

LE DÉVELOPPEMENT POST EMBRYONNAIRE DES ANGIOSPERMES : ADAPTATIONS ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE

Rappels BCPST 1 / posters révisions :

- regards sur un organisme Angiosperme : une fabacée SVA2
- nutrition des Angiospermes en lien avec le milieu SVB2 (faire le lien avec SVE1 et SVE2)
- l'approvisionnement en matière organique : comparaison des cellules autotrophes et hétérotrophes (SVE1)
- rappel sur mitose végétale (SVF1.2 poster ?)

Les Angiospermes se caractérisent par leur **vie fixée à l'interface sol/air** où ils puisent des ressources pour assurer leur autotrophie. La **mise en place de l'appareil végétatif** et son **accommodation aux caractéristiques et variations du milieu aérien** sont fondamentales pour permettre l'optimisation de l'acquisition des ressources nutritives. Cette accommodation est en particulier permise par le fait que les Angiospermes se caractérisent par une **croissance indéfinie de leur appareil végétatif** grâce à la **persistance tout au long de leur vie** de cellules embryonnaires, **les cellules méristématiques**.

Le développement de l'appareil reproducteur se fait **par différenciation de bourgeons végétatifs**, ce développement floral **déterminé par l'expression de gènes homéotiques** mais est **fortement influencé par les facteurs abiotiques du milieu**.

Document 1 : de la plantule à la plante développée

La reproduction sexuée aboutit à la formation d'une plantule enveloppée dans un organe d'attente, la graine.

A la germination, cette jeune plantule est constituée de 3 parties :

- **une radicule** qui sera à **l'origine de l'appareil racinaire** à l'exception des racines adventives.
- **un hypocotyle portant les cotylédons**, plus ou moins développé en fonction des réserves qu'ils contiennent et du type de germination
- **un bourgeon terminal ou gemmule** formant **l'épicotyle** et les **1^{er} feuilles** et donc à **l'origine de l'appareil caulinaire**.

La comparaison de cette plantule avec une plante adulte met en évidence **3 types de modifications** :

- une croissance en longueur ou **allongement**
- une croissance en diamètre ou **épaississement**
- **une ramification des appareils racinaire et caulinaire**

Le développement ou **ontogenèse** peut être défini comme l'ensemble des **modifications** :

- **quantitatives** : phénomènes irréversibles d'augmentation de taille et de masse mettant en jeu deux phénomènes élémentaires que sont la **mérèse** (multiplication cellulaire) et **l'auxèse** (élongation cellulaire)
- **qualitatives** : changements de propriété des cellules et des tissus qui caractérisent la **différenciation**

Document 2 : les facteurs de contrôle du développement**Document 3 : exemples d'accommodation et d'adaptation au milieu**

Des **facteurs biotiques et abiotiques** influencent le développement de la plante et permettent son **accommodation** aux contraintes du milieu aérien.

Le **biotope** exerce ainsi une **pression de sélection** sur les organismes pouvant à plus ou moins long terme favoriser des **modifications génétiquement héritables**, on parle alors **d'adaptation au milieu**.

Problématique :

Comment s'effectue la croissance de l'appareil végétatif pour aboutir à une plante développée capable de se reproduire et pouvant s'accommoder aux contraintes imposées par le milieu aérien ? En quoi cette plasticité phénotypique permet-elle l'adaptation des organismes à leur milieu ?

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

Le **développement post embryonnaire** repose en premier lieu sur le fonctionnement de tissus particuliers, les **méristèmes** qui assurent la mise en place et la croissance des **organes végétatifs** et permettent une croissance continue du végétal tout au long de sa vie.

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

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

Les **méristèmes primaires** apparaissent au cours du développement de l'embryon et **persistent chez la plante adulte à l'extrémité des axes ou dans les bourgeons latéraux**. Ils sont à la fois **histogènes et organogènes** et sont responsables de la croissance en longueur des plantes et de leur ramification.

On distingue :

- le **méristème apical racinaire ou MAR**, qui assure la croissance en longueur des racines
- le **méristème apical caulinaire ou MAC** qui assure la croissance en longueur des tiges et initient les organes spécialisés comme les feuilles et les fleurs.
- les **méristèmes axillaires ou latéraux** qui assurent la ramification des tiges au niveau des bourgeons

Au niveau des jeunes organes, on distingue également :

- le **procambium** situé au niveau des entre-nœuds à l'origine des tissus conducteurs primaires.

Enfin à l'extrémité des feuilles, on trouve le **méristème foliaire** dont le **fonctionnement simultané et séquentiel** sera à l'origine des formes des feuilles.

Document 5 : micrographie d'une cellule méristématique

Les **méristèmes** sont des **ensembles de cellules à caractères embryonnaires** (cellule isodiamétrique de **petite taille** et reconnaissable par : un **gros volume nucléaire**, des **ribosomes abondants**, des **petites**

vacuoles dispersées (protovacuelles), des **mitochondries abondantes** et des **plastides indifférenciés** (proplastides).

La prolifération des cellules végétales se fait par mitose. Cette **mérèse** s'opère **uniquement au niveau de la zone méristématique**

document 6 : la mitose végétale (rappel de 1^e année)

La mitose végétale peut se décomposer en **2 étapes** :

- la **caryocinèse identique** à celle des cellules animales mis à part le fait qu'elle est **anastrale**
- la **cytodiérèse** qui elle, est **très différente** de chez les animaux puisque la **présence de la paroi végétale** empêche la formation du sillon de division.

Une nouvelle paroi entre les deux cellules filles est donc reconstituée à l'équateur de la cellule par **migration de vésicules golgiennes** contenant des hémicelluloses et des pectines le long des microtubules polaires, leur **fusion** formera le **phragmoplaste**, qui grossit depuis la zone centrale vers les bords.

Ainsi s'édifie la **lamelle moyenne** ou cloison primitive qui sépare les deux cellules filles. Quand la membrane du phragmoplaste fusionne avec la membrane plasmique des cellules filles, un dépôt supplémentaire de matériau permet à ces cellules d'élaborer de part et d'autre de cette lamelle moyenne des coques individuelles.

Document 7 : les plans de divisions

La morphologie d'un organe en croissance varie en fonction de la position de la paroi à la fin de chaque mitose :

- si les divisions se font dans **un plan perpendiculaire à l'axe de l'organe**, elles contribuent donc à son **allongement** et sont dites **anticlines**
- si les divisions se font dans un **plan parallèle à l'axe de l'organe**, elles contribuent donc à son **épaississement** et sont dites **périclines**.

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

Si le **système racinaire fixe la plante dans le sol** où elle **absorbe l'eau et les sels minéraux** indispensables à sa nutrition, le **système caulinaire est constitué de tiges, véritables charpentes permettant de positionner les feuilles**, sièges principaux de la photosynthèse. La **disposition des tiges et des feuilles sont donc d'une importance critique pour la nutrition carbonée de la plante et permettent une accommodation aux variations du milieu**

2.1 la croissance de la tige est intercalaire

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

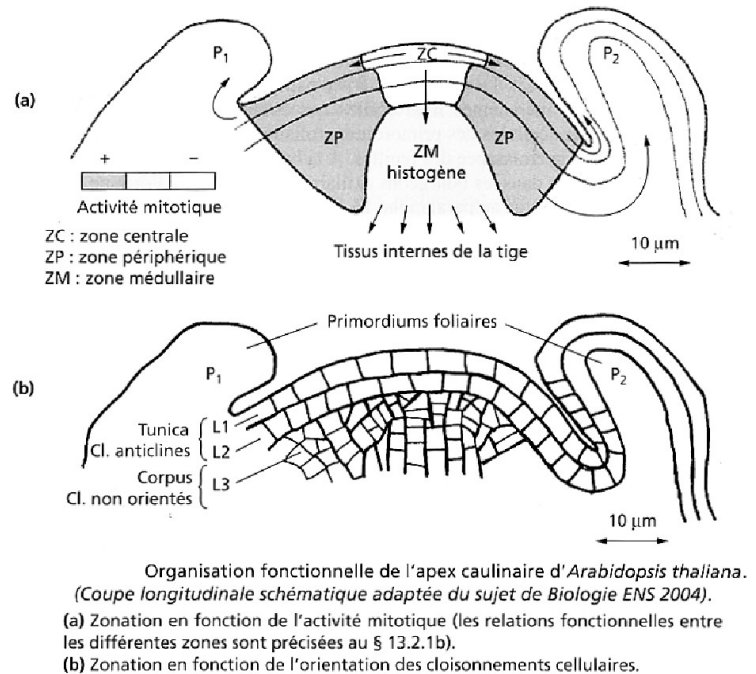
La **croissance des tiges a lieu au niveau des entrenœuds** et d'autant plus que l'on s'éloigne, dans une certaine mesure, de l'apex, on parle d'une **croissance intercalaire**.

2.2 organisation et fonctionnement du MAC

schéma : organisation du point végétatif caulinaire

On distingue différentes zones d'un point de vue de l'activité mitotique :

- une **zone apicale axiale (ZC)** dont les **cellules** sont **peu actives** et qui constitue un **méristème d'attente** et **peut se transformer en méristème floral** par une induction hormonale.
- un **méristème médullaire (ZM)**, situé sous la zone axiale ; ces cellules se **divisent activement** et **produisent les tissus internes** de la tige
- un **méristème latéral ou anneau initial (ZP)** dont les cellules se **divisent très rapidement** et **produisent** non seulement les **cellules du parenchyme cortical** mais aussi les **initiums foliaires**.



Du point de vue de l'orientation des cloisonnements cellulaires, on distingue également :

- Les couches superficielles **L1** et **L2** constituant la **tunica**, aux divisions majoritairement anticlines
- La couche **L3** plus profonde constituant le **corpus**, aux plans de cloisonnement plus divers

La **couche L1** générera l'**épiderme de la tige et des feuilles**, tandis que la **couche L2** formera les **parenchymes corticaux et chlorophylliens des tiges et feuilles**, et la **couche L3** donnera les **tissus conducteurs et le parenchyme médullaire**, le MAC a donc une **activité histogène**.

D'autre part, le MAC montre également une capacité à mettre en place de nouveaux organes, les feuilles, il a donc **activité organogène**.

2.3 mise en place des feuilles

document 9 : mise en place des ébauches foliaires

On constate que la filiation de cette cellule migre progressivement vers la zone latérale, puis vers un initium foliaire en surrection.

Ceci montre **qu'au niveau de l'anneau initial**, les **divisions** sont en général **anticlines** (élargissement de l'apex → aire maximale) **puis péricleines** (allongement latéral et surrection d'initiums foliaires)

Plus tardivement, l'**initium foliaire** est le **siège d'auxèse importante**, **formant un primordium foliaire** constitué de cellules allongées mais pas encore différenciées.

document 10 : formation des feuilles et méristèmes foliaires

Dans la feuille, les divisions se répartissent sur toute la surface du limbe jusqu'à que les cellules perdent leur pouvoir mitotique, ceci explique que la feuille est une croissance limitée dans le temps.

★ Chez les monocotylédones, l'allongement de l'ébauche foliaire se fait grâce au fonctionnement d'un **méristème basal** qui allonge le faux limbe. Dans ces feuilles, le mésophylle est chlorophyllien et homogène, les faisceaux libéro-ligneux sont parallèles.

★ Chez les dicotylédones, l'**allongement** de l'ébauche foliaire se fait grâce à un **méristème terminal** et l'**élargissement** du limbe grâce à des **méristèmes marginaux**. Les stomates sont ici localisés uniquement sur la face inférieure de la feuille et le parenchyme est hétérogène, palissadique et chlorophyllien sur la face supérieure et lacuneux sur la face inférieure. Les éléments conducteurs sont ramifiés.

A l'aisselle de la feuille, un groupe de cellules est susceptible de se différencier et de former un massif méristématique, qui donnera le bourgeon axillaire.

2.4 notion de phytomère**document 11 : schéma général du fonctionnement d'un apex caulinaire**

L'apex caulinaire met donc en place des **unités constituées d'un nœud**, avec feuille(s) et bourgeon(s) axillaire(s), **et d'un futur entre-nœud** amené à s'allonger plus tardivement. **On qualifie chaque unité de phytomère et cette croissance d'intercalaire.**

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 mèresse et d'auxèse ne se superposent pas.

- organisation et fonctionnement du MAR

Document A : organisation 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.

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

La croissance est **généralement unidirectionnelle**, on parle d'**élongation cellulaire** ou d'**auxèse**.

Concernant les tiges, cette croissance s'effectue au niveau des entrenœuds et d'autant plus que l'on s'éloigne, dans une certaine mesure, de l'apex, on parle de **croissance intercalaire**.

Excepté dans la zone de recouvrement partiel de la racine, la zone d'élongation est distincte de la zone de multiplication quel que soit l'organe.

Les possibilités d'élongation viennent du caractère primaire de la paroi pectocellulosique et sont sous l'influence d'une **hormone végétale, l'auxine**.

3.1 La turgescence vacuolaire et croissance de la paroi primaire par intussusception**document 12 : effet de la turgescence sur la viscoplasticité de la paroi**

Les cellules des méristèmes primaires possèdent de petites vacuoles, quand elles grandissent, les petites **vacuoles finissent par fusionner en repoussant le cytoplasme** et le noyau en périphérie (le phénomène inverse est observé lorsqu'une cellule se différencie). Les cellules accumulent ainsi l'eau dans leur vacuole, permettant alors à la **pression de turgescence** d'augmenter.

Document 13 : croissance de la paroi primaire par intussusception

Sous l'effet de la turgescence de la cellule, la **paroi primaire**, **relativement molle et extensible** se distend et reçoit entre ses mailles écartées de nouveaux éléments cellulotiques et pectiques. On dit que la **croissance s'effectue par intussusception**.

Ainsi la **vacuole** apparaît comme le **moteur de la croissance** grâce à sa propriété de concentrer diverses substances (ions mnx , produits du métabolisme intermédiaire, sucres).

3.2 Le relâchement pariétal nécessaire

Document 14 : rôle possibles des EXT et des expansines dans l'extention de la paroi

Généralement les différents **mécanismes de relâchement** sont associés à la déformation de la paroi. Des **pompes à protons membranaires ATPases** expulsent des ions H^+ vers la paroi ; ceci a pour effet :

- une **activation** des **enzymes endo-xyloglucane-transférases (EXT)** et des **expansines** dont l'optimum est pH 5
- les **expansines provoquent la rupture des liaisons hydrogènes** entre la cellulose et l'hémicellulose
- les **EXT permettent de rallonger les molécules d'hémicellulose**. Cela permet alors d'écarter les fibrilles de cellulose et permet une croissance par intussusception.

Une fois cet étirement réalisé, la déformation produite par la pression de turgescence devient alors irréversible et les dépôts cellulotiques (→ cf partie B3) se mettent en place et rendent la paroi inextensible.

3.3 la mise en place de la paroi secondaire par apposition

Document 15 : croissance de la paroi secondaire par apposition

Elle se forme par **dépôt des fibres de celluloses jointives**, la **croissance** ne se fait plus alors par intussusception mais **par apposition**. Cette paroi secondaire plus rigide **confère à la cellule sa taille définitive**. **Par la suite**, cette paroi secondaire peut subir des **modifications lors de la différenciation** de la cellule, par **ajout de dépôts de cutine** et de **cires** (lipides) au niveau des épidermes, de **subérine** (lipides) au niveau du liège, de **lignine** (alcool phénolique) au niveau du xylème, de **silice** dans les feuilles de graminées ...

3.4 l'auxine, facteur de croissance

Document 16 : mise en évidence du rôle de l'auxine dans l'élongation cellulaire

En 1928, Went met au point le célèbre « test avoine » et met ainsi en évidence l'action de l'auxine sur l'élongation cellulaire (d'où son nom qui vient de auxèse) De nombreux composés ont un « effet auxinique ». Le premier à être découvert fut l'**acide indole 3 acétique ou AIA**.

La **synthèse de l'auxine** a lieu **au niveau des jeunes feuilles**, des **bourgeons** en activité mais aussi au niveau des bourgeons inflorescenciels et les jeunes fruits. Cette synthèse varie en fonction du stade de développement et de l'environnement de la plante. Le **catabolisme** de l'auxine peut s'effectuer **de 2 manières** : par des **peroxydases**, ainsi que sous l'effet de la lumière (**photo-oxydation**). Elle a donc **tendance à partiellement s'accumuler dans les parties sombres** de la plante

document 17 : mise en évidence du transport basipète de l'auxine

L'auxine **circule de cellules à cellules, du sommet vers la base** des organes avec une polarité fortement marquée chez les jeunes organes, mais **au cours de son transport** elle est **dégradée** ce qui fait que les concentrations en auxine sont **toujours plus forte près des lieux de synthèse**.

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

L'auxine favorise l'**élongation des tiges** pour des concentrations élevées (10^{-5} à 10^{-6} g/ml). L'action sur le coléoptile est comparable (concentration optimale 2.10^{-7} g/ml). **Sur les racines**, l'effet est inhibiteur à concentration moyenne et **légèrement positif aux très faibles concentrations** (10^{-10} g/ml).

Sur les bourgeons et les jeunes feuilles l'élongation est stimulée à des **doses intermédiaires** de 10-7 g/ml .

L'auxine intervient dans de nombreux phénomènes physiologiques, **son action dépend de sa concentration et de ses interactions avec les autres régulateurs de croissance**. Ainsi on observe in vitro :

- pour des fortes concentrations → multiplication cellulaire au niveau des tiges
- pour faibles concentrations + présence de cytokinine → apparition d'ébauches de bourgeons
- pour de très faibles concentrations + certaines vitamines B (biotine, thiamine) → apparition de racines

Remarques : au niveau de l'organisme, on lui reconnaît d'autres rôles :

- stimule l'élongation de la tige et la croissance des racines
- responsable de la dominance apicale et action dans les tropismes (phototropisme, géotropisme)
- inhibe la floraison mais stimule la fructification
- inhibe la chute des feuilles et des fruits.

Document 19 : mise en évidence du mode d'action de l'AIA sur l'élongation cellulaire

L'AIA agit sur la paroi dans la période d'intussusception où elle est extensible. Dans cette phase, de nouvelles chaînes de cellulose et du ciment pectique peuvent s'intercaler entre les chaînes préexistantes.

Elle augmente la plasticité de la paroi en provoquant

l'extrusion de protons par deux mécanismes :

- **En activant des pompes H⁺ ATPases** membranaires préexistantes (qui agissent sur les extensines et remplacent le calcium dans la LM).
- En stimulant l'expression de gènes et la **synthèse de nouvelles ATPases** membranaires.

Par la sortie des protons, le cytoplasme tend par contre à s'alcaliniser, ce qui stimule la PEP carboxylase permettant la formation d'acide malique.

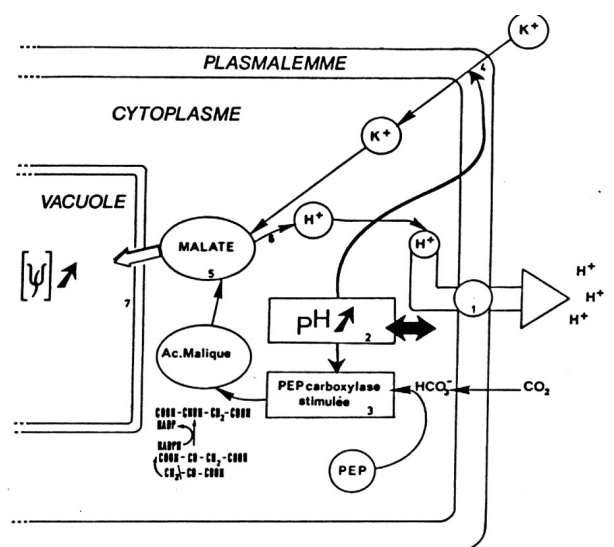
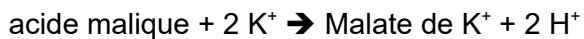


Schéma : mécanisme d'action à l'échelle moléculaire

Ce dernier se transforme en malate de K⁺ selon le bilan suivant :



Il se produit donc une entrée de K⁺ dans la cellule, échangés avec des H⁺ (pompe à efflux de H⁺)

Le malate gagne la vacuole, ce qui a pour effet **d'élever sa pression osmotique** et d'entraîner une entrée d'eau dans la cellule, créant la pression de **turgescence provoquant l'élongation**.

4. L'histogenèse est permise par la différenciation cellulaire

Elle a lieu **en même temps que la croissance** et permet à la **une cellule mature d'acquérir une fonction spécifique au sein du tissu auquel elle appartient**. Cette différenciation s'exprime par un **contenu cytoplasmique particulier** et la mise en place d'une **paroi secondaire particulière**.

Cette différenciation cellulaire génère une grande variété de cellules reconnaissables entre autre par leur forme et la nature cellulosique, ligneuse ou subéreuse de leur paroi secondaire → **cf TP**

remarque : il faut noter que les **dépôts de lignine entraînent la lyse de la cellule** ainsi **toutes les cellules lignifiées comme les vaisseaux du xylèmes et les fibres sclérifiées sont des cellules mortes**.

Document 20 : différenciation d'un vaisseau xylémien (en marge du programme)

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

5.1 les racines secondaires permettent d'augmenter la surface d'exploration

Encart ENS : la formation des racines secondaires

Document B : formation des ramifications racinaires

Elle se fait au dépend du péricycle à une certaine distance de l'apex de la racine. Les divisions cellulaires sont périclines, les nouvelles cellules se différencient et reviennent à un état embryonnaire, elles forment alors rapidement un massif de cellules méristématiques qui forme une protubérance perçant les tissus de l'écorce. A partir du massif de cellules le plus externe, s'organise une coiffe. Les cellules méristématiques sous jacente vont donner le méristème proximal et le procambium. Peu après, un centre quiescent apparaîtra. On aura donc émergence d'une racine secondaire dont les tissus conducteurs seront reliés à ceux de la racine principale. Il y a continuité parfaite entre les racines primaires principales et les racines secondaires latérales

Les jeunes racines Il ont **d'abord** une croissance perpendiculaire à la racine principale, croissance **plagiotrope** puis la croissance devient **géotrope** ou reste plagiotrope selon les espèces.

5.2 la ramification des tiges guide les modes et rythmes de croissance de l'appareil caulinaire → cf TP

La ramification des tiges est permise par le développement des **bourgeons axillaires**. Ces bourgeons **se forment par différenciation** puis divisions des cellules sous épidermiques à l'aisselle des feuilles. Ils ont donc une **origine superficielle** par opposition aux racines.

Le massif cellulaire résultant de ces divisions acquiert une **organisation comparable au MAC** et devient un **méristème latéral ou axillaire**. Ces bourgeons se forment généralement à un niveau relativement éloigné du MAC qui produit de l'AIA et provoque une **dominance apicale**.

La ramification sera donc assez peu importante chez les espèces herbacées (durée de vie courte, dominance apicale et floraison) et plus importante chez les espèces ligneuses. Quoiqu'il en soit, elle se fait de façon très précise et peut être étudiée comme le mode d'empilement des phytomères.

Quelques plantes dites simples ne sont pas ramifiées. Seul le méristème apical caulinaire principal produit des phytomères qui s'empilent les uns sur les autres. L'axe principal, seule production de la tige, constitue entièrement l'appareil végétatif de l'individu. **Cette disposition est généralement due au fait que**, bien qu'il y ait des bourgeons latéraux au niveau des nœuds, **le méristème latéral qu'ils protègent ne se développe pas** du fait de la **dominance apicale**.

D'autres plantes, outre la construction d'un axe principal comme dans les plantes simples, ont un appareil végétatif ayant développé **des axes latéraux** (axes secondaires). Ces végétaux sont dits **ramifiés**. Cette ramification des tiges ligneuses est plus importante, elle est le fait du **développement différentiel des bourgeons axillaires**. Certains restent dormants alors que d'autres s'épanouissent l'année suivant leur mise en place ou une année ultérieure, pour former des tiges de second ordre, les **rameaux**.

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

Chez les monocotylédones, les tiges et les racines conservent une structure I. La croissance en épaisseur résulte d'un grandissement des tissus primaires par multiplication des faisceaux libéro-ligneux.

Document 21 : coupe transversale de tige de tilleul âgée de 4 ans

En revanche, chez les Angiospermes Dicotylédones, des méristèmes secondaires apparaissent plus tardivement dans la vie de la plante sous forme de manchons cylindriques. Ces méristèmes sont uniquement histogènes, ils assurent la croissance en épaisseur de l'organe.

Document 22 : origine des tissus caulinaires chez les Dicotylédones

Ces méristèmes secondaires peuvent provenir de l'évolution d'un méristème primaire comme le cambium ou être néoformés à partir de la dédifférenciation de cellules parenchymateuses comme le phéllogène.

On distingue :

- Le **cambium ou assise génératrice libéro-ligneuse** qui assure la formation des tissus conducteurs secondaires. Vers l'extérieur, les divisions périclinales forment le **phloème secondaire ou liber** et vers l'intérieur, est constitué le **xylème secondaire ou bois**.

- Le **phellogène ou assise génératrice subéro-phellodermique** qui apparaît en position externe par rapport au cambium et produit le **phelloderme** vers l'intérieur et le **liège ou suber** vers l'extérieur.

6.1 le cambium et son fonctionnement

Document 23 : mise en place du cambium

- ♣ Dans la racine, la **mise en place du cambium** débute très tôt par **cloisonnement des cellules situées sur la face interne du phloème et sur la face externe du xylème formant alors des arcs de cambium** qui se raccordent les uns aux autres.
- ♣ Dans les tiges, **des arcs de cambium apparaissent entre le xylème et le phloème** qui là aussi se raccordent pour former un manchon continu.

Document 24 : les différentes cellules produites par le cambium

Le xylème et le phloème ont le même plan de base, ils sont tous deux constitués par :

- **d'éléments conducteurs** : morts (**trachéides et vaisseaux**) à paroi secondaire fortement lignifiée et conduisant la sève brute pour le xylème et vivants (**tubes criblés**) à paroi secondaire cellulosique conduisant la sève élaborée pour le phloème,
- **de cellules de chargement des sèves** : **cellules de contact** vivantes qui communiquent par des ponctuations (zones sans paroi II) avec les éléments conducteurs morts du xylème et des **cellules compagnes** communiquant par des plasmodesmes avec les tubes criblés.
- **des cellules du parenchyme ligneux ou libérien**, vivantes, à paroi cellulosique qui communiquent avec les cellules de contact et les cellules compagnes, par des plasmodesmes et qui accumulent dans leurs vacuoles des réserves
- **des fibres**, cellules de soutien mortes à paroi secondaire lignifiée.

Document 25 : organisation du cambium

En coupe transversale, le cambium apparaît formé de **cellules rectangulaires, régulièrement alignées en files**.

Sur des coupes longitudinales tangentielles, on observe **deux types de cellules** :

- des cellules verticalement très allongées, **les initiales fusiformes**, à l'origine des éléments conducteurs et des fibres de soutien
- des cellules plus courtes, en général groupées, **les initiales radiales**, à l'origine des rayons ligneux et libériens

Document 26 : fonctionnement du cambium

Les cellules cambiales subissent des divisions **périclines à l'origine des alignements des cellules** en files radiales. On note une **alternance entre la production de liber vers l'extérieur et du bois vers l'intérieur**. **Cependant, la production de bois est plus importante** que celle du liber.

Les cellules cambiales subissent également des **divisions anticlines** qui permettent au cambium d'augmenter son périmètre et **d'accompagner la croissance de l'organe**.

Malgré ses divisions répétées, le cambium présente une **épaisseur constante** du fait qu'à chaque division, une cellule fille se différencie alors que l'autre garde ses caractéristiques méristématiques.

Le cambium a un **fonctionnement saisonnier**, le **bois de printemps** mis en place quand les précipitations sont plus fortes présente de larges vaisseaux par rapport au **bois d'été et d'automne** qui présente plus de fibres.

6.2 le phellogène et son fonctionnement

Document 27 : formation du phéllogène

Le phellogène n'apparaît que tardivement, le plus souvent, il se constitue à partir de l'assise des cellules sous épidermiques pour les tiges et sous le rhizoderme pour les racines. Il est le **résultat de la dédifférenciation des cellules du parenchyme**.

Les cellules se divisent comme celles du cambium, **essentiellement dans une direction radiale** (divisions périclines), il forme sur la face externe, le liège ou suber, et sur la face interne, le phélloderme. Liège et phélloderme constituent avant tout **un tissu protecteur, le périoderme**. En effet, les cellules du liège ont une **paroi entièrement subérifiée** imperméable compensée par des ouvertures, les **lenticelles** (zones de cellules vivantes non subérifiées).

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

A la différence des Mammifères, l'appareil reproducteur des Angiospermes n'est pas issu d'une lignée cellulaire distincte de l'embryon mais **se met en place à partir de l'évolution de l'appareil végétatif**.

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

La **floraison** correspond à une **étape de différenciation** au cours de laquelle le végétal passe de l'**état végétatif à l'état reproducteur**.

Chez les espèces qui ne fleurissent qu'une fois dans leur vie, la **floraison et la fructification entraîne la mort** de la partie végétative. C'est le cas des plantes **annuelles et bisannuelles**.

Chez les espèces **perennes** qui fleurissent plusieurs fois au cours de leur vie, les organes végétatifs résistent à la sénescence provoquée par la floraison et leur **pérennité est assurée par certains bourgeons végétatifs incapables de se différencier** en bourgeons reproducteurs.

L'**acquisition de l'état reproducteur** comporte une **suite de processus au niveau des méristèmes caulinaux apicaux ou axillaires**.

Document 28 : passage du méristème végétatif au méristème floral puis développement de la fleur

L'**intense activité** du méristème d'attente permet l'**élongation et la saillie du bourgeon floral**.

Par la suite, le **réceptacle floral** se met en place à partir d'un **méristème réceptaculaire**, et les **pièces florales fertiles** à partir d'un **méristème sporogène**.

L'**anneau initial** qui initiait les feuilles au sein du méristème végétatif, produit à présent les **sépales** qui naissent latéralement et successivement à la base du méristème reproducteur et se **développent bien avant l'apparition des autres pièces florales**.

Document 29 : comparaison d'un méristème apical caulinaire et d'un méristème inflorescentiel

On peut ainsi **distinguer plusieurs étapes** dont les **limites** demeurent cependant **imprécises** :

La 1^{ère} phase ou virage floral porte essentiellement sur le **changement d'orientation** du méristème végétatif et comporte **2 étapes** :

1. l'induction florale où certains organes de la plante **sous l'effet de stimulus extérieurs** (lumière et température) et **intérieurs** (hormone, rapport C/N), envoient au méristème le **signal de floraison**, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur.

2. l'évocation florale où le **méristème se réorganise** en fonction de ce programme, en procédant à des mitoses dans des secteurs appropriés.

La 2^{ème} phase assure la morphogenèse florale et se réalise également en 2 temps :

3. l'initiation florale où **se différencient les ébauches des pièces florales**, le bourgeon végétatif étant devenu un **bourgeon floral**

4. la floraison proprement dite avec le développement des pièces florales, débourrement des bourgeons et enfin épanouissement de la fleur.

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

document 30 : étude des mutations homéotiques modifiant l'identité d'organes floraux d'après Taiz

L'étude de mutants chez *Arabidopsis thaliana* a permis de mettre en évidence l'existence de **gènes homéotiques** dont la mutation conduit au remplacement de certaines pièces florales par d'autres pièces. On observe que des mutations modifiant l'identité d'organes floraux.

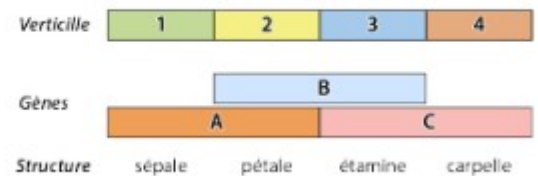
On distingue **3 catégories de gènes homéotiques** codant pour des protéines intervenant dans le **positionnement des verticilles** :

- les gènes de **classe A** → mise en place des **sépales** et des **pétales**.
- les gènes de **classe B** → mise en place des **pétales** et des **étamines**
- les gènes de **classe C** → mise en place des **étamines** et des **carpelles**

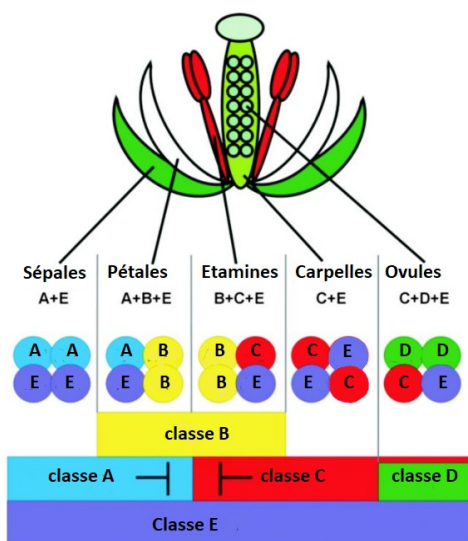
Les protéines codées par ces gènes homéotiques contrôlent chacune, l'identité de 2 verticilles adjacents et **interagissent en synergie** (A+B et B+C) ou au contraire **comme antagoniste** (A et C)

Rq : L'activité C contrôle également la croissance déterminée (finie) du méristème floral. Lorsqu'elle est perdue (par mutation), le centre de la fleur est remplacé par une nouvelle fleur : emboîtement « infini ».

sauvage



Selon le modèle initial, un végétal mutant pour les 3 classes de gènes en devrait pas former d'organes floraux, mais des feuilles, or il forme des sépales. Le modèle ABC ne décrit pas correctement la formation d'une fleur. Une nouvelle classe de gène homéotique a été identifiée, la **classe E permettant la formation correcte d'une fleur**.



Rq : Les gènes de classe D sont nécessaires à la formation correcte du carpelle notamment des ovules.

Les protéines codées par les gènes E (*sepalata*) interagissent avec les protéines codées gènes de classes A, B et C comme des **facteurs trans** capables de se lier à l'ADN sur les séquences cis régulatrices et d'activer les promoteurs des gènes impliqués dans la différenciation des pièces florales.

III. Adaptations et plasticité phénotypique

La vie fixée des végétaux entraîne de nombreuses contraintes : anisotropie du milieu aérien, variations de températures et de pluviométries de grandes amplitudes notamment dans les régions tempérées, présence d'herbivores mais aussi de pathogènes et de parasites et enfin éloignement physique du partenaire sexuel dans le cas d'une fécondation croisée.

Néanmoins, la présence des Angiospermes dans des habitats très variés et sous presque quasi toutes les latitudes, témoigne d'une **adaptation des Angiospermes à leurs différents milieux de vie**.

De plus, **la croissance continue des Angiospermes** tout au long de leur vie leur permet de **s'accommoder** aux des variations des facteurs biotiques et abiotiques auxquels ils sont soumis. Cela induit au sein d'une même espèce, une grande variété de morphotypes, on parle de **plasticité phénotypique**.

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

Les êtres vivants actuellement observables possèdent des mécanismes biochimiques et des structures anatomiques leur assurant une **valeur sélective = viabilité × fécondité** suffisante pour être présent.

L'adaptation à un milieu particulier est un **caractère héritable** d'une génération à l'autre et donc **déterminée génétiquement**. Les adaptations **ont leur origine dans les mutations survenues au hasard** au cours du temps, passées au crible de la sélection naturelle et conservées si elles confèrent un avantage adaptatif aux individus qui les portent. (cf SVK)

Certaines de ces adaptations témoignent de **convergences évolutives** entre des taxons phylogénétiquement éloignés ou **de régressions évolutives**.

1.1 exemple de convergences évolutives dans les adaptations au milieu desséchant → cf TP

Les diverses adaptations des végétaux à la sécheresse peuvent témoigner de convergence évolutive c'est à dire de stratégies similaires adoptées par des végétaux éloignés phylogénétiquement et sélectionnées par la pression exercée par un milieu sec, ces plantes sont appelées des **xérophytes**

Document 31 : diversité des sclérophytes

Les plantes adaptées à la sécheresse présentent plusieurs stratégies différentes, on retiendra en particulier :

- ★ **Limitier l'évapotranspiration au niveau des feuilles** en diminuant leur surface d'évaporation, protégeant ces surfaces (cuticule épaisse, souvent recouverte d'un dépôt cireux, épiderme doublé d'un hypoderme), réduisant les mouvements d'air (présence de poils) et en réduisant le nombre de stomates, ces plantes sont qualifiées de **sclérophytes**.

Ces modifications morpho-anatomiques **s'observent aussi bien chez des Dicotylédones** comme le laurier rose **que chez les Monocotylédones** comme l'Oyat, **ce qui témoigne d'une convergence évolutive** concernant les adaptations à la sécheresse des **sclérophytes**.

- ★ **Stocker des réserves d'eau dans un parenchyme aquifère** dans le cas des **malacophytes**

Remarque : les plantes dite en **C4** capables de fixer le CO₂ atmosphérique grâce à la PEP carboxylase puis de libérer ce CO₂ dans des cellules particulières au voisinage de la Rubisco (et évite ainsi la photorespiration) représentent une **adaptation physiologique à la sécheresse**.

On trouve des plantes en C4 chez les monocotylédones comme les dicotylédones ce qui témoigne d'une également d'une **convergence évolutive**.

1.2 exemple d'une régression évolutive dans l'adaptation de l'appareil reproducteur des Poacées à un milieu ouvert

document 31 : organisation d'un épillet de Poacée et d'une fleur de blé

document 32 : arbre phylogénétique des Poacées et simplification florale au cours du temps

L'origine des Poacées remonte à environ 95-90 millions d'années (fin Crétacé), dans des forêts tropicales (milieux dits fermés par opposition aux prairies qui sont des milieux ouverts).

Ce groupe a donné naissance à des taxons dont la morphologie s'est simplifiée avec la colonisation de nouveaux milieux et sous l'influence de nouvelles conditions climatiques.

La chronologie d'évolution de la famille des Poacées est reconstituée par des méthodes de phylogénies

On a ainsi reconstitué l'origine des différentes pièces florales observées sur une Poacée comme le blé :

- les **glumes** ont valeur de bractées, ou feuilles modifiées, à la base de l'inflorescence ;
- les **glumelles** ont valeur de sépales ;
- les **glumellules** (lodicules), quand elles sont présentes, ont valeur de pétales.

La fleur typique des Poacées porte la marque d'une **évolution régressive** à partir du type général des Monocotylédones. Elle s'est simplifiée au cours du temps par adaptation progressive à la **pollinisation anémophile, dans des milieux plus ouverts et plus froids** que les milieux d'origine, avec une moindre présence de pollinisateurs.

On peut remarquer que l'évolution ne complexifie pas forcément l'organisme, **elle est basée sur les avantages qu'une innovation apporte dans un contexte = milieu particulier**.

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

Les **accommodations** ont une origine génétique **mais l'apparition du trait de caractère dépend de l'environnement au cours du développement embryonnaire ou post-embryonnaire**

2.1 influence des facteurs abiotiques sur l'appareil végétatif → cf TP2

Les facteurs abiotiques, lumière mais aussi **pluviométrie** influencent le développement des végétaux dont voici quelques exemples :

→ La lumière

document 33 : effet de l'éclairement sur le développement de la plante

Du fait du caractère photosensible de l'AIA a un fort impact sur la croissance de la plante. Le **phototropisme** permet d'orienter la croissance de la plante vers la source de lumière. Un trop faible éclairement provoque

A.V.

ainsi un allongement excessif des entre-nœuds appelé **étiolement**, à l'inverse une intensité lumineuse trop importante provoque le **nanisme** de la plante.

document 34 : différence entre les feuilles d'ombre et de lumière

L'anatomie des feuilles d'un arbre diffère en fonction de leur emplacement et de la quantité d'énergie lumineuse reçue, celles en hauteur ou en périphérie sont plus épaisses et moins large avec un nombre important de stomates favorisant les échanges gazeux et la photosynthèse, ce sont des feuilles de lumière ; à l'inverse, celles de la base sont plus fine et plus large avec un indice stomatique plus faible, ce sont des feuilles d'ombre.

Dans un bois, on remarque que les arbres situés en sous bois et qui perçoivent moins de lumière que les individus de plus grande taille, développent davantage de feuilles d'ombre.

→ Les variations de la pluviométrie saisonnière

document 35 : bois de printemps et bois d'été

Dans les régions tempérées, la pluviométrie variable au cours des saisons influence la mise en place du bois, on observe au printemps la mise en place de gros vaisseaux, on parle de **bois de printemps** et de petits vaisseaux en été, on parle de **bois d'été**. L'alternance de ces bois forme **des cernes** permettant de compter les unités annuelles appelées cernes.

2.2 influence des facteurs abiotiques sur la reproduction

→ influence de la température, la vernalisation

document 36 : démonstration de la vernalisation par le comportement du blé d'hiver et de printemps,

Certaines plantes doivent subir pour fleurir pendant suffisamment longtemps **l'action des températures basses** de l'hiver, ce phénomène s'appelle la **vernalisation**.

Les **plantes indifférentes** à la vernalisation sont évidemment toutes les **espèces annuelles**, mais aussi **certaines vivaces** (comme le Lilas, le Marronnier ou les arbres fruitiers)

Les **plantes préférentes** sont les **céréales d'hiver et certaines bisannuelles** (la laitue).

La vernalisation est obligatoire pour ces bisannuelles en général (chou, betterave, carotte...) **ainsi que pour de nombreuses vivaces** (comme le thym).

La nécessité de la vernalisation est caractéristique d'une espèce ou d'une variété, c'est un **caractère héréditaire et donc une adaptation**.

La **température optimale** de vernalisation se situe **entre 1 et 7 °C** mais peut être parfois plus élevée (10-13 °C chez l'Olivier, *Olea europaea* Oléacées, espèce méditerranéenne). **La durée optimale** de vernalisation varie selon l'espèce (généralement quelques semaines) cependant la vernalisation est un **phénomène additif**, la durée minimale d'exposition au froid ne change pas, mais l'exposition au froid peut être fragmentée en périodes de durées variables.

Le fait que le **froid peut être artificiellement remplacé par un traitement aux gibbérellines**, laisse supposer que **ces hormones participent au processus de vernalisation**.

document 37 : mécanisme moléculaire de la vernalisation par contrôle épigénétique

Le froid est perçu par les bourgeons végétatifs et entraîne des transformations d'ordre subcellulaire qui permettent avant tout l'acquisition d'un rythme de mitoses approprié à l'évocation florale.

On a pu mettre en évidence chez *A. thaliana*, le rôle du gène FLC qui lorsqu'il est actif inhibe les gènes impliqués dans la transition floral (dont les gènes FT).

L'exposition au froid a pour effet la modification du profil de méthylation des histones et donc la modification de la condensation de la chromatine au niveau du gène FLC et d'empêcher sa transcription. C'est un mécanisme épigénétique de régulation, le gène FLC passe du statut « exprimé » au statut « silencieux ». Ainsi l'inhibition du gène FLC, lève l'inhibition des gènes FT.

La régulation de la floraison est cependant plus complexe afin que la floraison ne s'engage que lorsqu'une somme de facteurs environnementaux est favorable.

→ influence de la photopériode

La lumière contrôle la mise à fleur non seulement par son intensité mais aussi par sa durée relative par rapport à la nuit, on parle de photopériode.

document 38 : mise en évidence de l'importance de la photopériode chez certaines plantes

Toutes les plantes doivent recevoir par jour un minimum d'éclairement correspondant au minimum trophique pour satisfaire leurs besoins photosynthétique.

Cependant si certaines plantes sont indifférentes à la photopériode (tomate, tabac, pois ...) pour fleurir d'autres plantes sont dites de jours longs ou au contraires de jours courts.

Les plantes de jours longs sont en général les plantes qui fleurissent du milieu du printemps jusqu'à l'été (carotte, œillet ...).

Les plantes de jours courts sont en général, celles qui fleurissent à la fin de l'été et en automne (asperge, maïs, chrysanthème ...).

Cette sensibilité à la photopériode est un phénomène héritable et constitue donc une adaptation.

Elle est perçue par les feuilles et s'explique par l'existence d'une molécule photosensible, le phytochrome.

Document 39 : structure et isomérisation du phytochrome

Cette molécule existe sous deux formes, la forme, Pr qui absorbe dans le rouge clair (680 nm) et se transforme en forme Pfr, qui absorbe dans le rouge sombre (730 nm).

La forme active du phytochrome est la forme Pfr qui intervient notamment sur la régulation de l'expression de certains gènes impliqués dans la voie de synthèse de l'acide gibbérellique et permet par une cascade de réaction l'activation des gènes FT notamment.

La forme Pfr formé pendant la période lumineuse disparaît progressivement au cours de la nuit, c'est donc le rapport Pfr/Pr qui importe :

- pour les plantes de jours courts : nécessité d'un rapport faible
- pour les plantes de jours longs : nécessité d'un rapport fort

document 40 : bilan de la chronologie de la mise à fleur

Le végétal intègre les signaux environnementaux grâce à des structures sensibles.

Des **mécanismes de transduction intracellulaires activent certaines catégories de gènes au niveau de territoires donnés du méristème apical caulinaire.**

La fleur se construit grâce à une succession d'étapes :

1. Gènes déterminant quand la fleur s'initie (FLC/FT) = **acquisition compétence** (vernalisation × photopériode)
2. Gènes déterminant le primordium floral (opposé de structures végétatives) = **évocation florale**
3. Gènes d'identité florale (les gènes de classe A, B, C et E) = organ-identity genes qui ne fabriquent pas les verticilles.
4. Gènes réalisateurs des organes floraux.

2.3 influence des facteurs biotiques endogènes

→ influence de la nutrition (rapport C/N) sur la floraison et corrélations entre organes

Un certains **équilibre entre les substances carbonées** issues de la photosynthèse et les **substances azotées** provenant de l'absorption racinaire d'éléments minéraux, **favorise le virage floral.**

Si le **rapport C/N est trop faible** par suite d'une alimentation minérale trop riche en N, le développement de l'**appareil végétatif est favorisé** au détriment de l'appareil reproducteur.

Il existe ainsi des corrélations entre le développement des organes végétatifs et l'aptitude à fleurir :

- les corrélations positives

Un **minimum de développement végétatif** est **exigé** pour que le virage floral ait lieu, on parle de **maturité de floraison**. Ce développement minimal est variable selon les plantes (13 entre nœuds chez la tomate, 4 à 7 ans chez les arbres fruitiers, autour de 50 ans chez le Chêne).

- les corrélations négatives

Un **développement végétatif trop important empêche la production de fleurs** du fait d'un détournement des substances nutritives vers les parties végétatives vigoureuse.

3. Les partenaires symbiotiques influencent également le développement des Angiospermes (cf 1^e année)

Les **associations symbiotiques des plantes avec les bactéries du sol ou des mycètes** permettent la formation d'une **structure chimérique permettant l'acquisition de nouveaux caractères et donnant accès à des ressources** inaccessibles pour la plante seule.

3.1 cas des mycorhizes

document 41 : comparaison de la croissance de plants mycorhizés ou non

Mis à part l'influence de la nature du sol calcaire ou non, on remarque que les plants mycorhizés ont une meilleure croissance

Document 42 : le contrat mycorhize (rappels de 1e année)

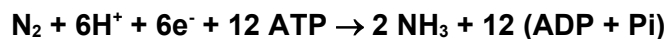
Le champignon a accès à des ressources inutilisables par la plante : grâce à ses enzymes il attaque le phosphate organique et les protéines pour récupérer l'azote. L'utilisation de formes variées d'azote (NH_4^+ ; NO_3^- ; acides aminés) et le transfert vers la plante hôte est possible, surtout par les Champignons ectomycorhiziens. De même, les **ectomycorhizes** permettent l'accès à des **formes insolubles de phosphore**.

Document 43 : importance de la mycorhization sur l'absorption racinaire, d'après J.Segarra et al

La plupart des végétaux dépendent ainsi des mycorhizes pour l'alimentation hydrominérale y compris les formes minérales d'azote. Le champignon **augmente le volume du sol exploré** (jusqu'à 20 cm de la racine)

3.2 cas des nodosités**Document 44 : établissement d'une symbiose Rhizobium/Fabacées (rappels de 1e année)**

Les fabacées ou Légumineuses peuvent fixer l'azote de l'air grâce à leur **association symbiotique** avec des **bactéries du genre Rhizobium**. La symbiose est visible par la présence de **nodosités** ou nodules, à la surface des racines. L'établissement de la symbiose résulte d'un dialogue moléculaire entre les deux organismes et permet la formation d'un complexe enzymatique chimérique, la **nitrogénase, codée à partir de gènes bactériens**, les **gènes nif** et permettant la **fixation de l'azote atmosphérique et sa réduction en NH_4^+** :

**Document 45 : mécanisme de réduction du N_2 en NH_4^+ (rappels de 1e année)**

La **nitrogénase** est également inactivée par l'oxygène. Des protéines particulières, les **nodulines**, et plus particulièrement la **leghémoglobine**, chromoprotéine dont la **globine** est **codée par le génome de la plante mais** dont l'**hème** est **synthétisé par la bactérie**, **permet de diminuer le taux d' O_2** (l'activité de la nitrogénase étant inhibée par l' O_2) **tout en assurant la respiration des bactéries**. La leghémoglobine, donnant une couleur rouge aux cellules infectées.

Document 46 : un exemple de co-évolution entre les Rhizobiacées et les Fabacées

D'un point de vue phylogénétique, le **genre Rhizobium** constitue un **groupe polyphylétique**, de plus le fait que des Fabacées éloignées d'un point de vue phylogénétique s'associent avec des rhizobiacées identiques ou au contraire des Fabacées proches s'associent avec des rhizobiacées non apparentées, témoigne de l'importance des **transferts horizontaux de gènes entre des bactéries** (→ cf SVF4)

Il faut également noter qu'un petit nombre d'espèces (quelques centaines) possèdent des nodules fixateurs d'azote. Ce sont des arbres ou des arbustes tels que l'Aulne (Bétulacée). La **symbiose est alors réalisée avec des bactéries filamenteuses (les Actinomycètes) du genre Frankia**, ce qui témoigne la encore d'une convergence évolutive.

Bilan :

Le développement de l'appareil végétatif des Angiospermes se caractérise par une **croissance continue tout au long de la vie du végétal** grâce à l'**existence et la persistance de méristèmes primaires organogènes et histogènes**. Des méristèmes secondaires uniquement histogènes permettent chez les Dicotylédones la croissance en épaisseur.

L'appareil reproducteur ne dérive pas de territoires embryonnaires définis mais se différencie à partir des méristèmes primaires caulinaux apicaux et axillaires.

La perception du milieu permet une plasticité et une modification du phénotype : déclenchement de la floraison et arrêt de la croissance, entrée en vie ralentie (dormance) ou reprise d'activité, formation de mycorhizes ou de nodosités, accommodation (feuilles d'ombre et de lumière) ...

Face à une pression de sélection durable, on observe des adaptations aux contraintes du milieu qui témoignent de convergence ou de régression évolutive.