différencient en parenchyme cortical et en endoderme. À l'inverse de nombreuses autres plantes, il n'y a qu'une couche de cellules corticales chez *Arabidopsis* ;
– les **cellules souche columellaires** sont situées juste au-dessus des cellules centrales. Elles se divisent suivant les deux plans et donnent les cellules centrales de la coiffe, la **columelle**, qui contient des amyloplastes qui assurent le **gravitropisme** ;
– les **cellules souche de l'épiderme** (protoderme) et de la coiffe forment un anneau autour des cellules souches précédentes. Des divisions anticlines de ces cellules sont à l'origine du protoderme. Des divisions périclines de ces mêmes cellules souches, suivies par des divisions anticlines, produisent les cellules latérales de la coiffe ;
– les **cellules souche de la stèle** forment un rang de cellules juste au-dessus du centre quiescent. Elles génèrent des files de cellules à l'origine du péricycle et des tissus conducteurs.

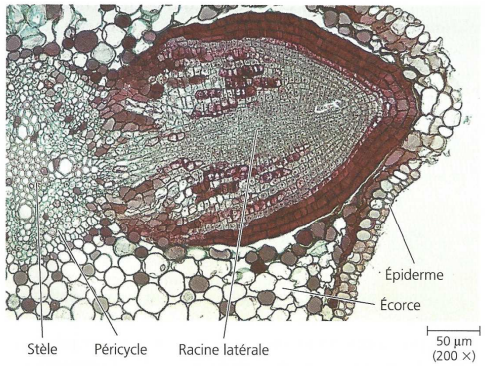
Encadré D Origine et développement des ramifications

(En théorie hors programme… mais évoqué par tous les collègues !!!)

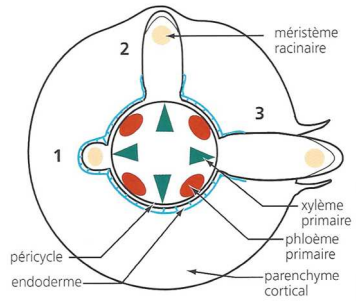
➢ La **formation des racines secondaires** (au sens des **racines latérales**) et des **ramifications latérales des tiges et branches** (qu'on observe surtout dans les **espèces ligneuses**) font appel à des **processus spécifiques**.

Ramifications de la racine

➢ La **formation de racines secondaires** (figure a) n'est **pas mise en place par le MAR** qui n'est pas organogène. Elle se fait grâce à la **dédifférenciation** (= ***retour à l'état méristématique de cellules modérément différenciées***) de **cellules du péricycle** situées e**n face d'un pôle de xylème primaire**. La portion de péricycle concernée retourne ainsi à l'**état méristématique** et forme un **primordium racinaire** qui s'organise en **apex** et **coiffe**. Ceux-ci croissent **à l'intérieur de la racine**, traversent l'écorce et finissent par la **transpercer**.



Formation des racines latérales. Cette coupe transversale d'une racine de Saule (*Salix sp.*) montre la formation d'une racine latérale à partir du péricycle, couche périphérique de la stèle (MP).



ramification endogène d'une racine
1. dédifférenciation du péricycle à l'origine d'un primordium racinaire. **2-3.** allongement et émergence de la racine latérale.

Figure a. Ramification de la racine. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et MEYER *et al.* (2008)

Ramifications de la tige

➢ Nous avons traité en TP (TP A4) la **croissance sympodiale** ainsi que les notions d'**hypotonie**, de **basitonie**… La ramification d'une tige intervient grâce au **développement des bourgeons axillaires** qui mettent en place de ***nouveaux axes feuillés*** qu'on appelle **rameaux**. La mise en place de ces rameaux dépend de **nombreux facteurs** (génétiques, environnementaux ou encore contingents comme la disparition d'un MAR ou l'âge de la plante…).

III. Allongement des organes par auxèse, et histogenèse par différenciation cellulaire

- On appelle **auxèse** ***l'allongement (dans une direction préférentielle) d'une cellule végétale***.
- On appelle **histogenèse** ***la mise en place d'un tissu donné lors du développement***. Cela est permis notamment par la **différenciation** des **cellules**, c'est-à-dire ***l'acquisition de particularités structurales et fonctionnelles qui permettent leur spécialisation***.

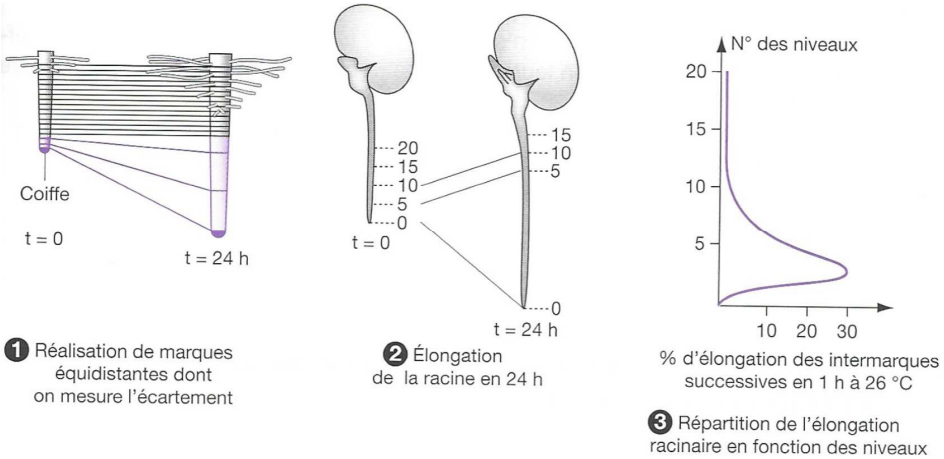
A. L'auxèse, l'élongation des cellules qui permet la croissance en longueur

1. Une localisation post-méristématique des zones de croissance en longueur

- Voir TP A4 : utilisation de l'**expérience de Sachs** (marques colorées) sur les racines + **mesure de l'élongation** dans des portions de racine et de tige.
- Dans les deux cas, ***l'élongation cellulaire intervient en aval de la zone méristématique située à l'apex***.

a. Une croissance subapicale dans les racines

- TP A4 (activité 3) + figure 27 : on constate que la **croissance racinaire** est majoritairement localisée **un peu au-dessus de la pointe apicale des racines**. On attribue en grande partie cette croissance à un **allongement des cellules** de la racine.



❶ Réalisation de marques équidistantes dont on mesure l'écartement

❷ Élongation de la racine en 24 h

❸ Répartition de l'élongation racinaire en fonction des niveaux

Figure 27. Expériences de marquage de racines (marques colorées à l'encre).
D'après Breuil (2007)

b. Une croissance intercalaire dans la tige qui permet l'allongement des phytomères

- TP A4 (activité 4) + figure 28 : on constate que la **croissance caulinaire** est majoritairement due à un **allongement des entrenœuds**. On attribue en grande partie cet **allongement intercalaire** à l'allongement des **cellules** qui constituent cette zone.

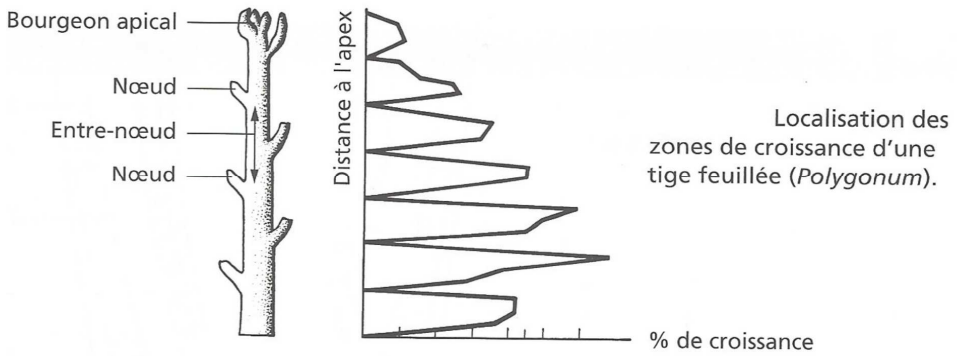


Figure 28. Estimation du pourcentage de la croissance dans une tige herbacée.
D'après Peycru *et al.* (2010a)

2. Mécanismes de grandissement cellulaire

a. Un processus qui fait appel à la pression de turgescence

- Nous l'avons vu en début d'année, ***les cellules végétales physiologiquement viables sont toujours à l'état turgescent*** (= ***le contenu cellulaire, à cause d'une entrée d'eau, exerce une pression contre la paroi***) : cela est permis par l'existence d'une **concentration en solutés plus élevée dans le milieu intracellulaire** (particulièrement dans la vacuole) **que dans le milieu extracellulaire** qui induit l'entrée d'eau dans la cellule.

Ces notions sont à revoir dans le chapitre 1 (La cellule eucaryote)

> ***La notion de potentiel hydrique doit être maîtrisée. On rappelle que l'eau se déplace toujours dans le sens des potentiels hydriques décroissants, allant des compartiments où les solutés sont les moins concentrés (osmolarité faible) vers les compartiments où les solutés sont les plus concentrés (osmolarité forte).***

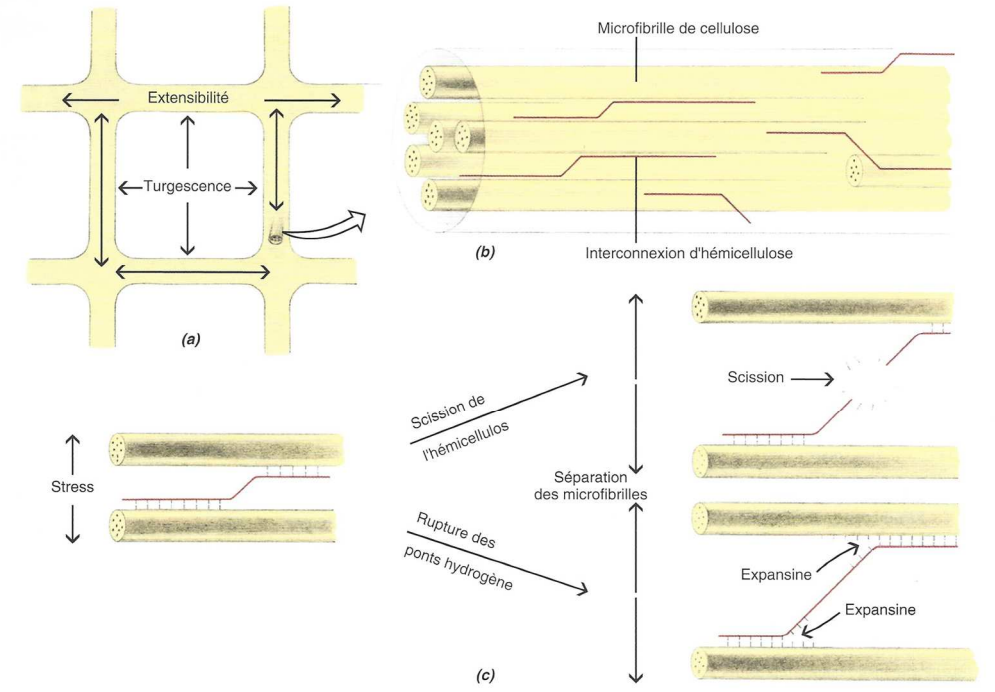
b. Un processus qui suppose une paroi primaire peu épaisse

- L'allongement de la cellule n'est possible que si la **paroi** est **primaire** (***une seule couche avec une seule orientation des microfibrilles de cellulose***) sans quoi la cellule est très difficile à allonger.

c. Un processus qui suppose un relâchement pariétal

- ***Revoir et maîtriser sur le bout des doigts l'organisation moléculaire de la paroi (chapitre 1. La cellule eucaryote).***
- Les **microfibrilles de cellulose** de la paroi sont liées entre elles par des **hémicelluloses**. ***Des enzymes pariétales sont capables d'hydrolyser les liaisons H entre microfibrilles de celluloses et hémicelluloses*** : ce sont les **expansines**. Ces enzymes sont indispensables à l'élongation cellulaire : les microfibrilles ainsi **désolidarisées** peuvent **glisser** les unes à côté des autres (figure 29).

Ne pas confondre **expansine** (cette enzyme) et **extensine = HRGP** (protéine à rôle structural).



(a) La pression de turgescence qui règne au sein de la cellule exerce une pression sur les parois cellulaires. (b) L'étirement de la paroi cellulaire est nécessaire pour permettre l'accroissement cellulaire, mais il est limité par les interconnexions d'hémicellulose reliant les microfibrilles de cellulose. (c) Les hormones peuvent accroître les possibilités d'extension en stimulant un clivage réversible des interconnexions d'hémicellulose par la rupture des liaisons hydrogène entre les microfibrilles de cellulose et les ponts d'hémicellulose. La rupture des liaisons hydrogène est induite par une protéine de la paroi cellulaire appelée expansine. Ces modifications permettent aux microfibrilles de cellulose de se séparer les unes des autres, entraînant un accroissement irréversible de la paroi.

FIGURE 29. Rôle dans expansines dans la désolidarisation des microfibrilles de cellulose.
D'après RAVEN *et al.* (2007b)

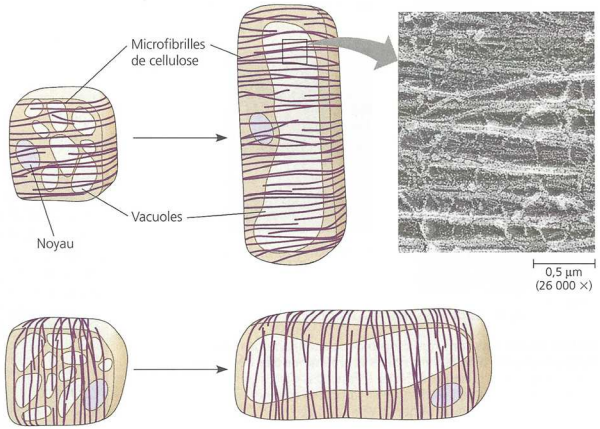
d. Un processus influencé par l'orientation des microtubules

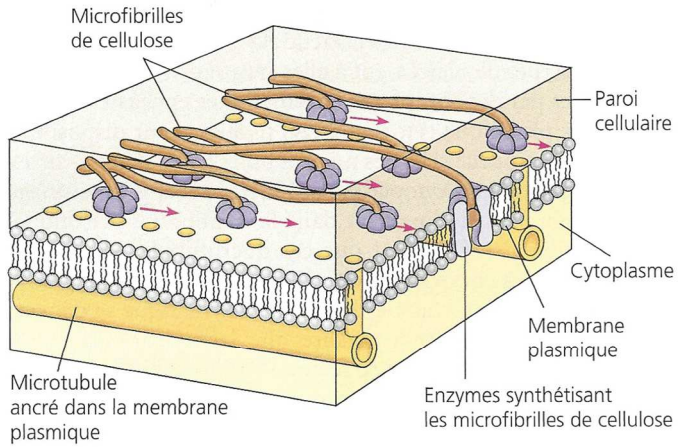
- En fonction de l'**orientation des microtubules**, la cellule s'allonge dans le **sens perpendiculaire au sens dominant d'orientation** (figure 30).

e. Un processus qui suppose la synthèse de nouvelles microfibrilles de cellulose (et autres composés pariétaux) : croissance par intussusception

- La synthèse de cellulose se fait au niveau de **cellulose synthétases** localisées au niveau du **plasmalemme** (voir chapitre 20) : cet ***ajout de nouveau matériel cellulosique lors de la croissance cellulaire*** est parfois appelé **intussusception**. Il semblerait que l'**orientation des microfibrilles de cellulose** dans la **paroi** s'explique par celle des **microtubules** qui **guiderait la synthèse cellulosique** (figure 30).
- Les **autres composés pariétaux** (**hémicelluloses**, **pectines**, **extensines**…) sont apportés par **exocytose** de **vésicules golgiennes**.

Orientation de l'expansion des cellules végétales. C'est principalement l'absorption d'eau qui permet l'expansion des cellules végétales. Dans une cellule en croissance, les enzymes affaiblissent les ponts transversaux de la paroi, qui peut ainsi prendre de l'expansion à mesure que l'eau y pénètre par osmose. La croissance de la cellule se fait surtout perpendiculairement aux microfibrilles de cellulose présentes dans la paroi. Ces microfibrilles sont enchâssées dans une matrice comportant d'autres polysaccharides (non cellulosiques), dont quelques-uns forment les ponts transversaux visibles sur cette micrographie (MET). Le relâchement de la paroi se produit lorsque les protons sécrétés par la cellule activent les enzymes de la paroi. Ces enzymes, à leur tour, rompent les ponts transversaux qui relient les polymères dans la paroi. Les limitations concernant la turgescence étant alors réduites, la cellule peut absorber un surplus d'eau et se dilater. Les petites vacuoles, qui renferment la majeure partie de l'eau, fusionnent et forment la vacuole centrale de la cellule.





Mécanisme hypothétique selon lequel les microtubules orienteraient les microfibrilles de cellulose. Les microfibrilles de cellulose sont synthétisées à la surface de la cellule par des complexes enzymatiques qui peuvent se déplacer sur le plan de la membrane plasmique. Une hypothèse indique que les microtubules forment des « talus » qui obligent les enzymes à se déplacer dans une direction précise. Chaque complexe enzymatique avance ainsi le long d'une rangée de talus, à mesure que la microfibrille qu'il fabrique se met en place en se fixant à d'autres microfibrilles au moyen de ponts transversaux.

FIGURE 30. Microtubules et intussusception.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

f. Un processus irréversible qui s'achève par la production d'une paroi secondaire

- *L'auxèse est généralement **irréversible**, sauf dans de rares cas de dédifférenciation.*
- L'allongement des organes n'est plus permis lorsque la cellule :
  - Ajoute des **couches supplémentaires de cellulose orientées différemment de celle de la paroi primaire** : on parle alors de **paroi secondaire**.
  - Renforce la **paroi secondaire** par des **lignines**, de la **subérine**…

3. L'auxèse, un processus contrôlé

a. Un contrôle par une hormone végétale : l'auxine

α. L'auxine, une hormone végétale notamment produite par les méristèmes de l'appareil aérien

- Les **auxines**, principalement représentées par l'**acide indole-3-acétique (AIA)** (figure 31), sont des **hormones végétales** ou **facteurs de croissance** : ce sont des ***substances diffusibles qui contrôlent le développement et le fonctionnement végétal à distance plus ou moins importante de leur lieu de production***.
- *Comme il n'y a de milieu intérieur chez les Angiospermes et que ces « hormones » ne sont pas forcément véhiculées par les sèves,* ***certains auteurs préconisent de réserver le terme « hormone » aux seules hormones animales*** *(encadré E).*

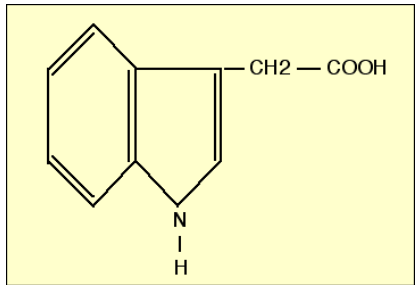


FIGURE 31. Formule de l'AIA.
http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch04/co/apprendre_ch4_02.html
(consultation novembre 2015)

- Les **auxines** sont notamment produites par le **méristème apical caulinaire (MAC)** mais aussi les **jeunes feuilles** en cours de mise en place. Elles contrôlent notamment la **dominance apicale** et l'**auxèse**.

β. L'auxine, une hormone végétale qui se déplace selon deux modalités

- L'auxine est transportée selon **deux modalités** mises en évidence par suivi radioactif (figure 32) :
  - Un **transport non polarisé** qui emprunte le **phloème**.
  - Un **transport polarisé *de l'apex de la tige vers sa base puis vers la racine***.

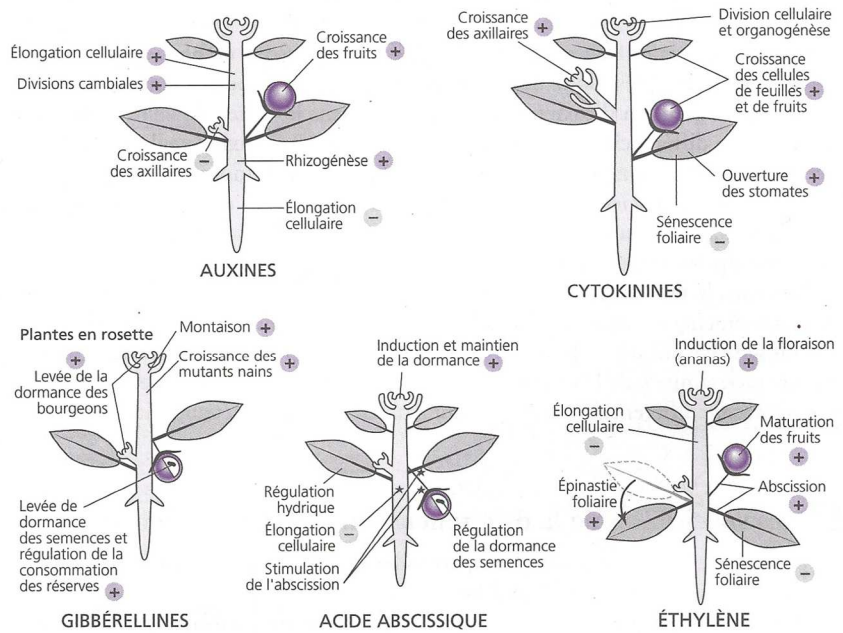
Encadré E Les facteurs de croissance ou hormones végétales

(Pour aller plus loin : d'après DUCREUX, 2002, et MEYER et al., 2008)

Approfondissement

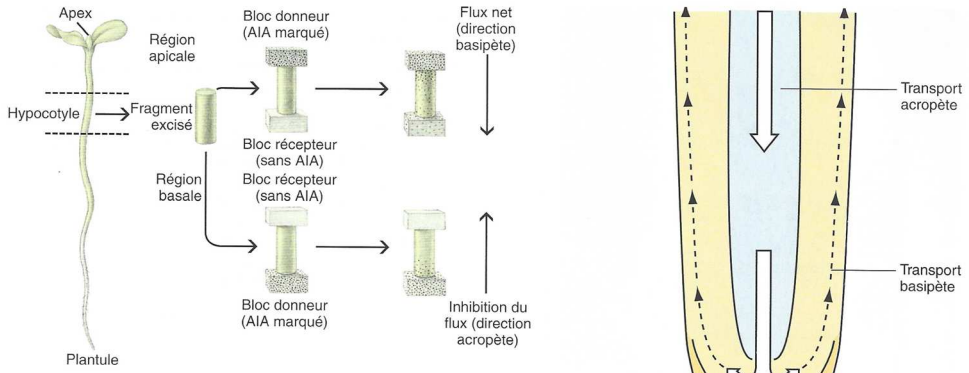
Les activateurs de croissance (ou hormones végétales)

La notion d'hormone reste encore discutée chez les plantes. Chez l'animal, les hormones sont des substances organiques agissant à faible dose et secrétées par des glandes endocrines spécialisées dans le milieu intérieur pour être adressées à un tissu ou des cellules spécifiquement sensibles à leur action.
Chez les végétaux, cette définition est difficile à appliquer. Les lieux de synthèse sont mal définis, même si l'on considère que l'auxine est majoritairement synthétisée au niveau des méristèmes, les fonctions multiples et les mécanismes d'action mal élucidés. On sait néanmoins utiliser ces substances pour réguler certaines fonctions, agir sur la différenciation/dédifférenciation cellulaire, modifier le comportement des plantes dans un cadre agronomique. Pour éviter toute ambiguïté quant au réel statut des hormones végétales, on utilise plus généralement les termes d'activateurs ou de régulateurs de croissance.



Principales fonctions attribuées à cinq des activateurs de croissance. (D'après une illustration de J. Guern.)

Phytohormones	Biosynthèse et transport	Effets biologiques
Auxine (AIA : acide indolacétique) CH_2-COOH NH	• Synthèse connue à partir du tryptophane, dans les feuilles jeunes, les primordiums et les graines en développement, mais d'autres voies de synthèse existent. • Transport polarisé de cellule à cellule et transport à longue distance par le phloème.	+ Élongation cellulaire caulinaire Activité cambiale Croissance des fleurs et des fruits Rhizogenèse (racines adventives) Dominance apicale − Élongation cellulaire racinaire Abscission Floraison de certaines espèces
Cytokinines (CK) Zéatine : $NH\text{-}CH_2\text{-}CH{=}C(CH_2OH)(CH_3)$ N, N, N, NH	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C5. • Les cytokinines sont des dérivés de l'adénine (ATP) avec un groupement isoprène en position N^6. • Synthèse dans les tissus jeunes ou méristématiques (apex racinaires, bourgeons, cambium, graines en développement). • Transport par le xylème.	+ Croissance cellulaire des feuilles, des fruits, des bourgeons axillaires Division cellulaire, organogenèse Ouverture des stomates Floraison de certaines espèces − Sénescence foliaire Dominance apicale
Éthylène Gaz C_2H_4 $H_2C = CH_2$	• Synthétisé à partir de la méthionine dans les tissus sénescents ou soumis à un stress. • Transport par diffusion.	+ Maturation des fruits Abscission (feuille, fruit) Sénescence (feuille, fleur) Ouverture des fleurs − Élongation cellulaire caulinaire et racinaire
Acide abscissique (ABA) ABA OH, CO_2H, O	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C40. • L'ABA est un sesquiterpène synthétisé à partir des caroténoïdes du plaste (voie non mévalonique) dans les feuilles matures en réponse à des stress abiotiques, les tiges, les racines, les graines et fruits en développement). • Transport par le phloème et le xylème.	+ Induction et maintien de la dormance Fermeture des stomates Allocation des assimilats des feuilles aux graines en formation Synthèse de protéines de réserves dans les graines − Élongation cellulaire ; action antagoniste des gibbérellines
Gibbérellines Acide gibbérellique GA_1 GA1 HO, OH, CH_2, H, O, CH_3, COOH	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C20. • Les GA sont des diterpènes cycliques • Synthèse dans la tige feuillée, les jeunes feuilles des bourgeons apicaux, les graines et les fruits en développement, les apex racinaires. • Transport par le xylème et le phloème.	+ Croissance et élongation cellulaire de la tige feuillée (montaison) Croissance des mutants nains Induction de la germination de graines Régulation de la consommation des réserves des graines de céréales Floraison de plantes de jours longs
Jasmonate O, COO^-	• Dérivé volatile d'acides gras insaturés (acide linolénique). • Synthèse dans toutes les parties de la plante.	+ Synthèse de protéines de défenses Accumulation de protéines de réserves − Croissance des tiges, des racines, Germination des graines
Systémine Petit peptide (18 AA)	• Petit peptide produit dans les tissus blessés.	+ Défense systémique
Acide salicylique COOH OH	• Synthèse par la voie de l'acide shikimique. • L'acide salicylique est un composé phénolique.	+ Activation des gènes de défense contre les agents pathogènes Défense systémique Croissance racinaire
Brassinostéroïdes Brassinolides H_3C, OH, CH_3, HO, O	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C30. • Les Brassinostéroïdes sont des hormones stéroïdes. • Présent dans le pollen, les graines immatures, les feuilles, les tiges, les racines et les fleurs.	+ Division et élongation cellulaires Élongation du tube pollinique Élongation de la tige feuillée Morphogenèse foliaire Production d'éthylène − Croissance et développement des racines Différenciation vasculaire
Polyamines Spermine $H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH(CH_2)_3NH_2$ et putrescine $H_2N(CH_2)_4NH_2$	• La spermine est formée par la voie de synthèse de l'éthylène. • La putrescine est formée par décarboxylation de l'arginine et de l'ornithine. • Présentes dans toutes les cellules. Souvent conjuguées aux acides phénoliques.	+ Division cellulaire Tubérisation Initiation de racines et tiges adventives Embryogenèse Réaction d'hypersensibilité Floraison de certaines espèces − Sénescence des tissus



(a) (b)

Transport des auxines (a) Preuve expérimentale du transport orienté de l'auxine dans la tige, représentée ici par un segment d'hypocotyle de plantule. Ces segments sont placés entre deux blocs d'agar. Le bloc donneur contient une auxine marquée par radioactivité. L'importance du transport est estimée par l'accumulation de la radioactivité dans le bloc récepteur après un temps donné. Le déplacement basipète (polaire) est beaucoup plus rapide que le mouvement acropète (non polaire). (b) Dans la racine, le transport non polaire (acropète) de l'AIA passe par le phloème du cylindre conducteur, alors que son transport polaire (basipète) s'effectue dans les cellules de l'épiderme et du parenchyme cortical.

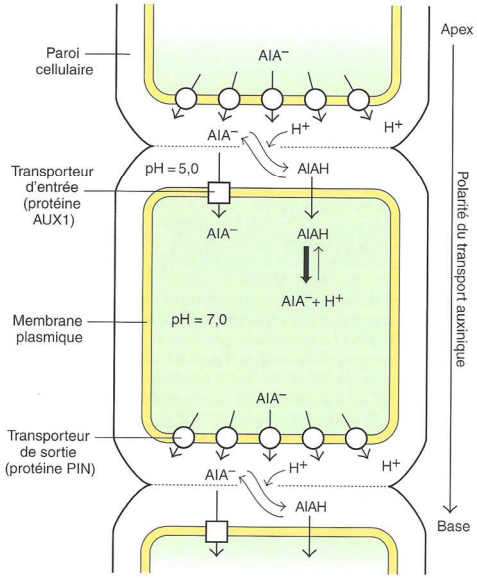


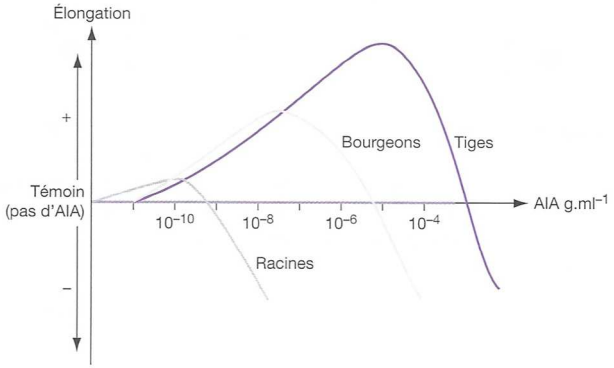
Schéma montrant le transport polaire de l'auxine L'AIA associé à un proton (AIAH) pénètre dans la cellule par diffusion passive et/ou par transport actif secondaire sous sa forme anionique (AIA^-) grâce à un transporteur d'entrée (protéine AUX1). La forme anionique (AIA^-) est prédominante dans le cytosol, dont le pH est neutre. Les anions ne sortent des cellules que par leur extrémité basale, grâce à des transporteurs de sortie (protéines PIN).

FIGURE 32. Transport polarisé de l'auxine. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

- Le transport polarisé utilise une **voie apoplasmique** qui nécessite **l'entrée de l'auxine dans la cellule** : l'auxine entre et sort de la cellule sous **forme protonée (AIAH)** par simple **diffusion** ou bien **sous forme ionisée (AIA⁻)** par des **protéines de transport (PIN, AUX)** (figure 32).

γ. L'auxine, une hormone codée en concentration qui agit différemment selon le tissu cible

- L'auxine agit par sa **concentration** mais de **manière différenciée** en fonction du **type d'organe** qui reçoit le message : ainsi, si une cellule de tige s'allonge à forte concentration d'auxine, au contraire l'auxèse est inhibée dans les cellules racinaires (figure 33).

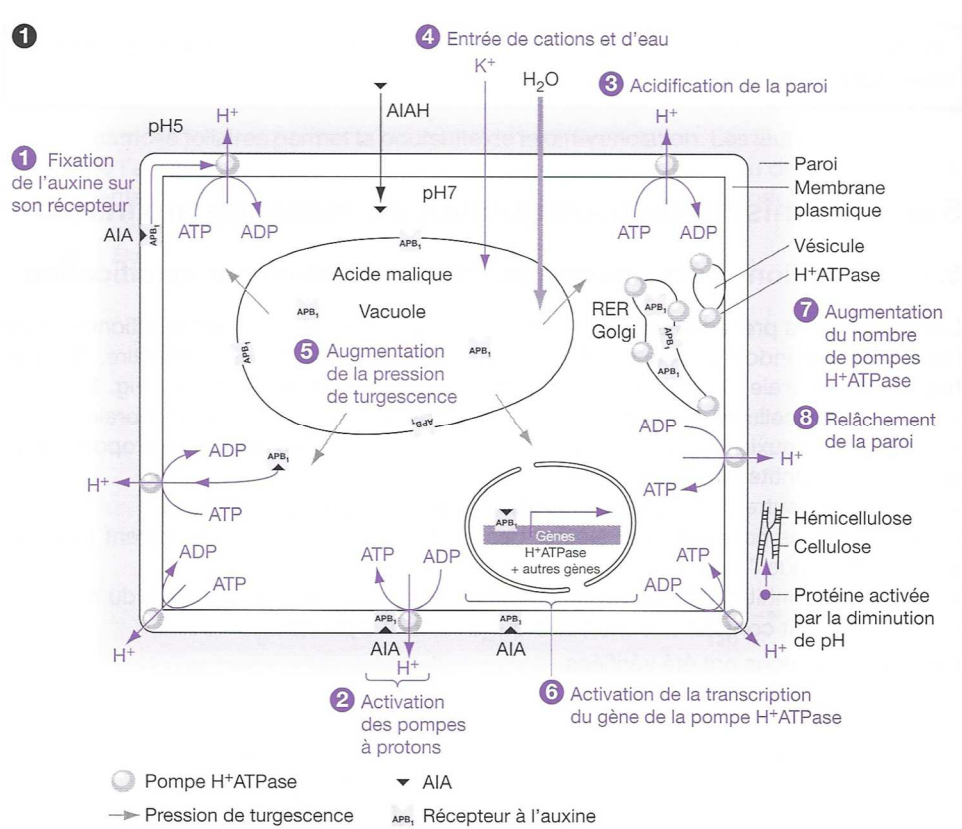


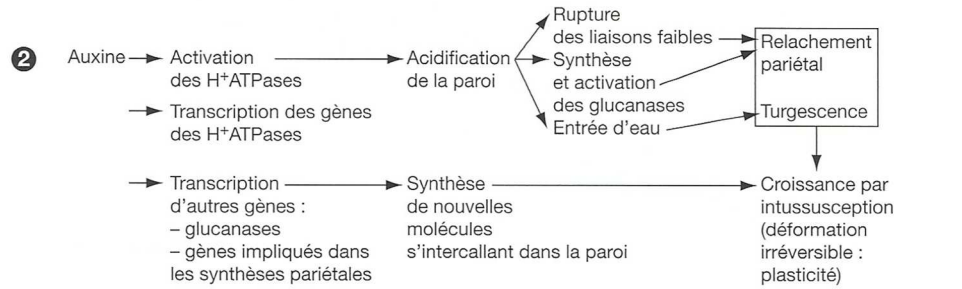
Influence de la concentration en auxine sur la croissance de différents organes
La racine est l'organe qui réagit aux doses d'auxine les plus faibles. L'élongation des bourgeons et des tiges demande des doses plus élevées. On remarque que les doses optimales pour l'élongation des tiges correspondent aux doses provoquant un raccourcissement maximal pour les bourgeons, il en est de même des bourgeons par rapport aux racines.

FIGURE 33. Effet de l'auxine en fonction du type d'organe. D'après BREUIL (2007)

δ. L'auxine, une hormone végétale dont on peut proposer un modèle d'action (dans les cellules en élongation de la tige) : favorisation de l'acidification des parois et régulation génétique

- On appelle **ABP** (*auxin binding proteins* = protéines de fixation de l'auxine) les ***récepteurs à l'auxine***. On en a trouvé au niveau du plasmalemme, dans la lumière du REG, au niveau tonoplaste… et au niveau du noyau.
- L'auxine active donc de **nombreux processus** (figure 34) dont une **acidification de la paroi** (qui permet un ***relâchement de la paroi en supprimant les liaisons H entre microfibrilles de cellulose***) et une **régulation de l'expression des gènes**, notamment ceux impliqués dans la **synthèse de composés pariétaux**.





Auxine et grandissement cellulaire
1. *Modalités d'action de l'auxine (AIA) sur le grandissement de la cellule végétale.*
2. *Résumé des étapes du grandissement cellulaire.*

FIGURE 34. Action de l'auxine sur l'élongation d'une cellule caulinaire. D'après BREUIL (2007)
Schéma à corriger : ABP et non ~~APB~~ (!!) + sens de certaines flèches ~~ATP → ADP~~ [sic]

b. Un contrôle par l'environnement : l'exemple des tropismes [*hors programme : pour information*]

- On appelle **tropisme** un ***processus de croissance orientée d'un organe végétal en réponse à un paramètre environnemental***. On peut citer notamment :
  - Le **gravitropisme** ou **géotropisme**, ***croissance orientée par le champ de pesanteur***. Le gravitropisme est **positif** au niveau de la **racine** (qui pousse vers le bas) et **négatif** au niveau de la **tige** (qui pousse vers le haut).
  - Le **phototropisme**, ***croissance orientée par la lumière***. Le phototropisme est **positif** au niveau de la **tige** (qui capte ainsi un **maximum de lumière**) et **négatif** au niveau de la **racine** (qui évite ainsi de s'orienter dans une zone du sol susceptible de se déshydrater rapidement à cause de l'ensoleillement).
- *Ces processus font appel à l'auxèse et sont en grande partie contrôlés par l'auxine*.

B. La différenciation des cellules, processus qui permet l'élaboration de tissus spécialisés ou histogenèse

1. Caractères généraux de la différenciation

La **différenciation cellulaire** conduit :
- à l'apparition de fonctions physiologiques spécialisées ;
- à des modifications ultrastructurales nécessitées par ces fonctions ;
- à la synthèse de molécules spécifiques ;
- à la perte de l'activité proliferatrice ;
- à la réduction et à l'arrêt des potentialités histogénétiques.

D'après BREUIL (2007)

2. Une filiation cellulaire qui remonte toujours aux méristèmes, et même aux cellules embryonnaires

- Les **cellules différenciées** proviennent nécessairement de **tissus méristématiques**, eux même issus de **tissus embryonnaires** (figure 35).

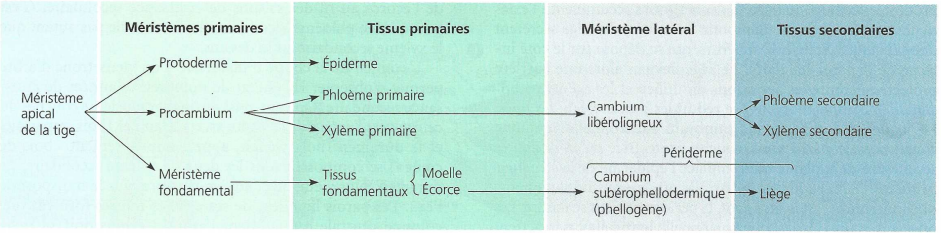
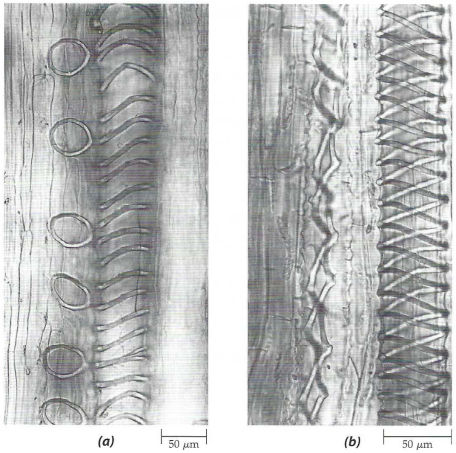


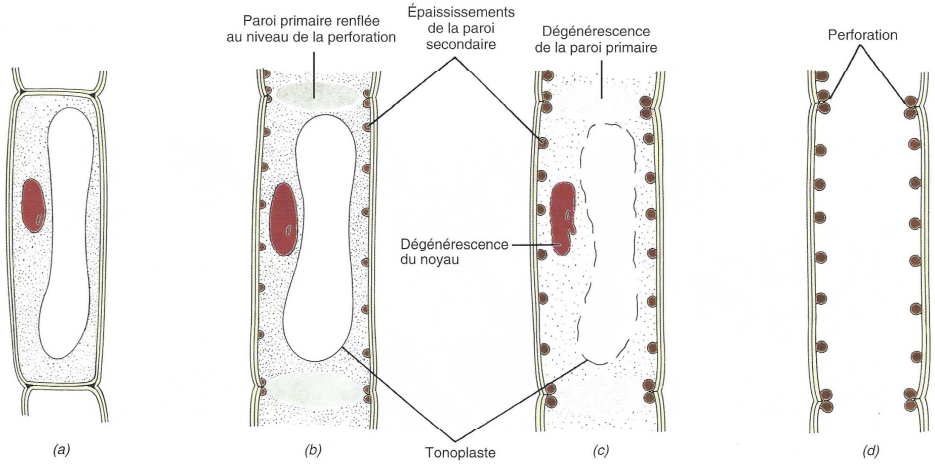
FIGURE 35. Cellules dérivant du MAC. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

3. Un exemple de différenciation : la xylogenèse, production de vaisseaux de xylème stimulée par l'auxine

- Les vaisseaux de xylème I dérivent de **cellules procambiales** ; les cellules du **xylème II** dérivent de **cellules cambiales**. La cellule initiale subit d'abord une **élongation** (figure 36-a).



Éléments de trachées *Portions d'éléments conducteurs du protoxylème (xylème primaire le plus ancien). chez le ricin (*Ricinus communis*). (a) Épaississements cellulaires annelés (en forme d'anneaux à gauche) et spiralés dans des éléments partiellement étirés. (b) Épaississement doublement spiralé dans des éléments étirés. L'élément de gauche a été fortement étiré et les spires des hélices se sont écartées.*



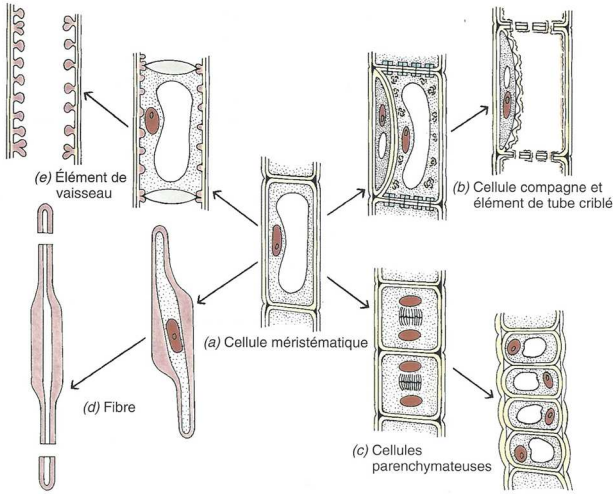
Différenciation d'un élément de vaisseau *(a) Jeune élément très vacuolisé, sans paroi secondaire. (b) La cellule s'est élargie, la paroi secondaire — spiralée quant on la voit en trois dimensions — a commencé à se déposer et la paroi primaire s'est épaissie au niveau d'une perforation. (c) Le dépôt de la paroi secondaire est terminé et la cellule est partiellement lysée. Le noyau dégénère, le tonoplaste est rompu et la paroi est en partie désintégrée au niveau de la perforation. (d) La cellule est arrivée à maturité, elle ne possède plus de protoplaste et elle est ouverte aux deux extrémités.*

FIGURE 36. La xylogenèse, différenciation du xylème I. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

- La cellule produit ensuite de la **lignine** de **façon discontinue** entre la **membrane plasmique** et la **paroi primaire**, ce qui produit des **épaississements lignifiés** entre lesquels subsiste de la **paroi primaire pecto-cellulosique**. Les **ponctuations** ainsi mises en place ***permettent des échanges latéraux entre cellules voisines*** (figure 36-b).
- Les **parois terminales** sont digérées par des **enzymes hydrolytiques** : il se forme alors des **perforations** qui ***mettent en continuité les cellules superposées verticalement*** (figure 36-c).
- Le **contenu cellulaire** est enfin **lysé** par des enzymes suite à un signal génétique de **mort cellulaire programmée** ou **apoptose** (***déclenchement de l'autolyse de la cellule***) : la cellule devient **morte**.
- *Notons que l'auxine stimule la xylogenèse.*

4. Une diversité de cellules issues des cellules procambiales ou cambiales : un aperçu

- Une partie de cette diversité est illustrée à la figure 37.

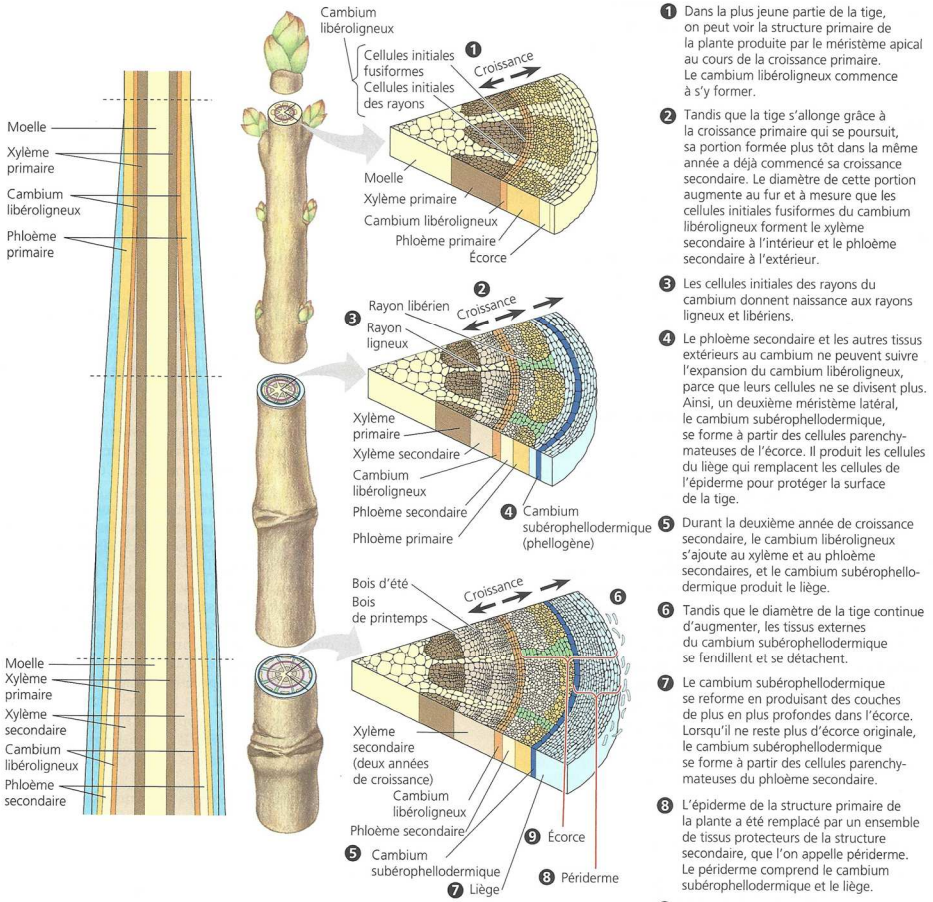


Différenciation des cellules *Divers types de cellules peuvent provenir d'une cellule méristématique du procambium ou du cambium. (a) La cellule méristématique dessinée ici (au centre), avec une seule vacuole centrale, est représentative des cellules méristématiques du cambium. Les cellules procambiales possèdent normalement plusieurs petites vacuoles. On a représenté ici quatre types différents de cellules : (b) élément de tube criblé avec cellule compagne, (c) cellule parenchymateuse, (d) fibre et (e) élément de vaisseau. Les cellules méristématiques, précurseurs de ces cellules, ont la même composition génétique. Les différents types cellulaires se différencient les uns des autres parce que des lots de gènes différents s'expriment dans chacun d'eux.*

FIGURE 37. Cellules dérivant du procambium ou du cambium. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

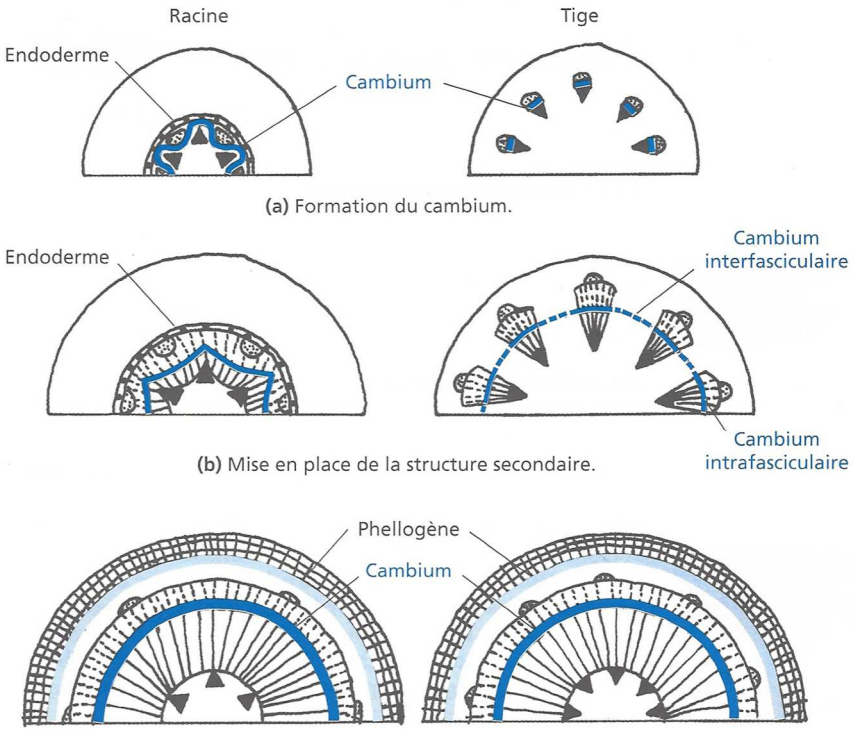
IV. Méristèmes secondaires et croissance en épaisseur

- Les ***méristèmes responsables de la croissance en diamètre des Angiospermes ligneuses ou en cours de lignification*** sont appelés **méristèmes secondaires** ; on peut aussi les appeler **assises génératrices**. Ce sont des zones de **mérèse lente**. Ils donnent naissance à des **tissus secondaires**.



Croissance secondaire d'une tige. On peut retracer la croissance secondaire d'une tige en examinant les sections dans lesquelles apparaissent en succession ses parties vieillissantes. (On observerait les mêmes changements si l'on pouvait suivre la formation et le développement de la partie la plus jeune, près de l'extrémité, pendant les trois prochaines années.)

FIGURE 38. Croissance secondaire d'une tige. D'après CAMPBELL & REECE (2004)



Étapes de la croissance en diamètre d'une racine et d'une tige.

Trois étapes de la croissance en diamètre d'une racine (à gauche) et d'une tige (à droite) de Dicotylédone sont ici schématisées sur des coupes transversales. Les figurés utilisés sont ceux définis au TP 13, § 13.1.

(a) Dans la racine, le cambium (en bleu foncé) apparu par dédifférenciation à la face interne du phloème primaire, a contourné le xylème primaire vers l'extérieur ; dans la tige, des cellules situées entre le xylème et le phloème primaires ont formé le cambium intrafasciculaire.

(b) Dans la tige, seul le cambium intrafasciculaire (en trait continu) a produit des tissus conducteurs secondaires ; des divisions du parenchyme cortical voisin du cambium intrafasciculaire ont formé le cambium interfasciculaire.

(c) Le phellogène (en bleu clair) a fonctionné produisant du liège sur sa face externe ; le fonctionnement du cambium a formé un manchon continu de tissus conducteurs. Seule la disposition du xylème et du phloème primaires permet de distinguer tige et racine en structure secondaire. La figure TP13.9a montre une coupe de racine de Vigne correspondant à ce stade ; sur la coupe de la tige de la figure TP 13.9b, la production des tissus secondaires est intermédiaire entre les stades schématisés ici en b et en c.

FIGURE 39. Mise en place et fonctionnement des assises secondaires. D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

A. Origine et mise en place des méristèmes secondaires

1. Mise en place du cambium libéroligneux (ou cambium au sens strict)

a. Au niveau de la tige : un héritage procambial et une dédifférenciation du parenchyme cortical

- Au sein des tiges, le **cambium** se met en place chez les 'dicotylédones' âgées (figures 38-39) :
  - À partir de **cellules procambiales** restantes **entre les jeunes faisceaux cribrovasculaires**.
  - Par **dédifférenciation** de **cellules du parenchyme cortical interfasciculaire**.
- Initialement, le pachyte (***ensemble des tissus conducteurs issus du fonctionnement cambial et du cambium lui-même***) est **discontinu** puis il devient peu à peu **continu**.

b. Au niveau de la racine : une dédifférenciation du péricycle et du parenchyme médullaire

- Au niveau racinaire, le **cambium** est issu d'une ***dédifférenciation*** des cellules du **péricycle** et du **parenchyme médullaire** (figure 39). Cette mise en place est **immédiatement continue** et ne peut intervenir qu'**au-dessus de l'assise pilifère**.

2. Mise en place de l'assise subéro-phellodermique (ou phellogène) : dédifférenciation de tissus variés

- Quel que soit l'organe considéré, le **phellogène** se met en place plus tardivement que le cambium généralement par **dédifférenciation** de **parenchyme cortical** puis de **cellules compagnes phloémiennes** (figures 37, 39, 43).
- *NB Dans la **racine**, il peut être issu de la **dédifférenciation du péricycle** : dans ce cas, son fonctionnement aboutit à la **formation d'un liège** qui **sépare le parenchyme cortical du reste de la racine** et aboutit à son **exfoliation** (vu en TP pour la racine Vigne).*

B. Des cellules initiales de section transversale parallélépipédique et aux divisons lentes : exemple du cambium

1. Des cellules allongées et vacuolisées

- La **cytologie** des **cellules cambiales (= initiales)** a été vue dans le complément 4 : rappelons que ces cellules possèdent une **volumineuse vacuole centrale** et **unique** (figure 40).

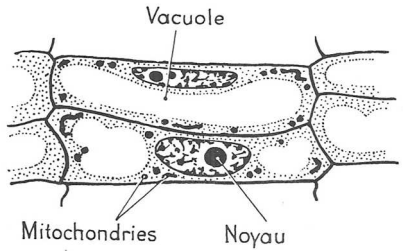
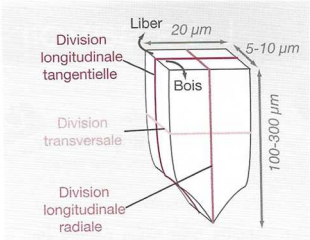


FIGURE 40. Cytologie des cellules cambiales. D'après CAMEFORT (1977)

2. Des divisons lentes, majoritairement périclines dues aux initiales fusiformes

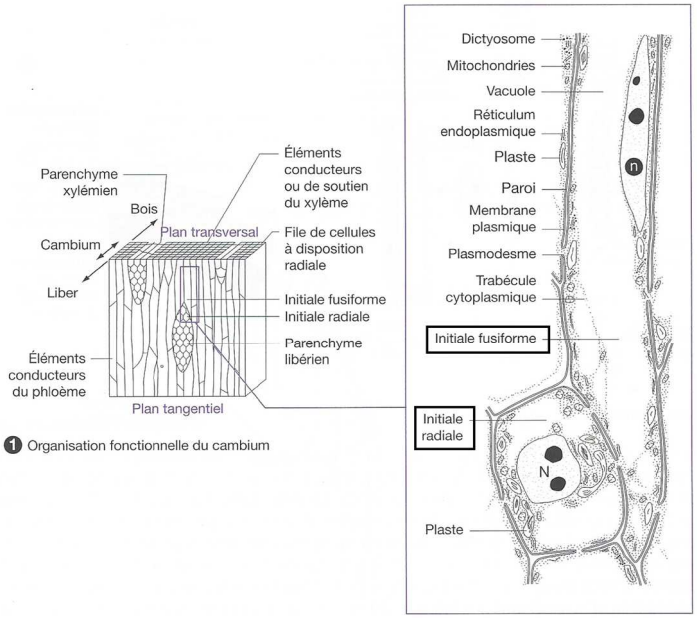
- Les **divisions des initiales** des assises sont assez **lentes** (voir pour s'en convaincre la **taille d'un cerne** dans un **tronc** correspondant à **une année de fonctionnement xylémien**). **90 % des divisions sont périclines**, assurant la **croissance en épaisseur** : elles sont le fait d'**initiales fusiformes**. Mais il existe aussi quelques **divisions transversales** caractérisant les **initiales radiales** (figures 41-42) plutôt à l'origine des **parenchymes ligneux** ou **libériens**.

• **Elles se divisent lentement** selon trois modes de cloisonnement (Fig.) : divisions *longitudinales tangentielles* périclines (90 % des divisions, croissance en épaisseur), divisions *longitudinales radiales* anticlines (7 %, croissance en circonférence) et divisions *transversales* (3 %, croissance en longueur).



Cytodiérèse des cellules cambiales (initiale fusiforme).

FIGURE 41. Cloisonnement des initiales. D'après GODINOT *et al.* (2010)



Cambium vasculaire
1. Organisation fonctionnelle du cambium. 2. Ultrastructure des cellules cambiales.

FIGURE 42. Initiales fusiformes et initiales radiales. D'après BREUIL (2007)

C. Des assises histogènes qui mettent en place des tissus secondaires de manière asymétrique

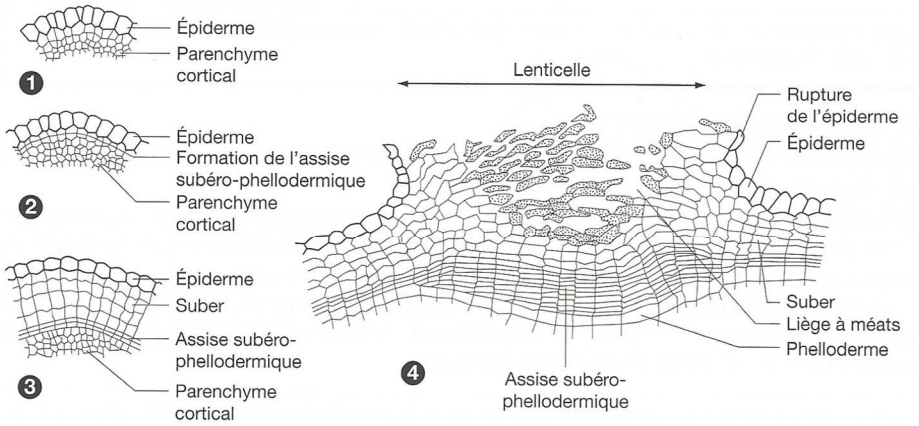
- Les tissus secondaires sont mis en place par les assises de manière **asymétrique** (un côté est plus large que l'autre). Les **cellules de tissus secondaires** se reconnaissent à leur **alignement**.

1. Mise en place de xylème II (= bois) et de phloème II (= liber) par le cambium libéroligneux

- Les figures 44-45 (page suivante) montrent le fonctionnement du cambium : il met en place du **xylème II** (ce qui inclut tous ses types cellulaires) **côté interne** et du **phloème II** (ce qui inclut également ses divers types cellulaires) **côté externe**.

2. Mise en place de liège (= suber) et de phelloderme par le phellogène

- La figure 43 montre, au sein d'une **tige**, la **formation de l'assise subéro-phellodermique** et les tissus qui en dérivent : **phelloderme** (*très fin, parfois absent*) et **liège = suber** (*plus épais, dont les cellules sont jointives mais se désolidarisent au niveau des lenticelles*).



Formation de l'assise subéro-phellodermique et production du liège

FIGURE 43. Le phellogène et les tissus qui en dérivent. D'après BREUIL (2007)

D. Des assises caractérisées par un fonctionnement saisonnier

1. Cas du cambium

- Le cambium présente un **fonctionnement saisonner** : il fonctionne du **printemps** à **l'automne** puis est en **quiescence pendant l'hiver**.
- Ce fonctionnement est **particulièrement visible au niveau du xylème II** : on assiste à la mise en place de ***gros vaisseaux au printemps*** (bois initial) alors que l'**automne** se caractérise par une ***diminution du transport de sève et de plus petits vaisseaux*** (bois final) (figure 46). Chaque cerne correspond au **fonctionnement annuel du cambium** (voir complément 4 + TP A5).

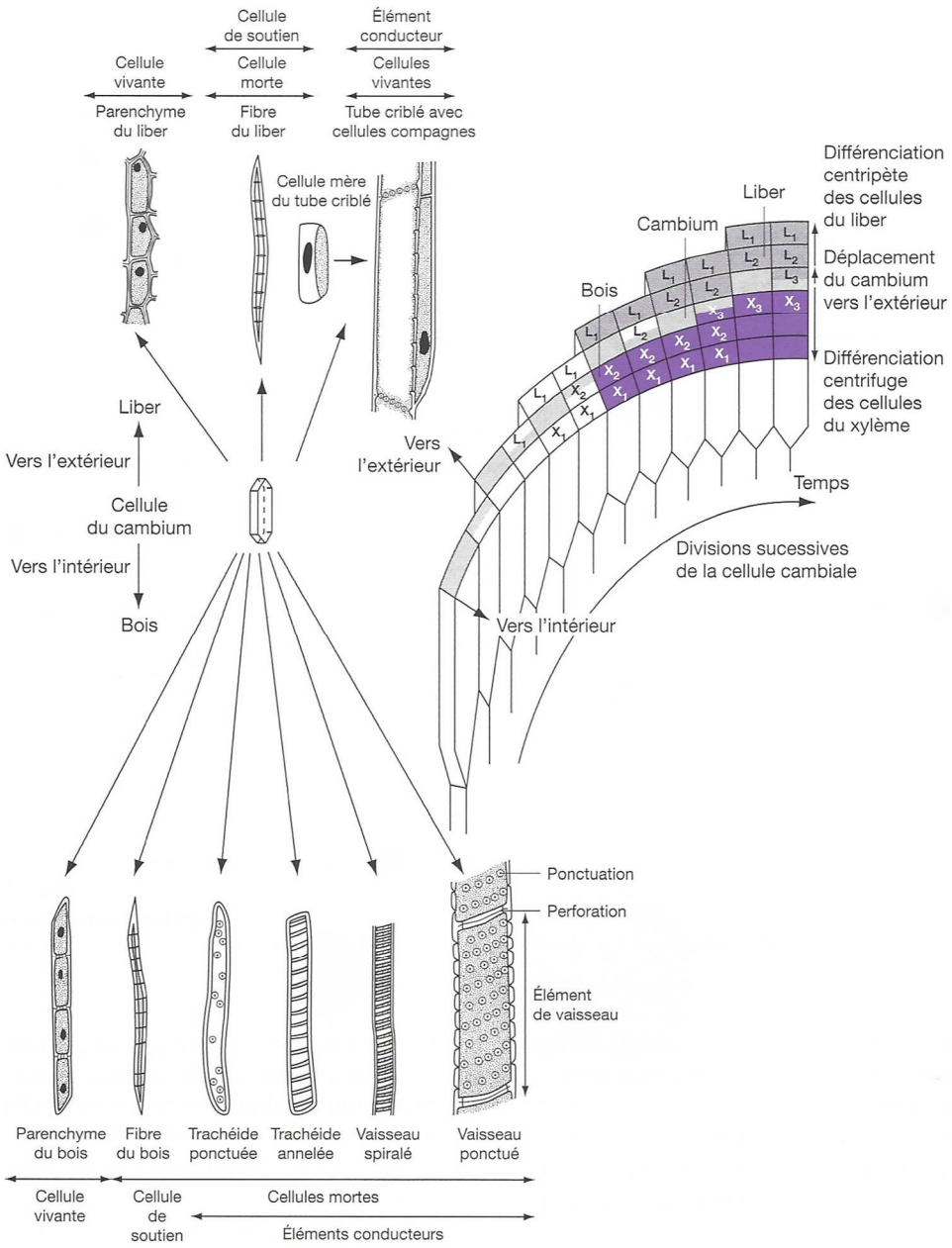
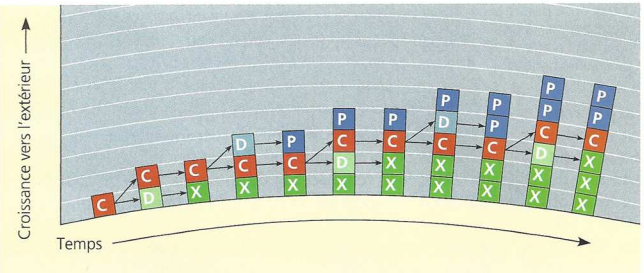


FIGURE 44. Fonctionnement du cambium. D'après BREUIL (2007)



Production du xylème et du phloème secondaires par le cambium libéroligneux. Ce diagramme montre les bandes radiales de cellules qui se forment à partir de l'activité méristématique d'une seule cellule du cambium libéroligneux. La cellule du cambium (C) produit, à l'intérieur, le xylème secondaire (X) et, à l'extérieur, le phloème secondaire (P). À chaque division d'une cellule initiale fusiforme, l'une des cellules filles conserve le potentiel initial de la cellule mère, tandis que l'autre, la cellule dérivée (D), se différencie pour devenir soit une cellule du xylème, soit une cellule du phloème. Au fur et à mesure que les couches de xylème s'accumulent, la circonférence du cambium libéroligneux augmente puisqu'il s'éloigne graduellement de l'axe central de la plante.

FIGURE 45. Fonctionnement du cambium : une vision simplifiée.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

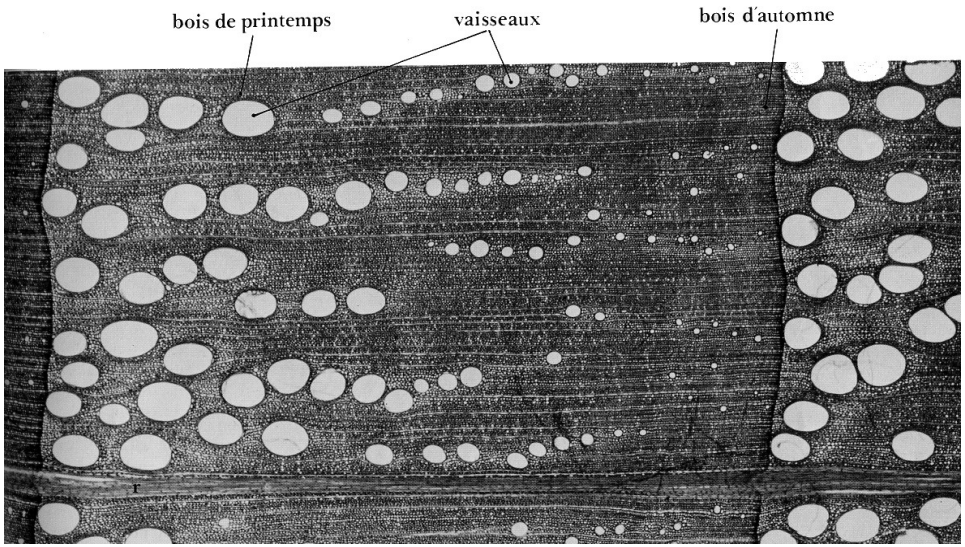


FIGURE 46. Gros plan sur un cerne. (r = rayon ligneux). D'après ROLAND *et al.* (2008)

2. Cas du phellogène

- Le **fonctionnement du phellogène** est **assez variable** d'une espèce à l'autre. Ayant trouvé peu d'informations sur le sujet, je cite ma collègue Hélène CORDIER (LEGTA Théodore Monod, Rennes Le Rheu) :

  *« Dans certains **rares cas** (Hêtre), le phellogène fonctionne **toute la vie** du végétal. Dans la **plupart des cas** cependant, la première assise de phellogène ne fonctionne que **quelques années** puis est remplacée par **d'autres phellogènes**. Ceux-ci apparaissent circulairement ou en **"verre de montre"** (cf. coupe de Vigne en TP). Les phellogènes anciens peuvent rester sur l'arbre (Chêne) ou bien **tomber au fur et à mesure du renouvellement** (Platane, Cerisier), on parle alors de **rhytidome** (**les couches de liège et les tissus au-dessus craquellent et se détachent par plaque ou ruban**). »*

Bilan

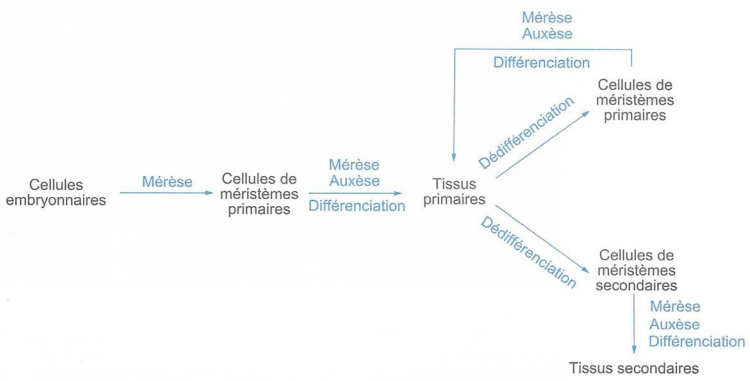


FIGURE 46. <u>Processus du développement post-embryonnaire végétal et filiation des grands types de tissus</u>.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

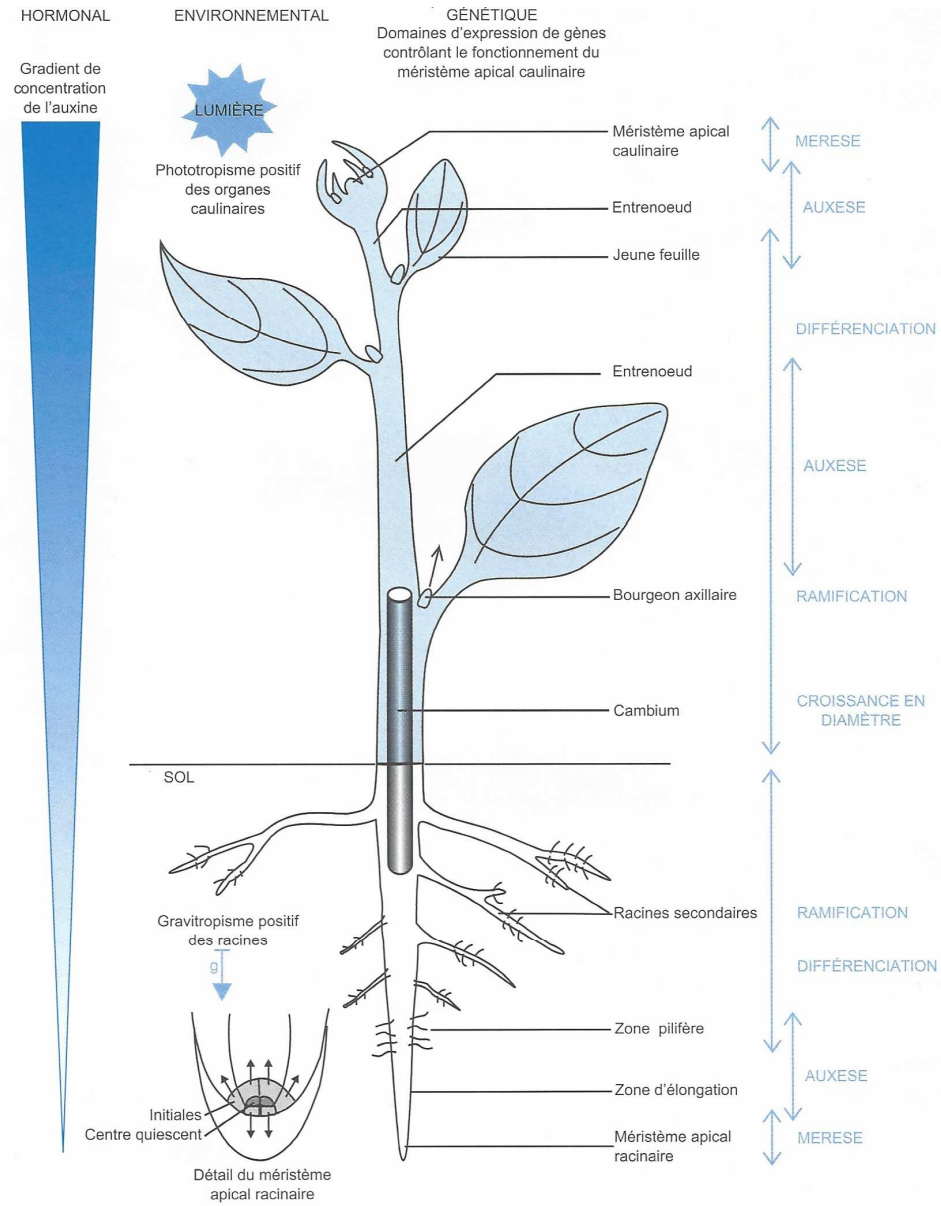


Figure de synthèse Le développement post-embryonnaire des Angiospermes et son contrôle.

FIGURE 47. <u>Le DPE des Angiospermes (et son contrôle)</u>. D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

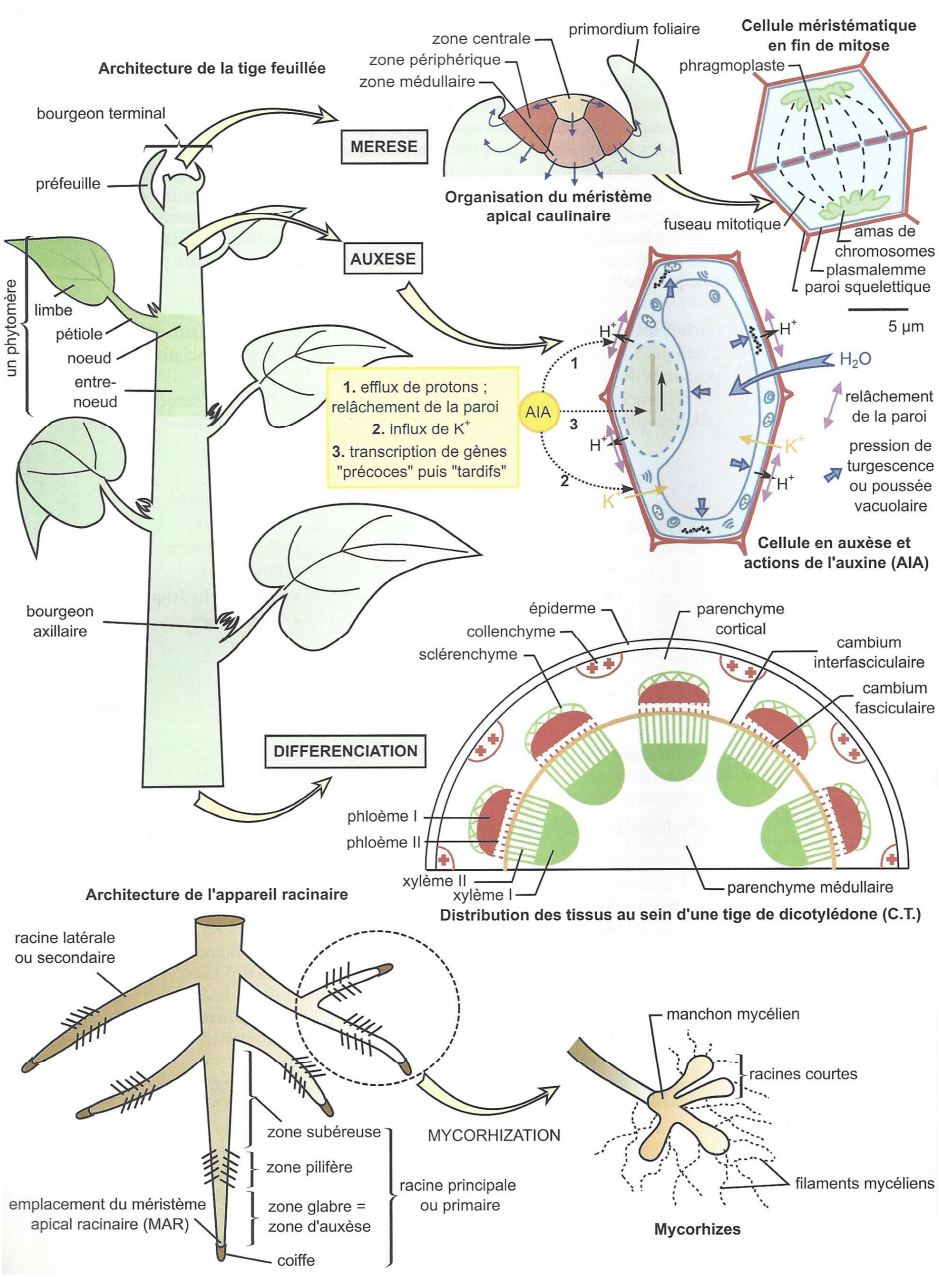


FIGURE 48. <u>Le DPE des Angiospermes</u>. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à réutiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

° **Cycle de vie** des Angiospermes [bien localiser le développement embryonnaire / post-embryonnaire]
° **Grain de pollen**
° **Sac embryonnaire**
° **Germination du tube pollinique** et **double fécondation**
[° Typologie des **ovules**]
° **Développement embryonnaire** et formation de la graine
° **Types de graines**
° **Types de germination** (épigée / hypogée)
° **Plantules**
° **Cellule méristématique** (méristèmes primaires)
° Étapes de la **mitose végétale**
° Organisation / fonctionnement du **MAC** [y compris mise en place d'**ébauches foliaires**]
° Organisation / fonctionnement du **MAR**
[° Mise en place d'une **racine secondaire**]
° Expériences de **marquage racinaire**
° Quantification de l'**allongement des entrenœuds** (appareil caulinaire)
° **Mécanisme d'élongation cellulaire**
° **Transport de l'auxine**
° **Rôle de l'auxine** en fonction du **type d'organe**
° **Mode d'action de l'auxine**
° **Filiation des tissus** dans la plante
° **Xylogenèse**
° Schéma simple de **mise en place des méristèmes II**
° **Cellule cambiale** typique
° Fonctionnement du **cambium**

Vous devez en outre **savoir / pouvoir** :
° Reconnaître / Diagnoser toutes les **structures vues en TP** (TP A3-A4-A5)
° Reconnaître / diagnoser les **phases de la mitose végétale**

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).

CAMEFORT, H. & H. BOUÉ (1980). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Brophytes. Ptéridophytes. Spermaphytes.* Doin, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale.* Dunod, Paris.

CLESSE, B. (2006). *Glossaire botanique illustré*. Entente nationale pour la Protection de la Nature, Bruxelles (B).

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DUCREUX, G. (2002). *Introduction à la botanique.* Belin, Paris.

GALIANA, D., C. LE ROUX & I. MONCHÂTRE (coord. T.-M. BOTREAU) (2015). *Biologie-Écologie Module M72. Bac technologique STAV. La gestion du vivant et des ressources.* Éducagri, Dijon.

GUIGNARD, J.-L. & F. DUPONT (2004). *Botanique. Systématique moléculaire.* Masson, Issy-les-Moulineaux (92), 13e édition (1e édition 1974).

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

KLEIMAN, C. (2001). *La reproduction des Angiospermes.* Belin, Paris.

LABERCHE, J.-C. (2004). *Biologie végétale.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), A. ANDRÉ, C. BRUNET, J.-Y. DUPONT, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSERAND, G. LÉVÊQUE, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2012). *Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement spécifique.* Bordas, Paris.

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007*a*). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.

RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN (2007*b*). *Biologie végétale*. De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont, révision C. Evrard.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

ROBERT, D. & J.-C. ROLAND (1998*a*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **1**. Organisation cellulaire.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1989).

ROBERT, D., C. DUMAS & C. BAJON (1998*b*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **3**. La reproduction.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1994).

ROBERT, D. & A.-M. CATESSON (2000). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **2**. Organisation végétative.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1990).

ROLAND, J-C., F. ROLAND, H. EL MAAROUF-BOUTEAU & F. BOUTEAU (2008). *Atlas. Biologie végétale. **2**. Organisation des plantes à fleurs.* Dunod, Paris, 9e édition (1e édition 1977).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme **1**
Introduction **1**

I. Le développement embryonnaire et les processus associés **4**
A. En amont de l'embryogenèse : la fécondation siphonogame et double chez les Angiospermes **4**
1. Les gamétophytes, acteurs de la fécondation 4
a. Le grain de pollen, gamétophyte mâle mobile 4
b. Le sac embryonnaire, gamétophyte femelle fixe enfermé dans l'ovaire 4
2. Un tube pollinique qui permet la siphonogamie 6
3. Une double fécondation générant un zygote principal et un zygote accessoire 6
B. De l'ovule fécondé à la graine **6**
1. L'embyrogenèse, intense période de mérèse comprenant plusieurs stades et assurant la mise en place d'un embryon polarisé 6
2. La mise en place de l'albumen (albuminogenèse), tissu à rôle nutritif 7
3. Une accumulation de réserves 7
a. Une localisation des réserves qui définit plusieurs types de graines 7
b. Nature des réserves 7
4. La transformation des téguments de l'ovule en téguments de la graine 8
5. La déshydratation et l'entrée en vie ralentie 8
C. La graine, une structure capable de germination **8**

II. Implication des apex de tige et de racine dans le développement post-embryonnaire **9**
A. Les méristèmes primaires, des zones de mérèse à développement indéfini **9**
1. Des tissus à localisation propre, souvent en amas terminaux 9
2. Les cellules méristématiques, des cellules indifférenciées 9
3. La mérèse, une prolifération cellulaire par mitoses 10
4. Des tissus présentant des divisions anticlines et périclines 12
5. Des tissus autoentretenus permettant un développement indéfini 12
6. Des tissus histogènes mais pas toujours organogènes 12
a. La production de nouveaux tissus qui s'allongent et se différencient : le caractère histogène des méristèmes 12
b. La production, au niveau caulinaire, de nouveaux organes : le caractère organogène des méristèmes caulinaires 12
7. Des tissus protégés 12
a. Une protection dans des bourgeons pour les méristèmes aériens 12
b. Une protection par une coiffe pour le méristème apical racinaire (MAR) 12
B. L'apex caulinaire : organisation et fonctionnement **13**
1. La double zonation du méristème apical caulinaire (MAC) 13
a. La zonation ZC/ZP/ZM 13

b. La zonation corpus-tunica 13
2. Un méristème apical histogène et organogène qui assure la mise en place de nouveaux phytomères (= modules) 14
a. Le phytomère (= module), unité de base de l'organisation de la tige herbacée 14
b. Modalités de mise en place d'un nouveau phytomère : une activité répétitive et indéfinie 14
3. Le MAC, tissu parent de tous les méristèmes primaires de la tige 15
C. L'apex racinaire : organisation et fonctionnement 15
1. Structuration globale de la terminaison racinaire 15
2. Le méristème apical racinaire (MAR), méristème histogène qui assure la mise en place des tissus racinaires 15

III. Allongement des organes par auxèse, et histogenèse par différenciation cellulaire 18
A. L'auxèse, l'élongation des cellules qui permet la croissance en longueur 18
1. Une localisation post-méristématique des zones de croissance en longueur 18
a. Une croissance subapicale dans les racines 18
b. Une croissance intercalaire dans la tige qui permet l'allongement des phytomères 18
2. Mécanismes de grandissement cellulaire 18
a. Un processus qui fait appel à la pression de turgescence 18
b. Un processus qui suppose une paroi primaire peu épaisse 18
c. Un processus qui suppose un relâchement pariétal 18
d. Un processus influencé par l'orientation des microtubules 19
e. Un processus qui suppose la synthèse de nouvelles microfibrilles de cellulose (et autres composés pariétaux) : croissance par intussusception 19
f. Un processus irréversible qui s'achève par la production d'une paroi secondaire 20
3. L'auxèse, un processus contrôlé 20
a. Un contrôle par une hormone végétale : l'auxine 20
α. L'auxine, une hormone végétale notamment produite par les méristèmes de l'appareil aérien 20
β. L'auxine, une hormone végétale qui se déplace selon deux modalités 20
γ. L'auxine, une hormone codée en concentration qui agit différemment selon le tissu cible 22
δ. L'auxine, une hormone végétale dont on peut proposer un modèle d'action (dans les cellules en élongation de la tige) : favorisation de l'acidification des parois et régulation génétique 22
b. Un contrôle par l'environnement : l'exemple des tropismes [hors programme : pour information] 23
B. La différenciation des cellules, processus qui permet l'élaboration de tissus spécialisés ou histogenèse 23
1. Caractères généraux de la différenciation 23
2. Une filiation cellulaire qui remonte toujours aux méristèmes, et même aux cellules embryonnaires 23
3. Un exemple de différenciation : la xylogenèse, production de vaisseaux de xylème stimulée par l'auxine 23
4. Une diversité de cellules issues des cellules procambiales ou cambiales : un aperçu 24

IV. Méristèmes secondaires et croissance en épaisseur 24
A. Origine et mise en place des méristèmes secondaires 25
1. Mise en place du cambium libéroligneux (ou cambium au sens strict) 25
a. Au niveau de la tige : un héritage procambial et une dédifférenciation du parenchyme cortical 25
b. Au niveau de la racine : une dédifférenciation du péricycle et du parenchyme médullaire 25
2. Mise en place de l'assise subéro-phellodermique (ou phellogène) : dédifférenciation de tissus variés 25
B. Des cellules initiales de section transversale parallélépipédique et aux divisons lentes : exemple du cambium 25
1. Des cellules allongées et vacuolisées 25
2. Des divisons lentes, majoritairement périclines dues aux initiales fusiformes 26
C. Des assises histogènes qui mettent en place des tissus secondaires de manière asymétrique 26
1. Mise en place de xylème II (= bois) et de phloème II (= liber) par le cambium libéroligneux 26
2. Mise en place de liège (= suber) et de phelloderme par le phellogène 26
D. Des assises caractérisées par un fonctionnement saisonnier 26
1. Cas du cambium 26
2. Cas du phellogène 27

Bilan 28
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 29
Références 30
Plan du chapitre 30

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en novembre 2015 • Dernière actualisation : août 2017.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : http://tanguyjean.businesscatalyst.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.