

# LE DÉVELOPPEMENT POST EMBRYONNAIRE DES ANGIOSPERMES : ADAPTATIONS ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE

## SV-B-3 Le développement post-embryonnaire des Angiospermes : adaptations et plasticité phénotypique (BCPST 2)

### SV-B-3-1 Développement végétatif à l'interface sol/air

Les zones apicales comprennent des zones de division (mérèse) et de croissance cellulaire (auxèse). Elles contribuent à édifier l'axe racine-tige feuillée. Le méristème apical caulinaire est organogène et histogène. Son fonctionnement cyclique et itératif assure une croissance indéfinie de l'axe aérien. L'axe aérien est ainsi formé par une succession de phytomères. Le méristème apical caulinaire détermine aussi la position des différents organes aériens. Les cellules issues de la zone méristématique subissent généralement une croissance importante : l'auxèse. Cette dernière est contrôlée par l'auxine, une phytohormone. Elle provoque l'augmentation de la plasticité pariétale par acidification et l'accroissement du volume cellulaire par osmose. Dans un second temps, l'auxine contrôle la mise en place de nouveaux composants pariétaux. Les voies de différenciation cellulaire génèrent une diversité de tissus en affectant le contenu cytoplasmique et la structure pariétale des cellules. Les méristèmes secondaires se forment au sein des structures primaires.

- Identifier les zones de croissance apicales d'une Angiosperme à l'échelle de l'organisme, des organes et des tissus.
- Relier le fonctionnement du méristème apical caulinaire, avec le développement indéfini de la tige feuillée.
- Estimer sur un rameau le nombre d'unités de végétation.
- Exploiter des données expérimentales montrant le mode d'action à l'échelle cellulaire de l'auxine.
- Comparer une cellule méristématique et une cellule différenciée (élément conducteur de xylème).
- Réaliser des coupes transversales colorées de tiges et de racines avec des structures secondaires et identifier les différents tissus secondaires (bois, liber, suber, phelloderme).

Le cambium produit des tissus secondaires (bois et liber) épaississant l'organe dans lequel ils se développent.

#### **Précisions et limites :**

*Aucune donnée sur le contrôle du fonctionnement du méristème apical caulinaire n'est exigible.*

*La voie de transduction de l'auxine et les mécanismes moléculaires de son transport ne sont pas au programme.*

*Aucun mécanisme de différenciation cellulaire n'est étudié. On se limite à constater la diversité des cellules observables sur une coupe anatomique.*

### SV-B-3-2 Développement de l'appareil reproducteur

Le développement reproductif met en place la fleur par transition du méristème apical caulinaire en méristème reproducteur, inflorescentiel ou floral.

Le développement floral est notamment contrôlé par des gènes impliqués dans des activations en cascade. L'identité des organes floraux est déterminée par la combinaison d'expression de gènes homéotiques (modèle ABCDE).

- Exploiter des données afin de déterminer le caractère homéotique de certains gènes contrôlant l'identité des organes floraux.

#### **Précisions et limites :**

*Seul le modèle ABCDE chez Arabidopsis thaliana est présenté. La nomenclature des gènes impliqués n'est pas exigible.*

### SV-B-3-3 Adaptations et plasticité phénotypique

Les Angiospermes présentent des caractéristiques adaptatives en relation avec leur vie fixée en milieu terrestre.

Certaines de ces adaptations témoignent de convergences évolutives entre taxons phylogénétiquement éloignés ou de régression évolutive.

D'autres variations morphologiques, anatomiques et physiologiques au sein d'une même espèce sont sous la dépendance de facteurs du milieu au cours de leur développement. On parle d'accommodation.

Des facteurs abiotiques tels que les variations météorologiques au cours d'une année et entre les années influencent le développement végétatif (exemple de la production saisonnière du bois) et/ou reproducteur (exemple de la floraison).

Des facteurs biotiques tels que des bactéries ou des mycètes influent sur le développement de la plante (formation de nodosités ou de mycorhizes), et participent à la nutrition d'un organisme à vie fixée. Un dialogue moléculaire entre la plante et un autre organisme permet la formation d'une structure chimérique impliquée dans la nutrition.

- Mettre en relation les modifications morpho-anatomiques observées sur des végétaux vivant en milieu sec (sclérophytes et malacophytes) ou aquatique avec les contraintes spécifiques liées aux conditions de milieu.

- Discuter, à partir d'exemples, des convergences ou des régressions évolutives liées à des caractéristiques morpho-anatomiques.

- Différencier adaptation et accommodation à partir d'exemples et leur mécanisme d'origine.

- Mettre en relation le développement indéfini de l'appareil végétatif des Angiospermes avec un mécanisme d'accommodation : exemple des feuilles d'ombre et de lumière

- Identifier le bois de printemps et le bois d'été formant les cernes du bois à l'échelle macroscopique et/ou microscopique

- Exploiter des données pour montrer l'influence de la température (vernalisation) et de la lumière (photopériodisme) sur l'induction florale.

- Présenter un modèle de contrôle épigénétique impliquant le gène FLC reliant les facteurs abiotiques et la floraison (organes percepteurs, relais hormonaux, gènes impliqués).

## **I Le développement végétatif de la plante à l'interface sol/air permet l'édification de l'axe racine-tige feuillé, sa ramification et son épaississement**

1. Les méristèmes primaires permettent la mise en place des différents organes

2. Le fonctionnement du méristème apical caulinaire ou MAC est cyclique et itératif => cf TP

- 2.1 la croissance de la tige est intercalaire
- 2.2 organisation et fonctionnement du MAC
- 2.3 mise en place des feuilles
- 2.4 notion de phytomère

3. L'élongation cellulaire ou auxèse, est sous le contrôle de l'auxine

- 3.1 La turgescence vacuolaire et croissance de la paroi primaire par intussusception
- 3.2 Le relâchement pariétal nécessaire
- 3.3 la mise en place de la paroi secondaire par apposition
- 3.4 l'auxine, facteur de croissance

4. L'histogenèse est permise par la différenciation cellulaire

5. La ramification de l'appareil végétatif permet d'augmenter les surfaces d'échanges avec le milieu extérieur ↓ cf TP

- 5.1 les racines secondaires permettent d'augmenter la surface d'exploration
- 5.2 la ramification des tiges guide les modes et rythmes de croissance de l'appareil caulinaire

6. La croissance en épaisseur des Dicotylédones est permise par des méristèmes secondaires

- 6.1 le cambium et son fonctionnement
- 6.2 le phellogène et son fonctionnement

## **II. Le développement de l'appareil reproducteur se fait à partir de la différenciation de bourgeons végétatif**

1. la mise à fleur est permise par le passage de l'état végétatif à l'état reproducteur lors du virage floral

2. la transition florale est sous le contrôle génétique de gènes homéotiques, le modèle ABCDE

## **III. Adaptations et plasticité phénotypique**

1. les adaptations des Angiospermes en relation avec leur vie fixée témoignent de l'évolution des taxons

- 1.1 exemple de convergences évolutives dans les adaptations au milieu desséchant ↓ cf TP
- 1.2 exemple d'une régression évolutive dans l'adaptation de l'appareil reproducteur des Poacées à un milieu ouvert

2. la plasticité phénotypique est sous l'influence des facteurs abiotiques et biotiques endogènes

- 2.1 influence des facteurs abiotiques sur l'appareil végétatif ↓ cf TP2
- 2.2 influence des facteurs abiotiques sur la reproduction
- 2.3 influence des facteurs biotiques endogènes

3. Les partenaires symbiotiques influencent également le développement des Angiospermes ↓ cf 1e année

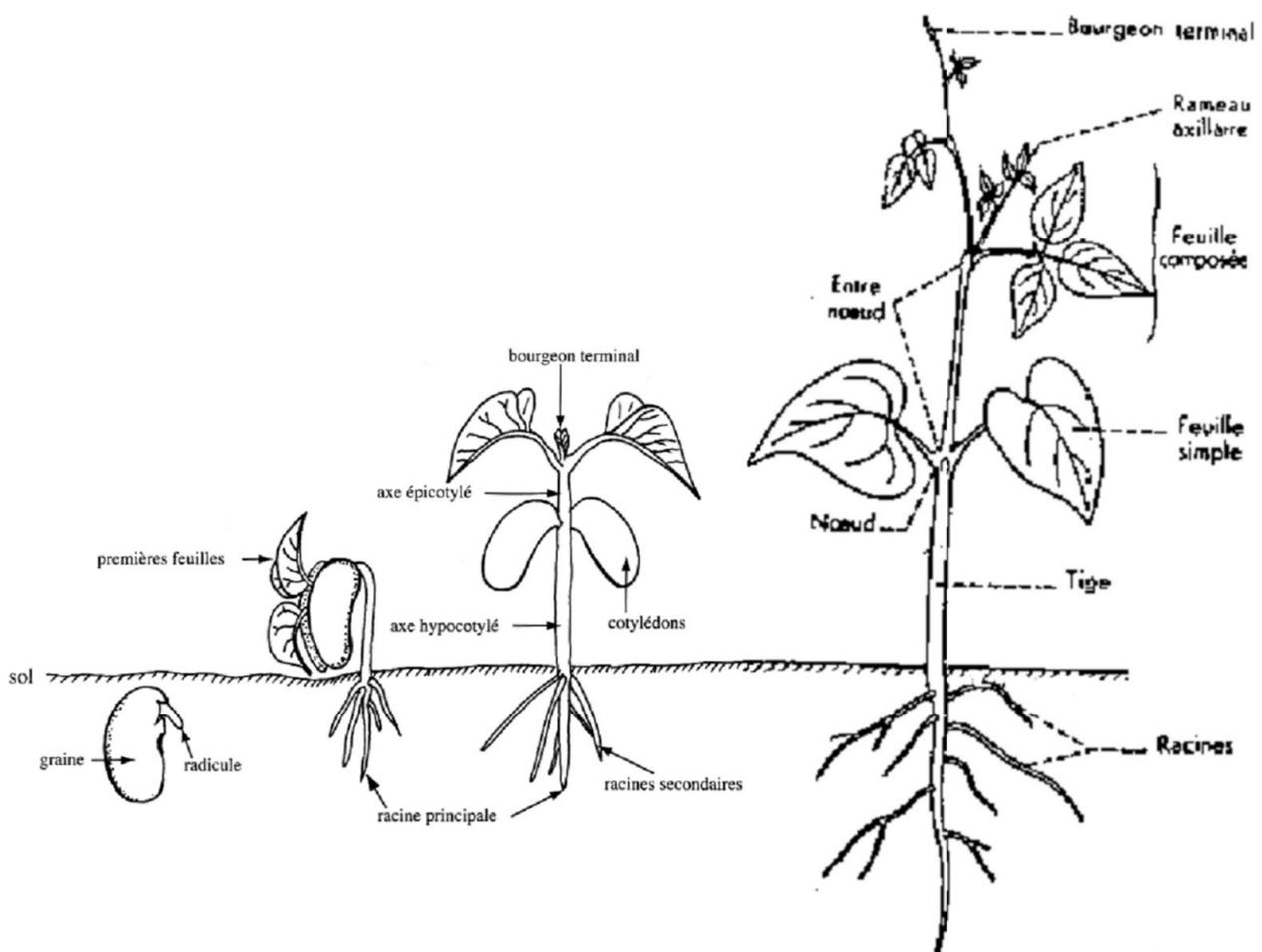
- 3.1 cas des mycorhizes
- 3.2 cas des nodosités

## **Bilan**

## ANNEXE 1 : LE DÉVELOPPEMENT POST EMBRYONNAIRE DES ANGIOSPERMES : ADAPTATIONS ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE

A partir de vos connaissances de 1<sup>e</sup> année et des documents présentés ci-dessous, répondre aux questions ci après pour formuler une mise en contexte adaptée et faire émerger une problématique pertinente.

- De quels organes est composé l'appareil végétatif des Angiospermes et quels rôles assurent ces différents organes ?

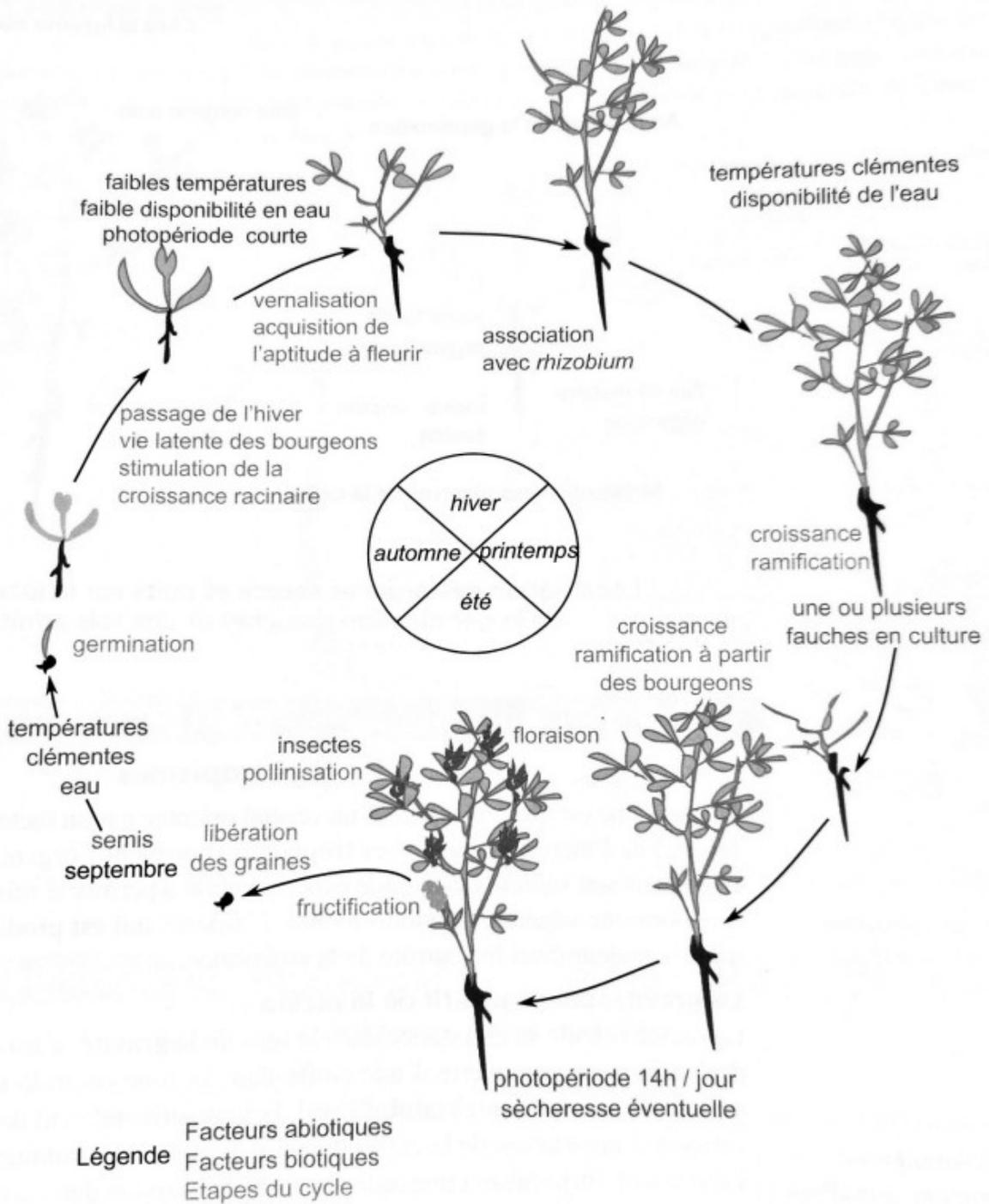


Document 1 : de la plantule à la plante développée

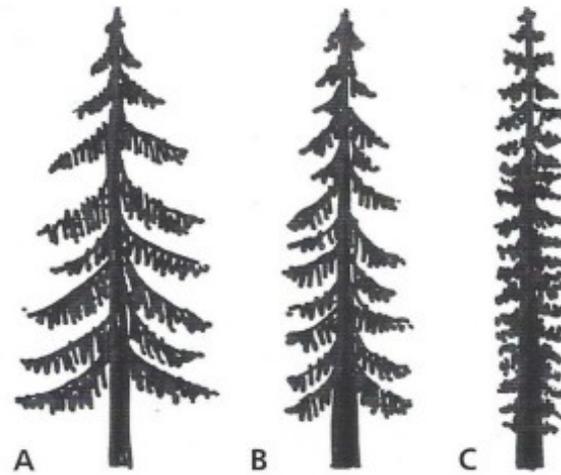
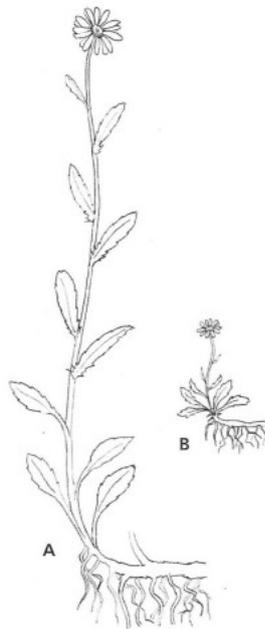
*D'après le document 1, quelles sont les trois types de modifications morphologiques permettant passage de l'état de plantule à celui d'une plante adulte ?*

*Quelles sont les contraintes du milieu aérien en région tempérée ?*

D'après le document 2, quels sont les différents types de facteurs exogènes qui influencent le développement de la plante ?



document 2 : les facteurs de contrôle du de développement



morphologie d'épicéas adaptés à différentes altitudes dans le Jura

A. forme pyramidale de basse altitude. B. forme intermédiaire d'altitude moyenne. C. forme colonnaire de haute altitude. Chaque forme constitue un écotype

**A-B.** expérience de Bonnier: une touffe de marguerite (*Leucanthemum vulgare*, Astéracées) de la région parisienne est fragmentée en deux, l'une est cultivée sur place, l'autre en montagne, sous un climat alpin. Les individus nouvellement formés par multiplication végétative (donc de même génotype) sont grands en plaine (A) et nains en altitude (B). Ces deux phénotypes sont des accommodats.

L'étude d'Épicéas (*Picea abies*) localisés à différentes altitudes montre

- Des **plants plutôt larges en plaine**, ce qui permet de **capter un maximum de lumière**.
- Des **plants plutôt étroits en montagne**, ce qui **évite la surcharge en neige** de l'arbre sans nuire à sa capacité de capter la **lumière** puisqu'elle est **plus abondante** en altitude.

On observe que le fait de **changer de milieu** des plants (ou leurs graines) **ne modifie pas leur morphologie d'origine**, ce qui montre qu'elle est **déterminée génétiquement**. Il s'agit bien d'une **adaptation**.

### Document 3 : exemples d'accommodation et d'adaptation au milieu

document 3a : un exemple d'accommodation mis en évidence par une expérience de transplantation d'après Meyer et al (2008)

document 3b : un exemple d'adaptation illustrée par trois morphotypes d'Épicéas. D'après Meyer et al, 2008

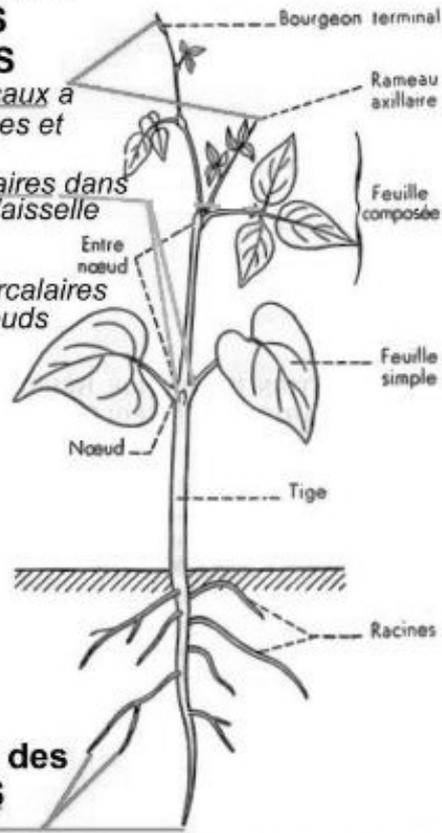
**D'après les documents 3a et 3b, expliquer la différence entre l'accommodation et l'adaptation au milieu.**

**PROBLEMATIQUE : Comment s'effectue le développement de l'appareil végétatif pour aboutir à une plante capable de survivre et se reproduire, et pouvant s'accommoder aux contraintes imposées par le milieu**

## ANNEXE 2 : LES MERISTEMES PRIMAIRES

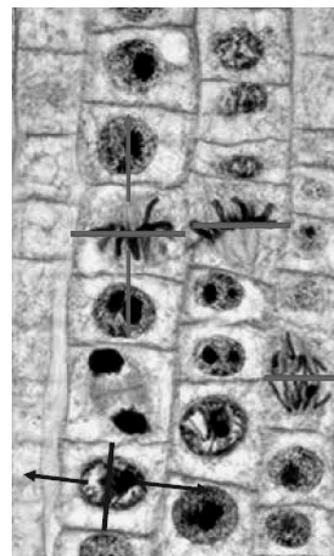
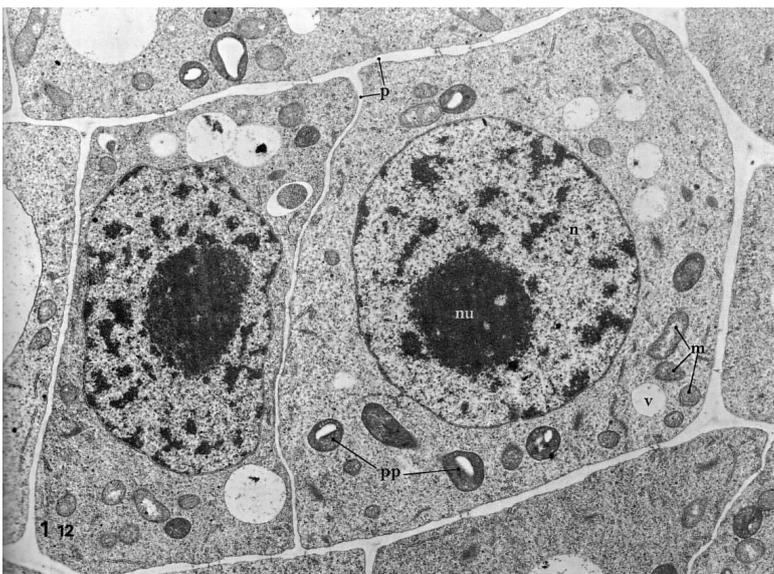
### Emplacement des MERISTEMES CAULINAIRES

- *méristèmes apicaux* à l'extrémité des tiges et des rameaux
- *méristèmes axillaires* dans les bourgeons à l'aisselle des feuilles
- *méristèmes intercalaires* dans les entrenœuds



### Emplacement des MERISTEMES RACINAIRES

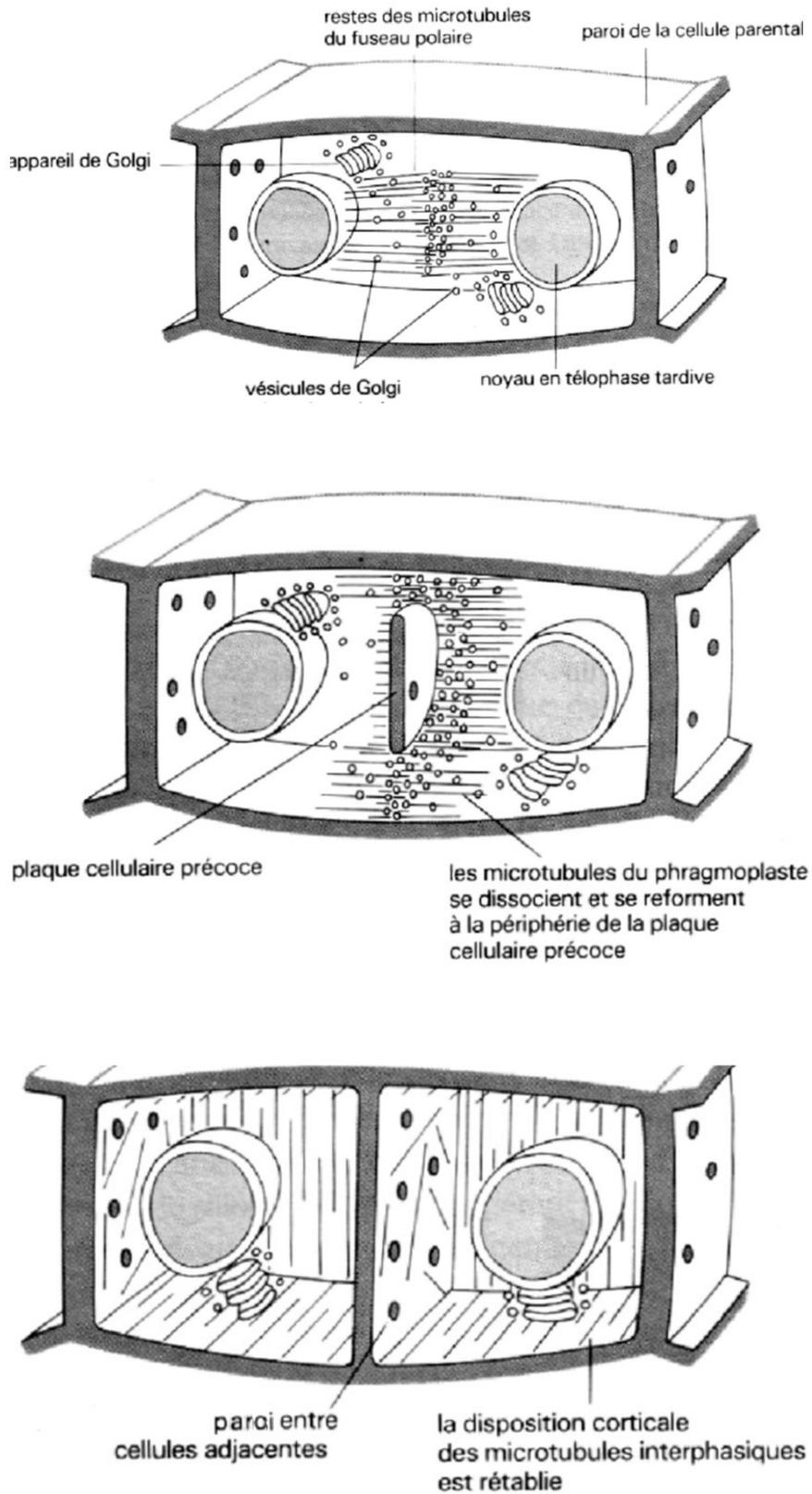
Document 4 : répartition des méristèmes primaires au sein d'une jeune plante.



Document 5 A: micrographie d'une cellule méristématique . Document 5b : méristème racinaire au microscope photonique x1000

Légèder cette électronographie et donner les caractéristiques d'une cellule méristématique.

## ANNEXE 3 : LA MITOSE VEGETALE, RAPPELS DE PREMIERE ANNEE



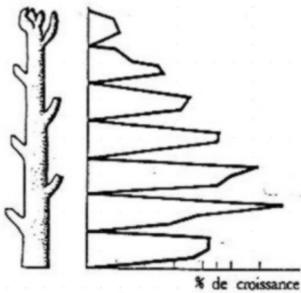
Document 6 : la mitose végétale (rappels de 1e année)

## ANNEXE 4 : PLANS DE DIVISION ET FONCTIONNEMENT DU MERISTEME APICAL CAULINAIRE

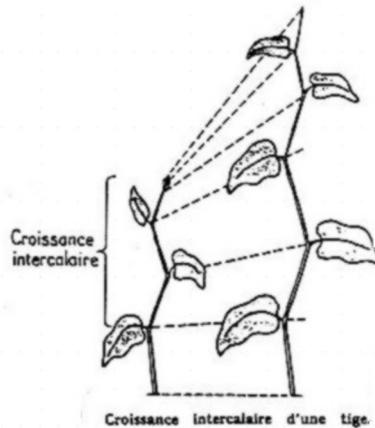
↑  
Axe de l'organe  
↓

- division **anticline** = perpendiculaire à l'axe de l'organe  
→ **allongement**
- division **péricline** = parallèle à l'axe de l'organe  
→ **épaississement**

document 7 : plans de divisions

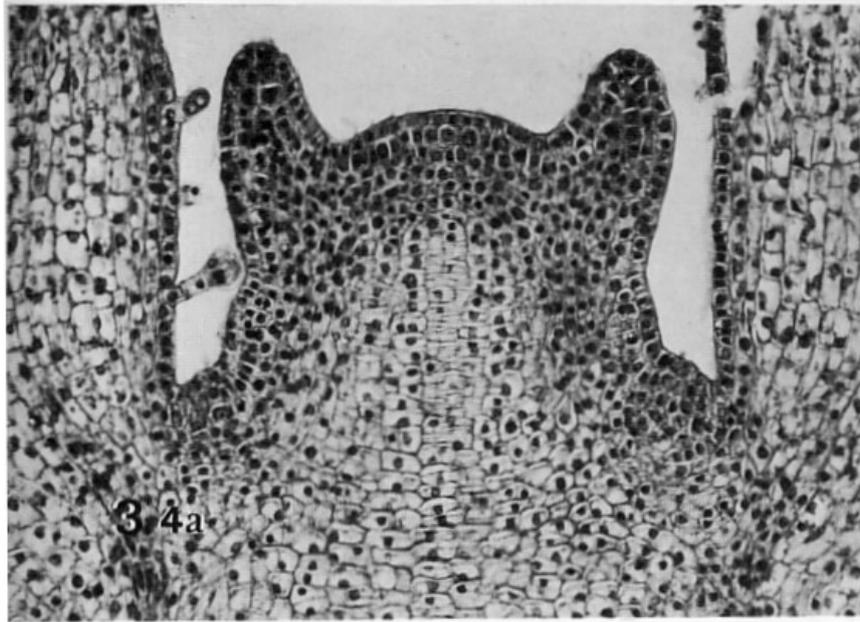


On mesure la longueur des entrenœuds à intervalles de temps régulier, on obtient donc les taux de croissance.



→ D'après ces documents, en quoi la croissance de la tige peut être qualifiée d'intercalaire?

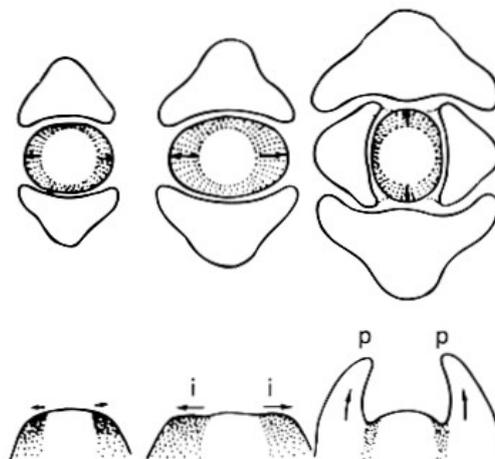
document 8 : localisation de la zone d'élongation d'une tige



**Document 9 : méristème apical caulinaire de lamier en CT et CL. Discutez la phyllotaxie**

Fonctionnement plastochronique  
d'un apex de plante à feuilles opposées déclassées.

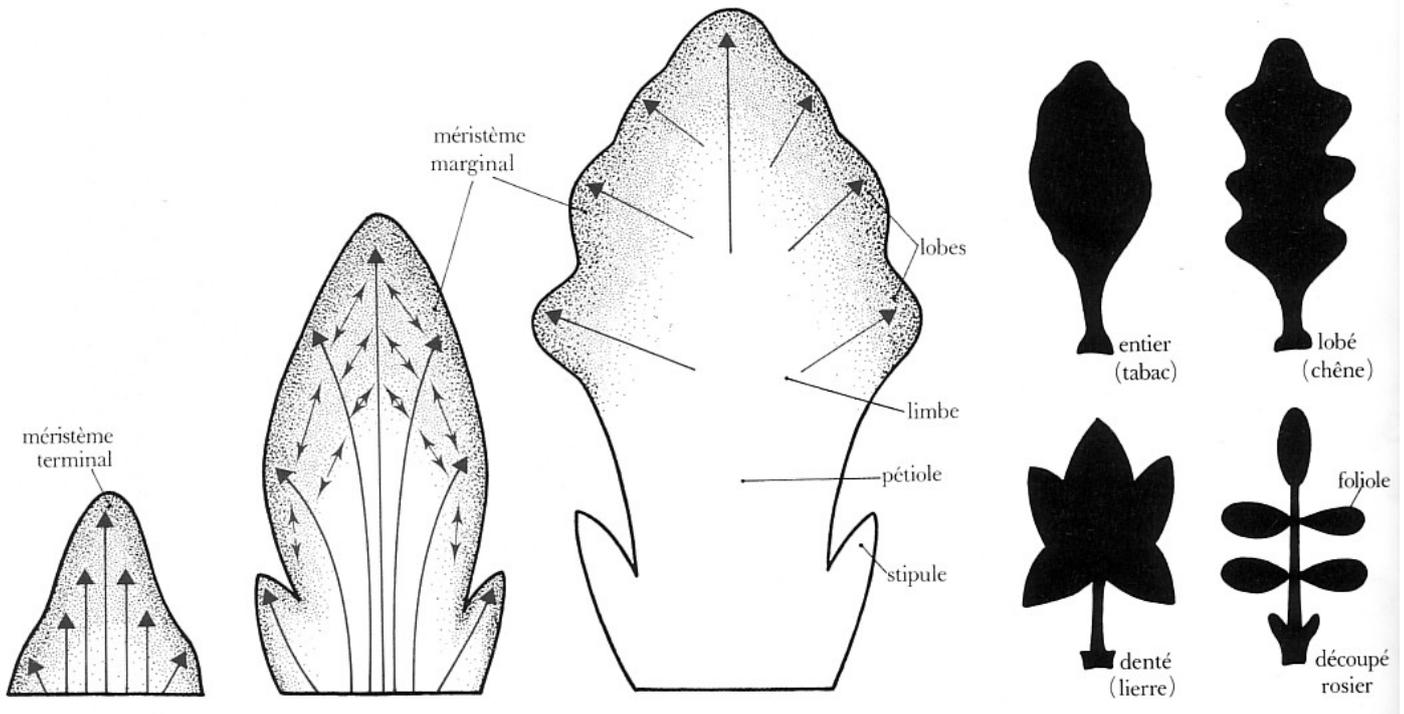
De gauche à droite, aire minimale, aire maximale résultant de la croissance horizontale (i, deux initiums), croissance verticale conduisant à l'érection de deux primordiums (p), d'où retour à l'aire minimale (en haut, coupes transversales, en bas, coupes longitudinales d'apex (d'après BUVAT, 1955).



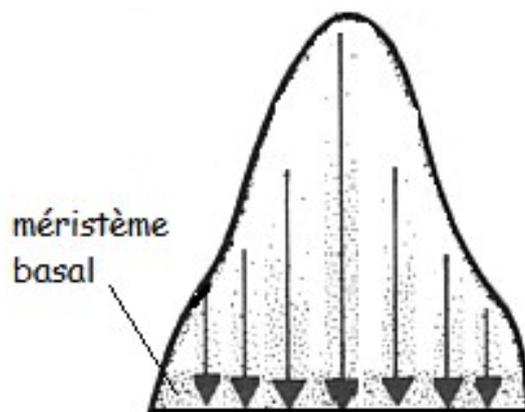
***A partir de quelle région du MAC, se mettent en place les feuilles ? Décrire la séquence des évènements menant à l'érection des primordiums foliaires.***

## ANNEXE 5 : DU PRIMORDIUM FOLIAIRE A LA FEUILLE DEFINITIVE

→ En suivant le modèle du document précédent, réaliser le schéma du fonctionnement plastochronique d'un apex de plante à feuilles alternes distiques.



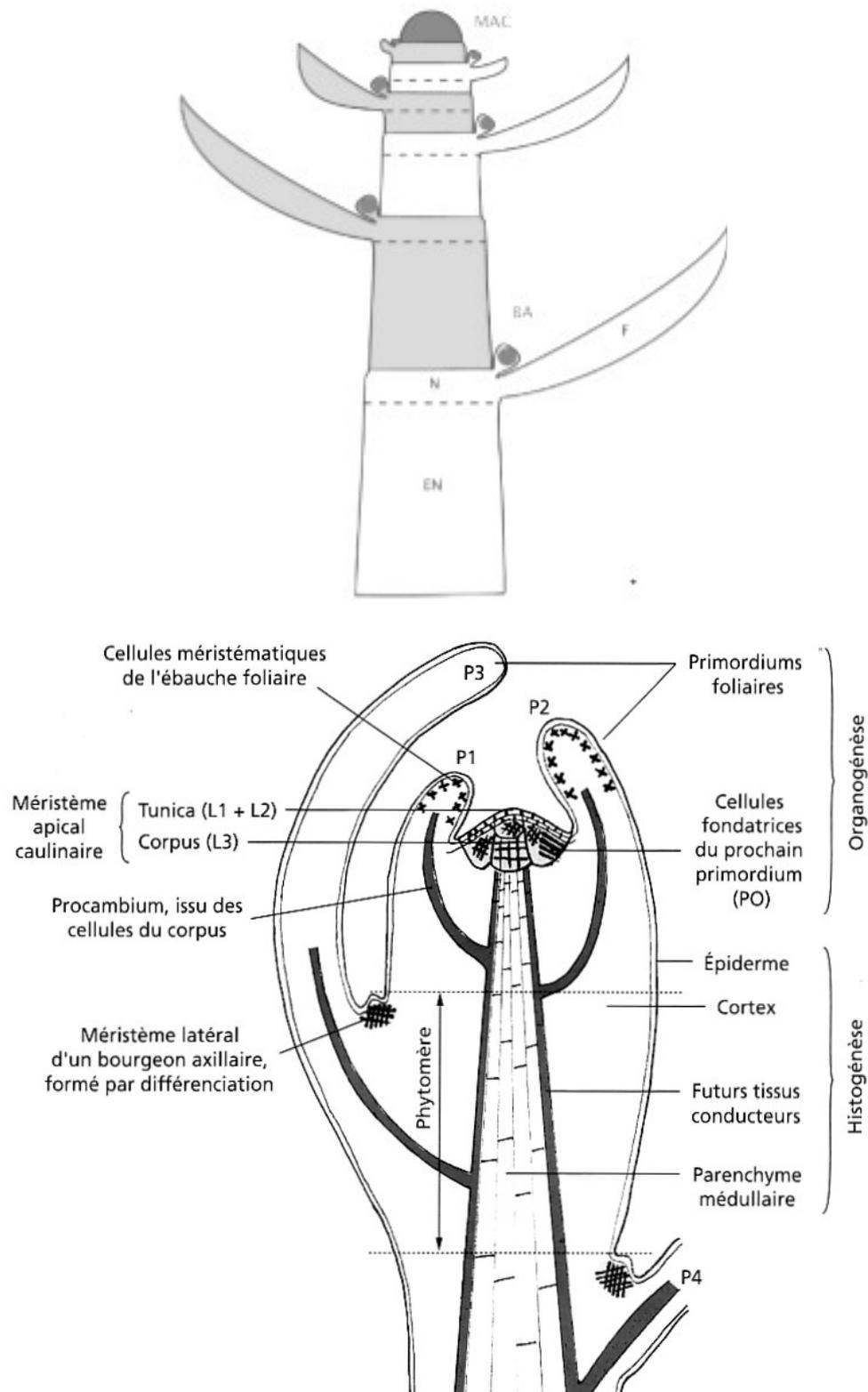
Document 10 : formation des feuilles de Dicotylédones et position des méristèmes foliaires.



Document 11 : idem chez une Monocotylédone

**Comment s'effectue la croissance de la feuille chez les Monocotylédones d'une part et chez les Dicotylédones d'autre part ? Comment chez ces derniers, les feuilles acquièrent une forme plus ou moins complexe ?**

## ANNEXE 6 : CROISSANCE DE LA TIGE ET NOTION DE PHYTOMERE



Document 11 : schéma général du fonctionnement d'un apex caulinaire

→ Définir d'après ces documents la notion de phytomère.

## ENCART ENS : L'APEX RACINAIRE

### Encart ENS : le fonctionnement du méristème apical racinaire ou MAR est continue

- la croissance de la racine est subterminale

La **croissance** de la racine est **strictement subterminale**, les sites responsables de la rhizogenèse sont donc **localisés au niveau de l'apex**. On peut noter que les zones de mérése et d'auxèse ne se superposent pas.

- organisation et fonctionnement du MAR

On observe tout d'abord un centre quiescent, appelé ainsi car ses cellules ont une faible activité mitotique sous l'influence d'acide abscissique, il constitue une réserve de cellules pour la régénération des cellules du méristème au sens strict. N.B. : chez l'Arabette des Dames (Arabidopsis thaliana), le centre quiescent ne compte que 4 cellules.

Ce centre quiescent est entouré de petites cellules indifférenciées, les initiales.

Chez l'Arabette un petit nombre de cellules initiales sont à l'origine des tissus racinaires :

**les initiales de la columelle**, située immédiatement sous le centre quiescent, renouvellent la coiffe desquamante par des divisions anticlines.

**les initiales latérales** formeront le protoderme, futur rhizoderme, par des divisions anticlines

**les initiales corticales** formeront le parenchyme cortical et l'endoderme par des divisions péricleines puis anticlines.

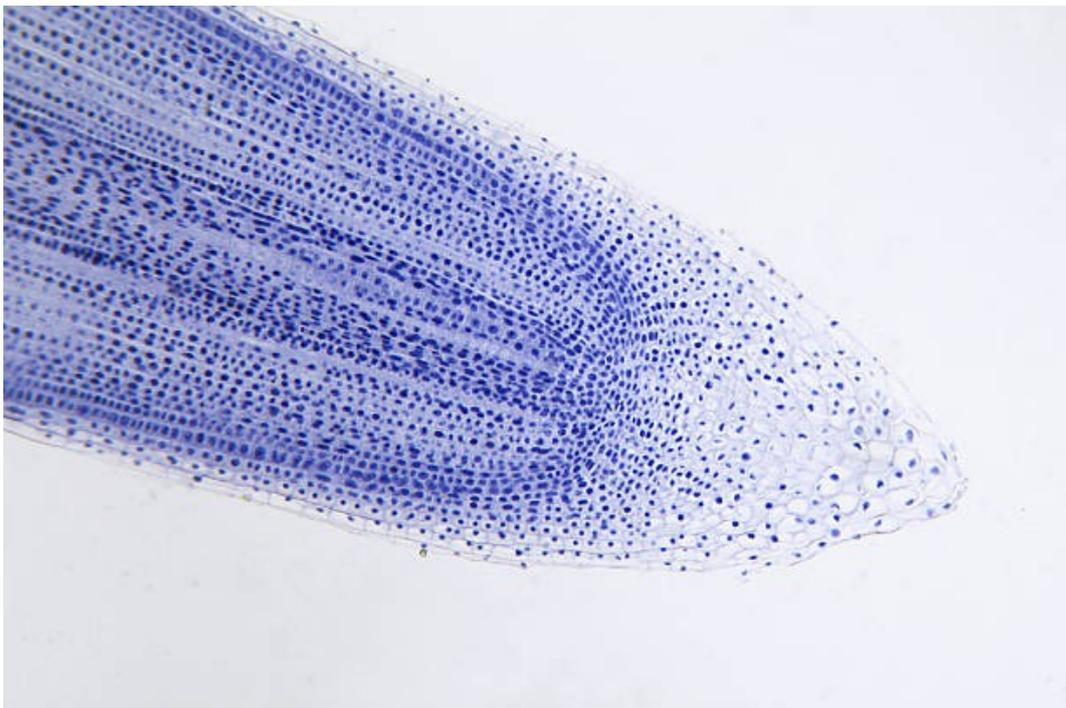
→ ces 2 derniers types d'initiales constituent le **méristème proximal**

**les initiales médullaires**, situées au-dessus du centre quiescent, formeront les tissus du cylindre central (péricycle, tissus conducteurs, parenchyme médullaire) par des divisions anticlines surtout

→ elles constituent le **procambium**

Notons que chaque division d'une initiale forme deux cellules filles : l'une se redivisera éventuellement, puis s'allongera et se différenciera, alors que l'autre reste en place et maintient le nombre d'initiales constant.

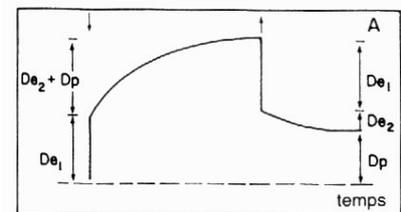
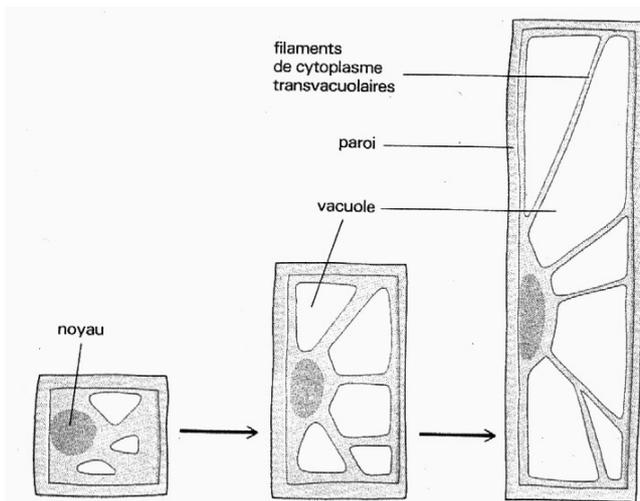
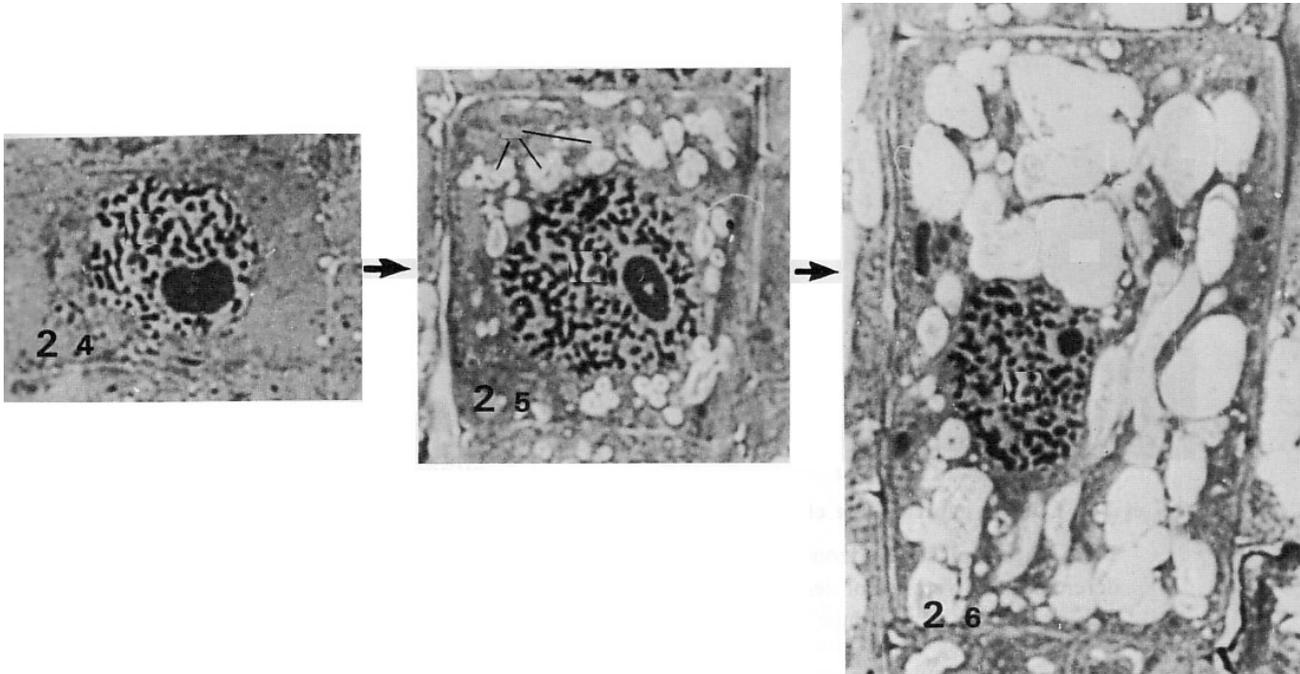
**Le centre quiescent intervient comme un inhibiteur de la différenciation des cellules** qui sont à son contact et **joue le rôle de cellules souches** en cas de nécessité de remplacement des initiales. **L'identité d'une initiale n'est pas prédéterminée mais dépend de sa position au sein du méristème et des interactions avec les cellules voisines.**



Organisation du MAR : étudiez forme, taille et organisation des cellules afin d'en déduire une zonation du Méristème racinaire

## ANNEXE 7 : MERESE, AUXESE ET DIFFERENCIATION CELLULAIRE

Schématisez et légendez les électronographies ci-dessous.



(B)

### Viscoplasticité de la paroi.

A) Effet de la turgescence. La paroi étirée subit une déformation élastique,  $De$ , réversible et une déformation plastique,  $Dp$ , irréversible.

(D'après D. Cosgrove.)

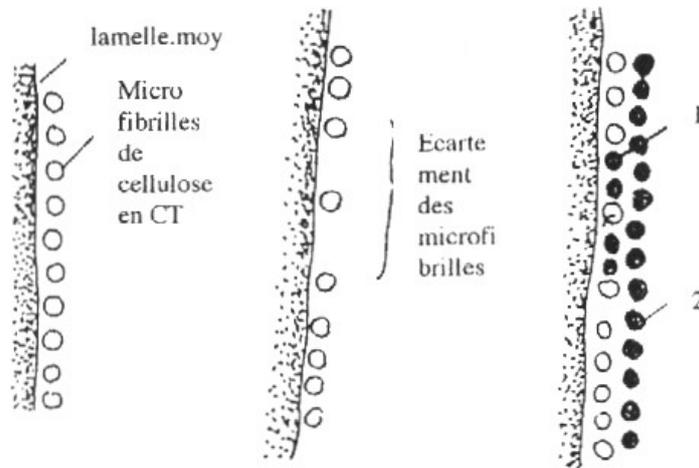
B) Courbe d'extension d'une paroi en fonction du temps, soumise à tension constante (maintenue entre les deux flèches).  $De_1$  : déformation élastique instantanée ;  $De_2$  : déformation élastique retardée ;  $Dp$  : déformation plastique.

(D'après L. Taiz.)

### Document 12 : effet de la turgescence sur la viscoplasticité de la paroi

D'après ce document, expliquer comment la turgescence vacuolaire intervient sur l'élongation cellulaire.

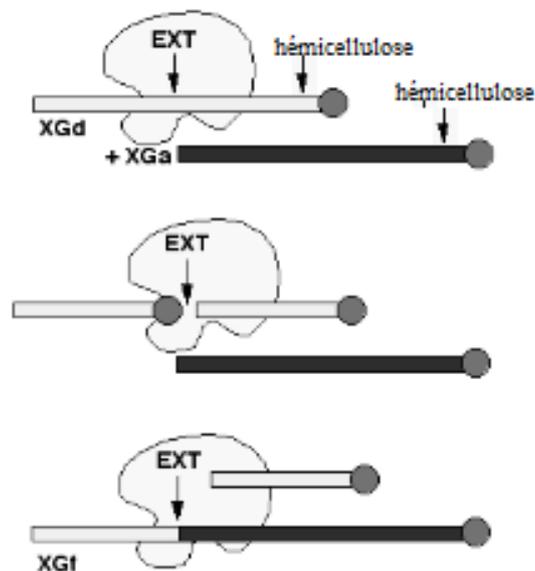
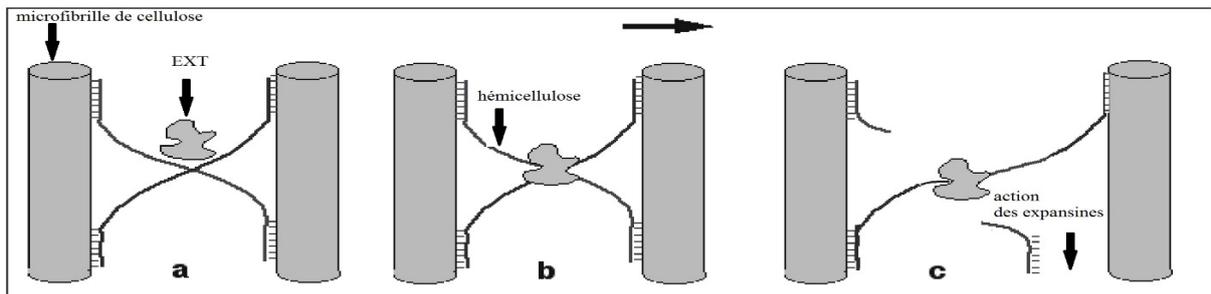
## ANNEXE 8 : FIN DE CROISSANCE ET DIFFERENCIATION CELLULAIRE



Comblement des vides par intussusception (1) puis dépôt d'une nouvelle couche cellulosique (2)

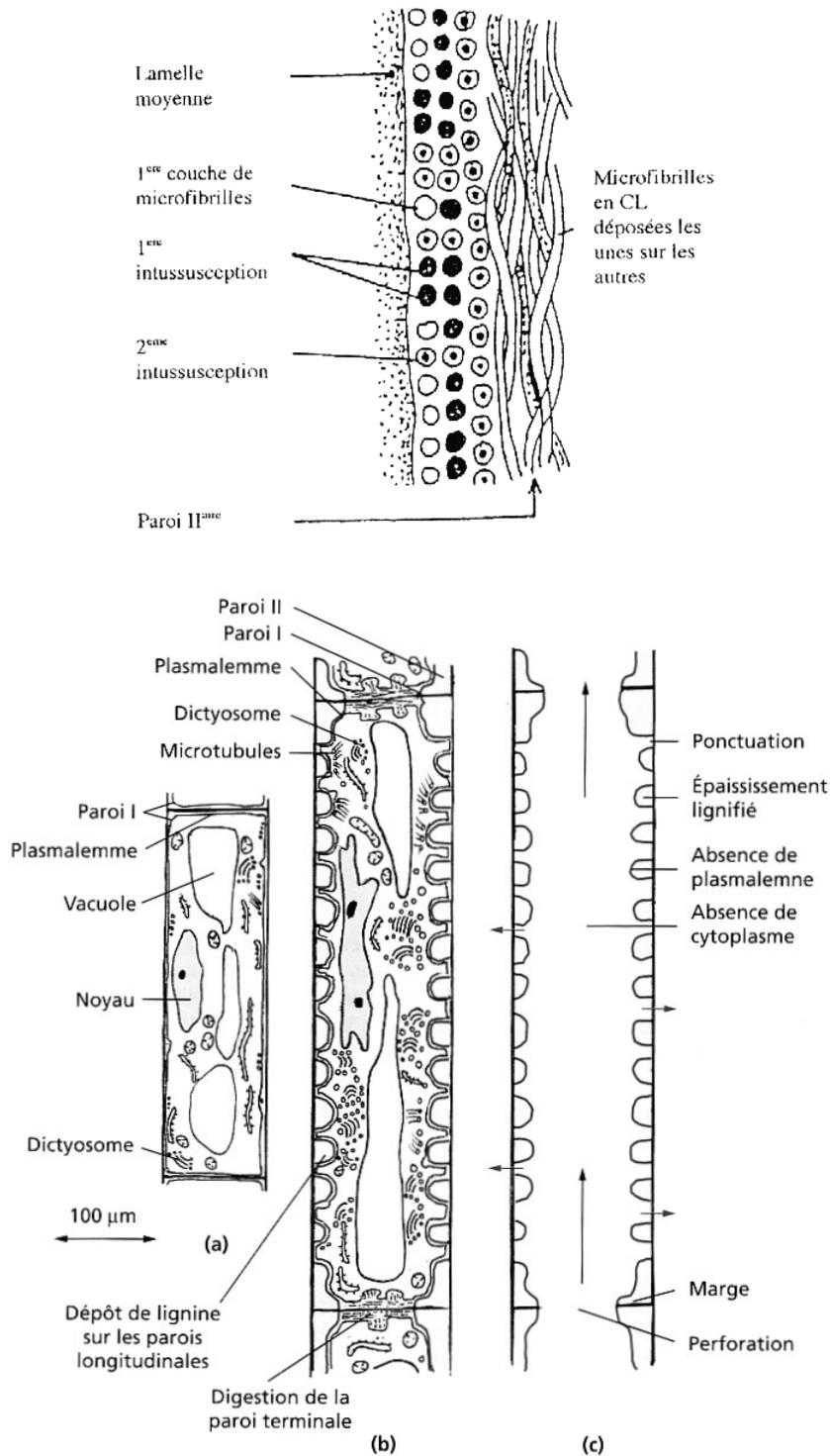
*D'après ce document, qu'appelle t on la croissance par intussusception ?*

Document 13 : croissance de la paroi primaire par intussusception



Document 14 : rôle possibles moléculaires des EXT et des expansines dans l'extension de la paroi primair

**ANNEXE 9 : DIFFERENCIATION ET MISE EN PLACE E LA PAROI SECONDAIRE**



Étapes de la différenciation d'un élément de vaisseau du xylème.

(a) Cellule en cours d'auxèse.

(b) Phase de réorganisation des organites

(c) Élément de vaisseau différencié. Les perforations assurent la continuité de la colonne de sève brute et son transit vertical (flèches noires) ; par les ponctuations des échanges sont possibles entre deux éléments de vaisseaux contigus (flèches bleues).

**Document 15 : mise en place de la paroi secondaire par apposition. D'après ce document, qu'appelle t on la croissance par apposition ?**

## ANNEXE 10 : CROISSANCE, AUXINE ET TROPISMES

• **Objectif** : Evaluer une concentration en auxine par les effets biologiques de cette hormone.

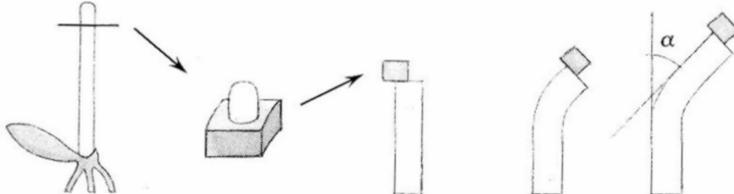
• **Extraction de l'hormone** : le tissu végétal, ici une pointe de coléoptile, est posé sur un bloc de gélose ; si de l'auxine est présente, elle va diffuser dans ce bloc (voir expériences page 118).

• **« Test avoine »** : Des coléoptiles d'avoine qui ont germé à l'obscurité sont décapités (et les premières feuilles arrachées à leur base). Le bloc de gélose est placé sur une moitié de la section. Si cette gélose contient de l'auxine, le coléoptile va

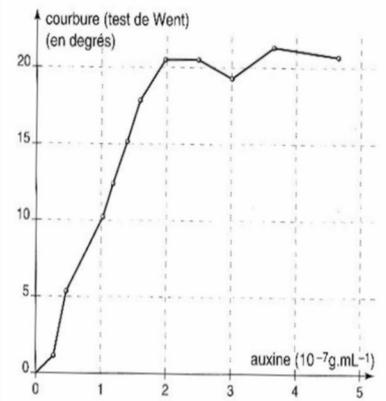
croître et se courber. Mesurée après 90 minutes de contact, la courbure traduit la concentration en auxine.

C'est donc une véritable mesure biologique de cette concentration qui est ainsi réalisée.

Jusqu'à une époque récente, les méthodes chimiques de dosages étaient beaucoup moins sensibles que ce test biologique : celui-ci permet en effet de détecter des concentrations aussi faibles que  $10^{-8}$  g.mL<sup>-1</sup> d'auxine. Actuellement, les méthodes modernes d'analyse atteignent des sensibilités comparables.



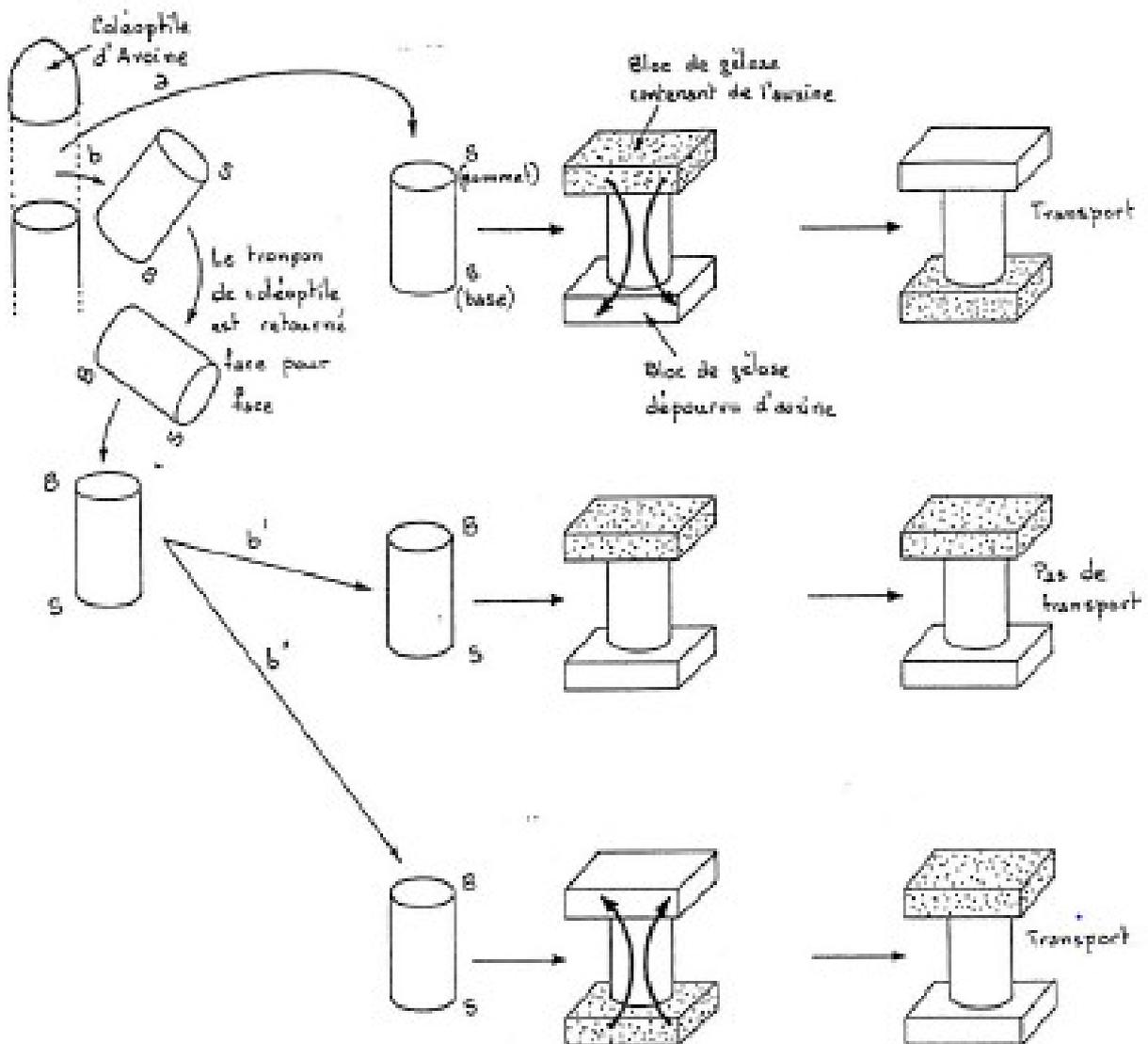
Le « test avoine » de Went : une utilisation astucieuse des propriétés de l'auxine.



D'après Went et Thimann (1937)

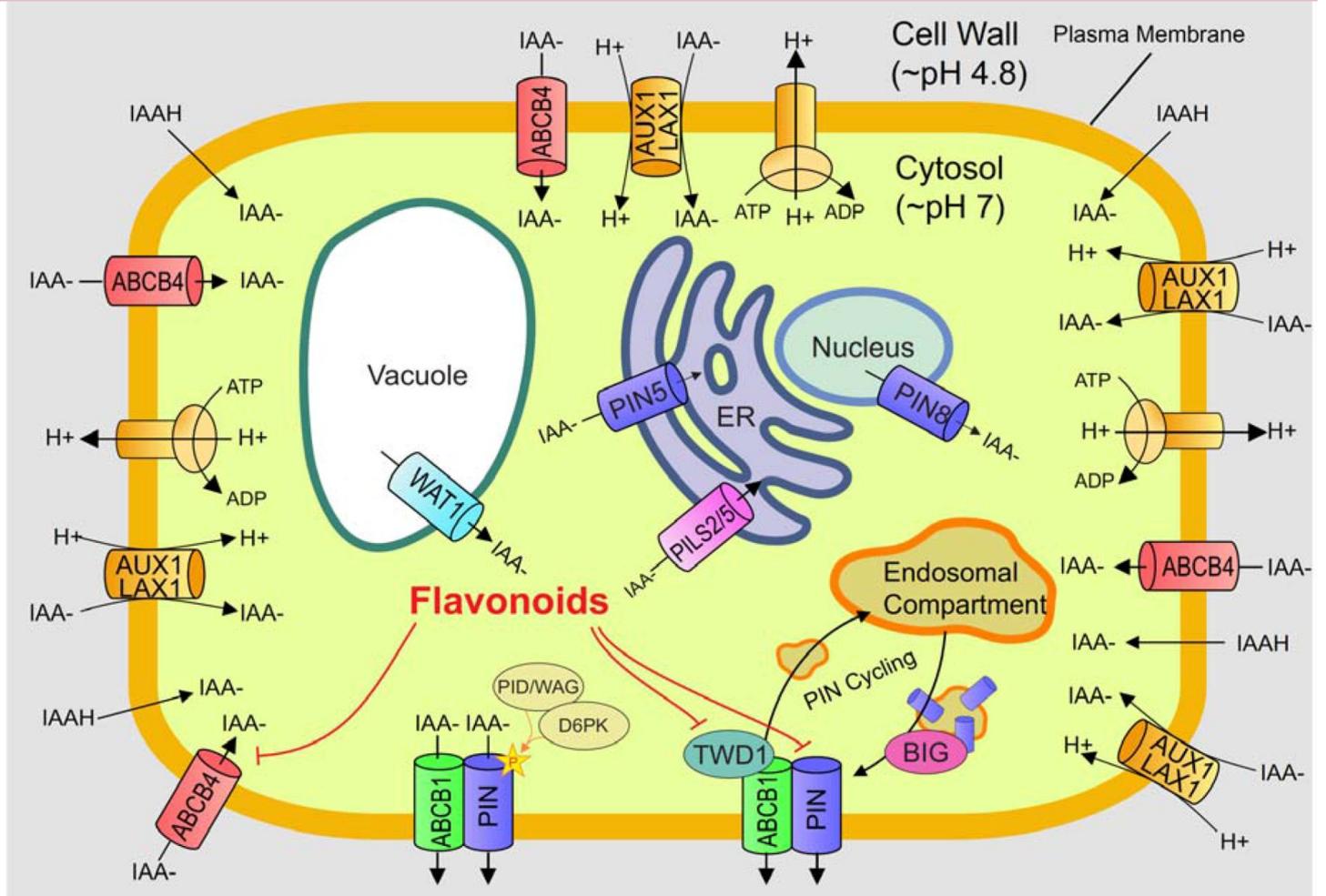
Une mesure de l'action de l'auxine en fonction de sa concentration

### Document 16 : Auxine, auxèse et phototropisme

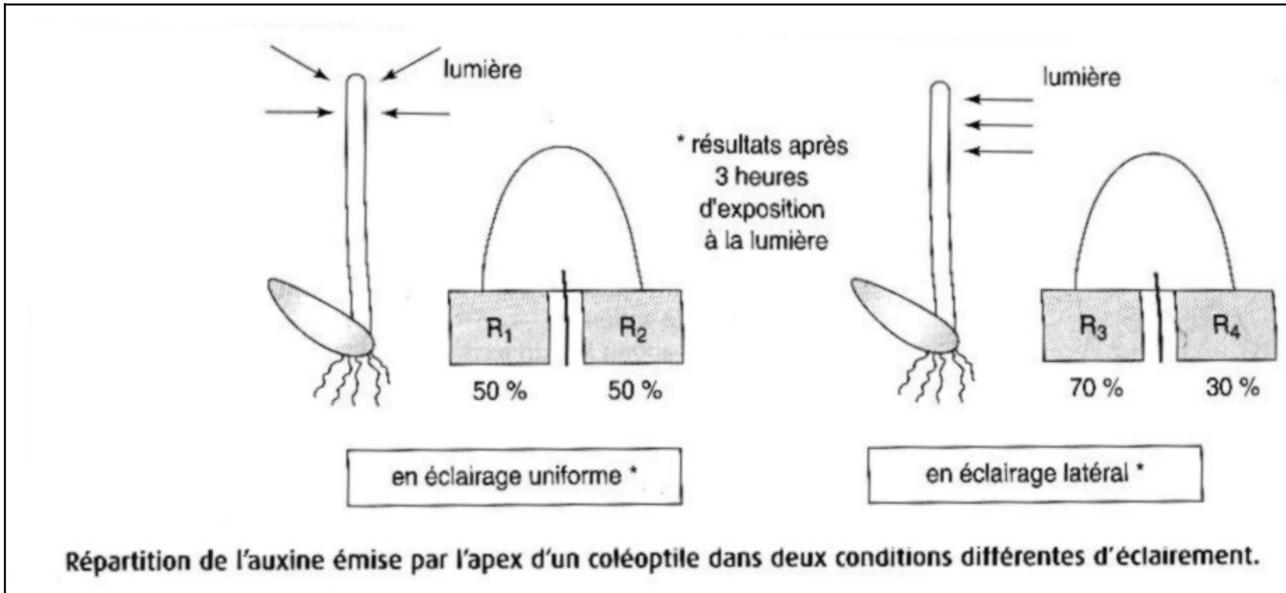


### Document 17a: Auxine et transport vertical

# ENCART ENS : LE TRANSPORT BASIPETE DE L'AUXINE A L'ECHELLE MOLECULAIRE

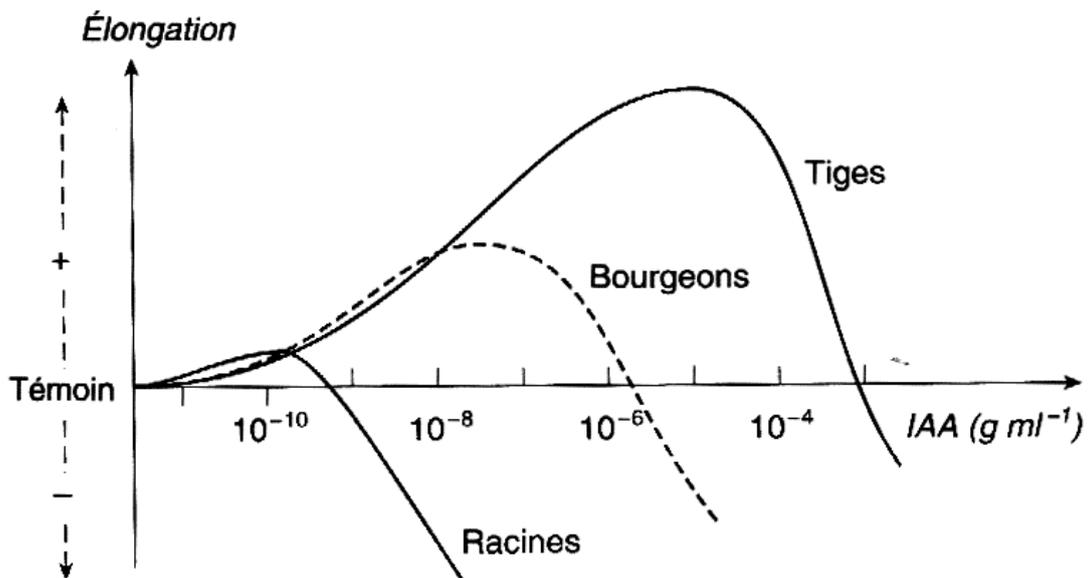


## ANNEXE 11 : AUXINE ET EFFET SUR LES DIFFERENTS ORGANES



Document 17b et effets de l'auxine sur l'apex caulinaire

Document 18 : effet de l'auxine sur l'élongation des organes en fonction de sa concentration

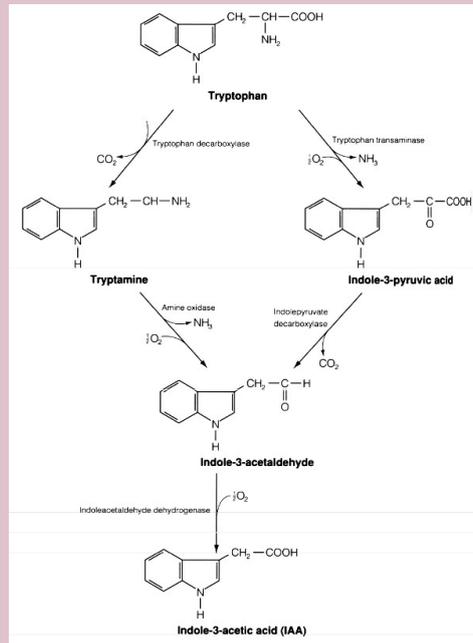


Stimulation ou inhibition de la croissance par l'acide indole-acétique.

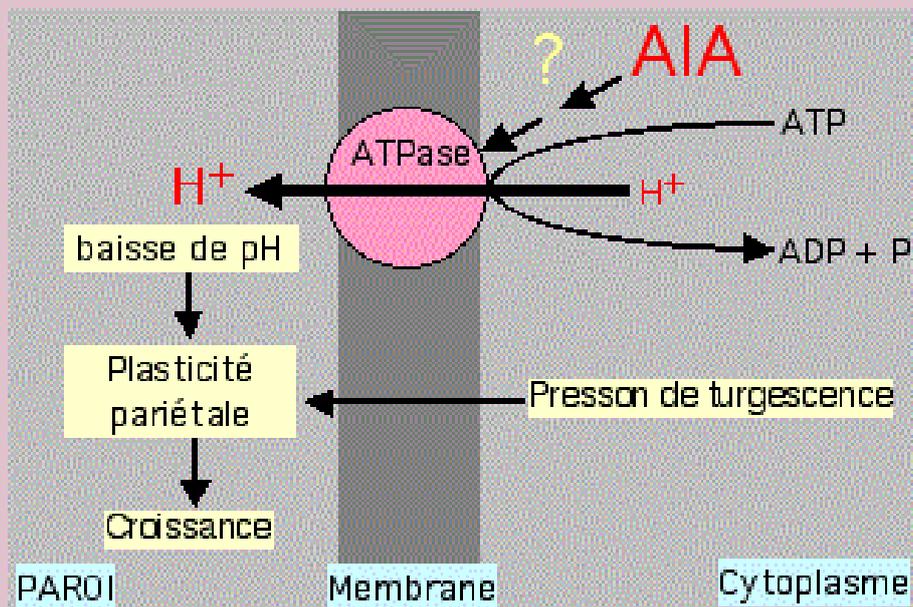
Document 18 : effet de l'auxine sur l'élongation des organes en fonction de sa concentration

Analyser les courbes présentées. Les relier à vos connaissances sur les tropismes

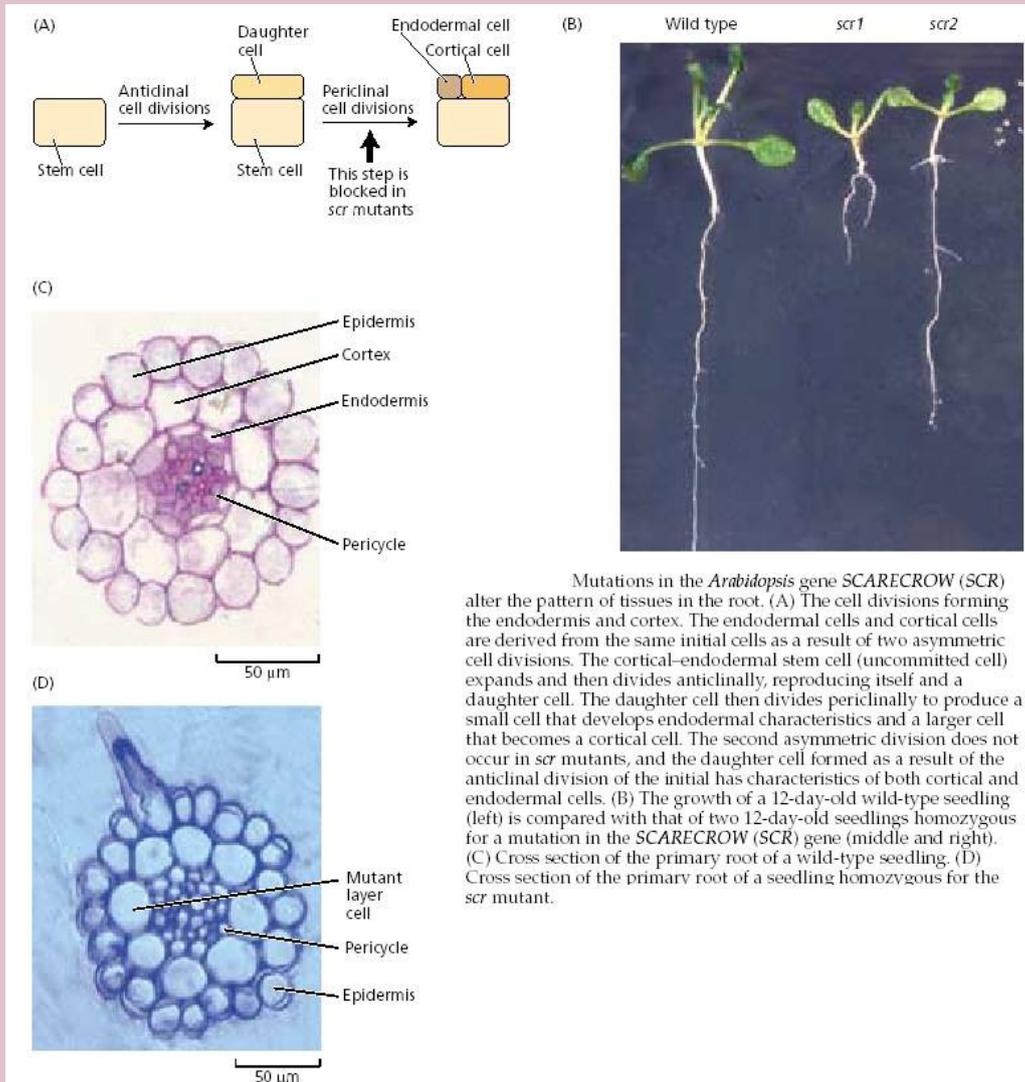
## ENCART ENS : EFFETS DE L'AUXINE A L'ECHELLE MOLECULAIRE



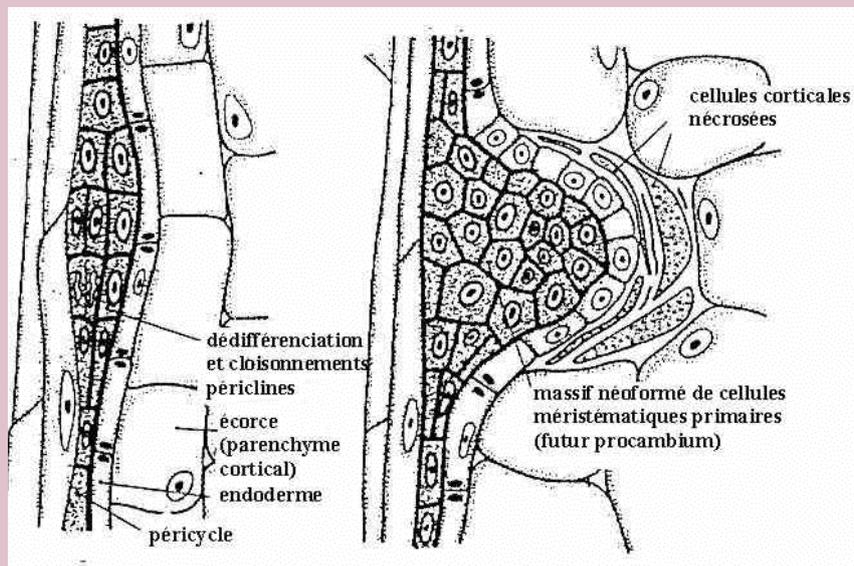
L'auxine et ses voies de synthèse



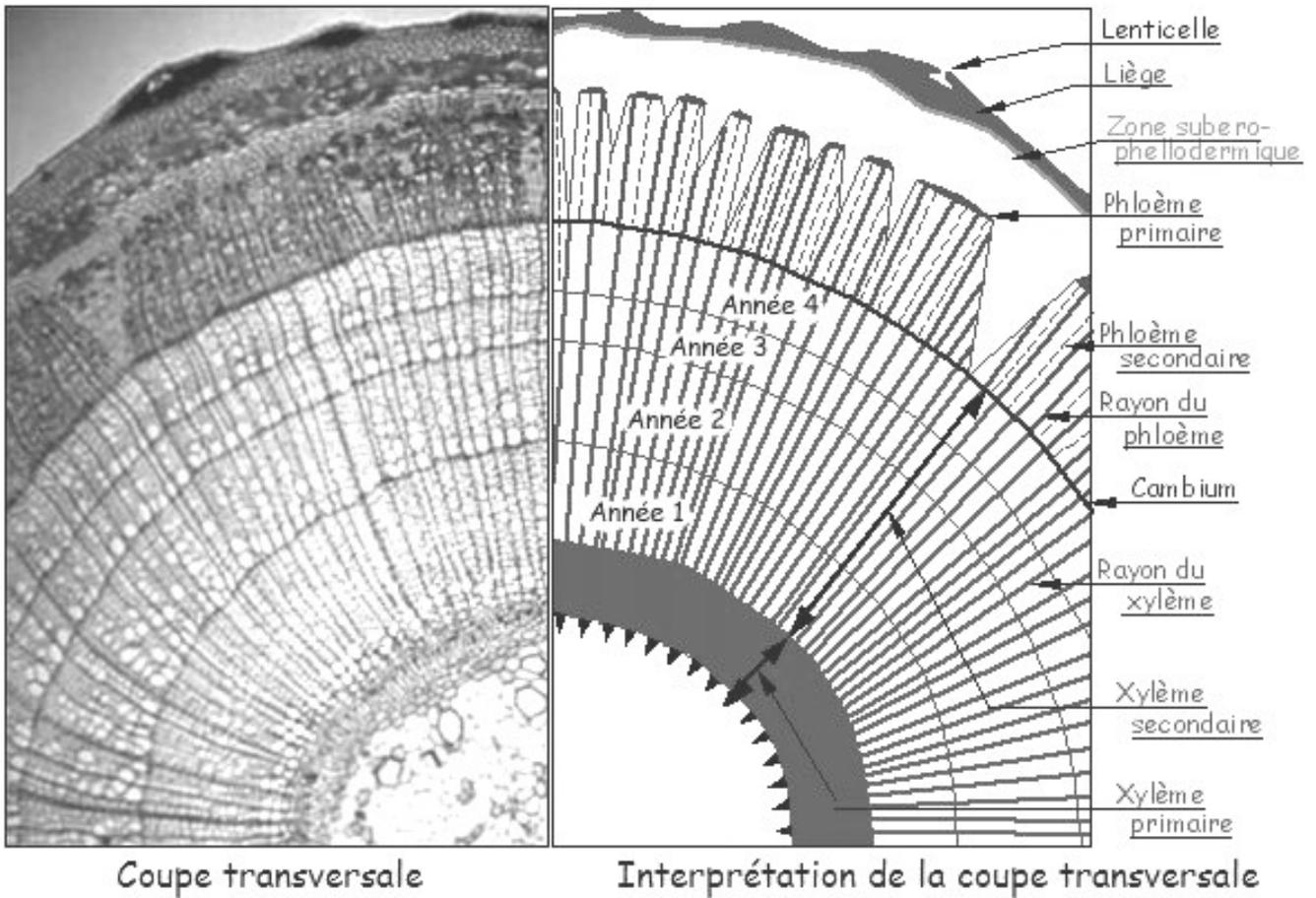
## ENCART ENS : LA RAMIFICATION DES RACINES



Mutations in the *Arabidopsis* gene *SCARECROW* (*SCR*) alter the pattern of tissues in the root. (A) The cell divisions forming the endodermis and cortex. The endodermal cells and cortical cells are derived from the same initial cells as a result of two asymmetric cell divisions. The cortical-endodermal stem cell (uncommitted cell) expands and then divides antclinally, reproducing itself and a daughter cell. The daughter cell then divides periclinally to produce a small cell that develops endodermal characteristics and a larger cell that becomes a cortical cell. The second asymmetric division does not occur in *scr* mutants, and the daughter cell formed as a result of the anticlinal division of the initial has characteristics of both cortical and endodermal cells. (B) The growth of a 12-day-old wild-type seedling (left) is compared with that of two 12-day-old seedlings homozygous for a mutation in the *SCARECROW* (*SCR*) gene (middle and right). (C) Cross section of the primary root of a wild-type seedling. (D) Cross section of the primary root of a seedling homozygous for the *scr* mutant.



## ANNEXE 12 : LA CROISSANCE EN EPAISSEUR DES DICOTYLEDONES



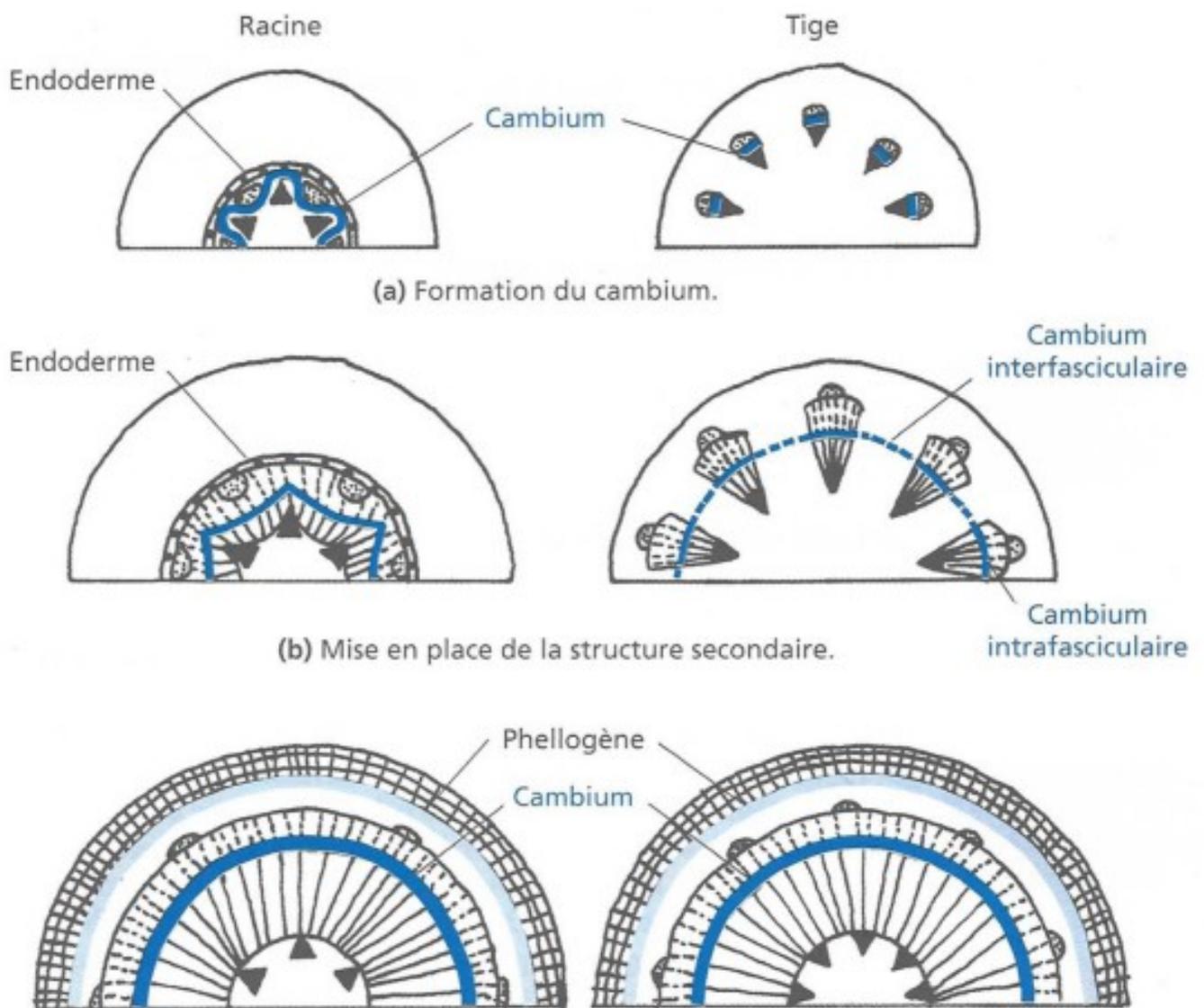
**document 22 : origine des tissus caulinaires secondaires chez les Dicotylédones**

Méristèmes primaires		Tissus primaires	Méristèmes secondaires	Tissus secondaires
Zone périphérique (anneau initial)	→ protoderme (L1)	→ épiderme parenchyme cortical (T) parenchyme foliaire (F)	→ phellogène (T)	→ liège ou suber (T)
	(L2)	→ collenchyme sclérenchyme phloème primaire		→ phloème secondaire ou liber
	→ procambium (L3)	→ xylème primaire	→ cambium fasciculaire	→ xylème secondaire ou bois
Zone médullaire	(L3)	→ parenchyme médullaire (T)		

**document 23 : origine des tissus primaires et secondaires chez les Dicotylédones**

## ANNEXE 13 : FONCTIONNEMENT DES MERISTEMES SECONDAIRES DES DICOTYLEDONES

→ *A partir de quelles cellules se mettent en place les méristèmes secondaires et quels tissus secondaires produisent ces méristèmes secondaires ?*

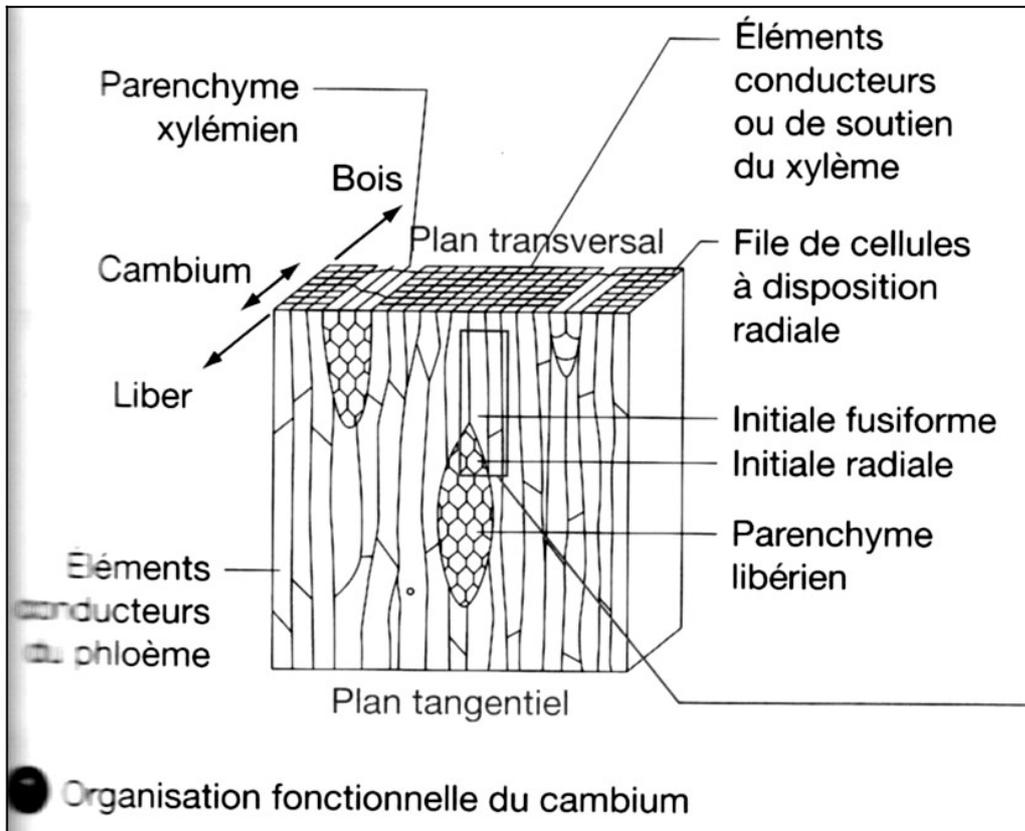


**Document 24 : évolution des méristèmes secondaires et de leurs productions**

*Quelle est la disposition du xylème et du phloème dans les jeunes tiges ?*

*Comment se mettent en place les arcs de cambium dans la tige d'une part et dans la racine d'autre part ? Discutez les sens des divisions cellulaires*

**ANNEXE 14 : LES DIFFERENTES INITIALES DU CAMBIUM PEUVENT DONNER DIVERS TYPES CELLULAIRES**



Document 25 : organisation du cambium et des types cellulaires résultants

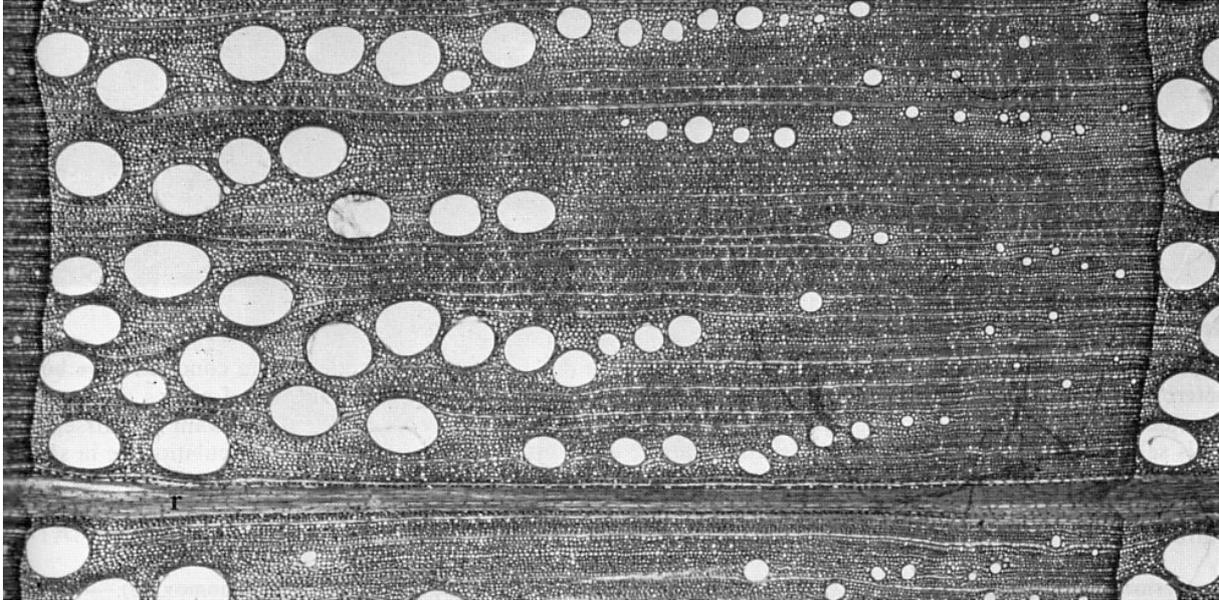
*Quels sont les différents éléments constituant les tissus conducteurs, qu'il s'agisse du xylème ou du phloème ?*

*Quelle particularité présente les fibres de soutien et les éléments conducteurs du xylème ?*

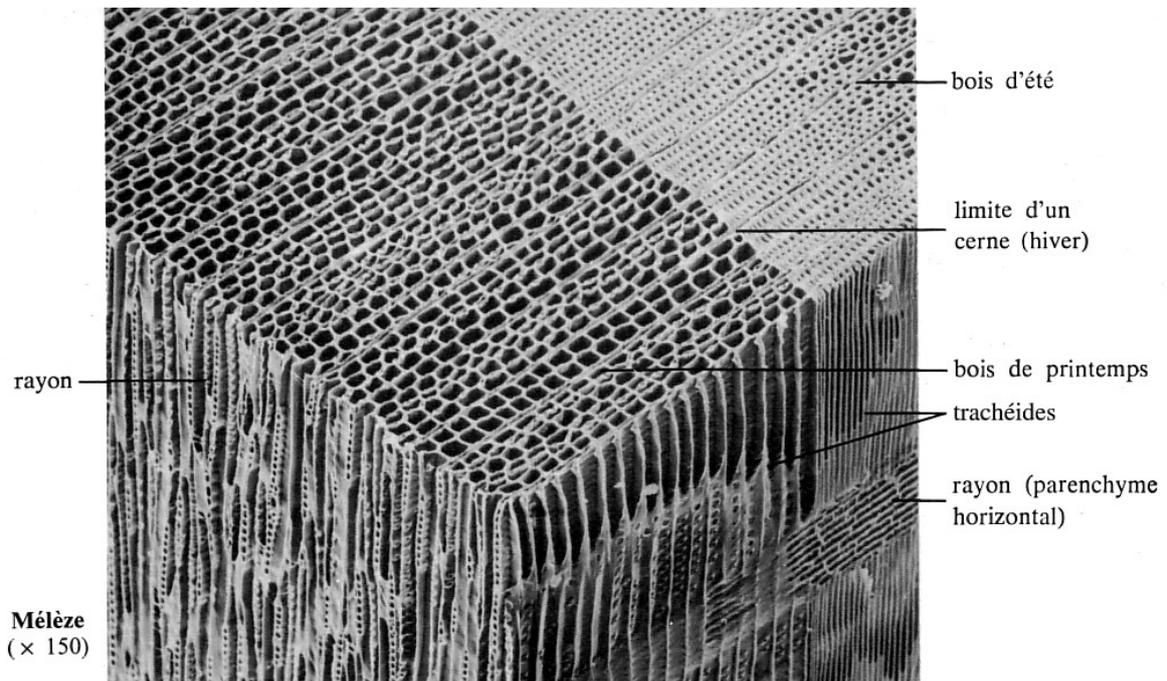
*Quelles sont les deux types d'initiales formant le cambium ?*

*Quelles cellules produisent elles chacune ?*

# ANNEXE 15 : LE XYLEME SECONDAIRE DES ANGIOSPERMES ET DES GYMNOSPERMES

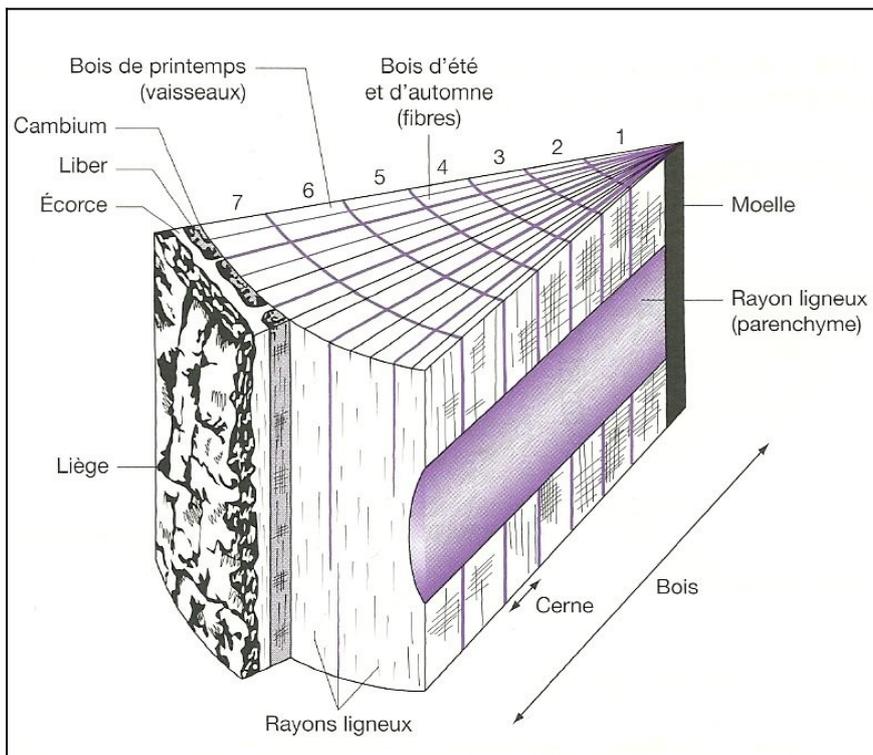
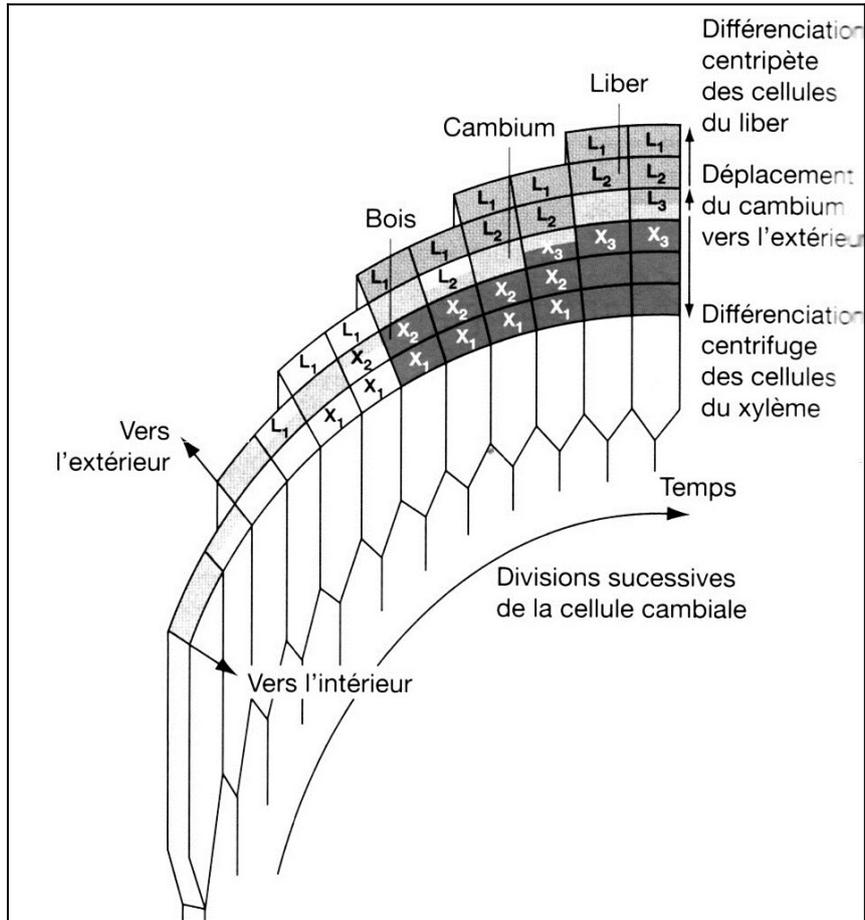


Bois hétéroxylé de chêne (X100)



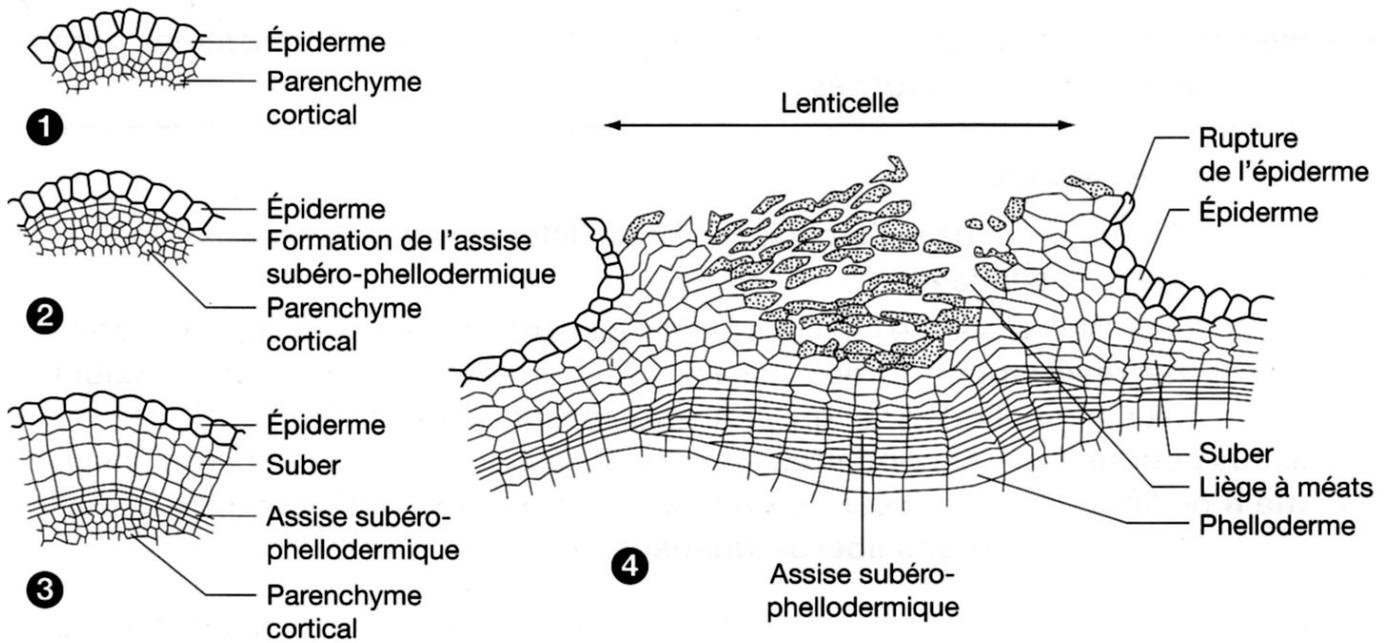
Bois homoxylé de mélèze au MEB (x150)

# ANNEXE 16 : PRODUCTIONS CAMBIALES ET TISSUS SECONDAIRES RÉSULTANTS



Document 26 : fonctionnement du cambium d'après Breuil, 2007

## ANNEXE 16 : PRODUCTIONS DU PHELLOGENE ET TISSUS SECONDAIRES RÉSULTANTS



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

*Document 27 : formation du phellogène d'après Breuil, 2007*

***A partir de quel tissu se forme l'assise subéro phellodermique ?***

***Quels sont les deux tissus produits par cette assise ?***