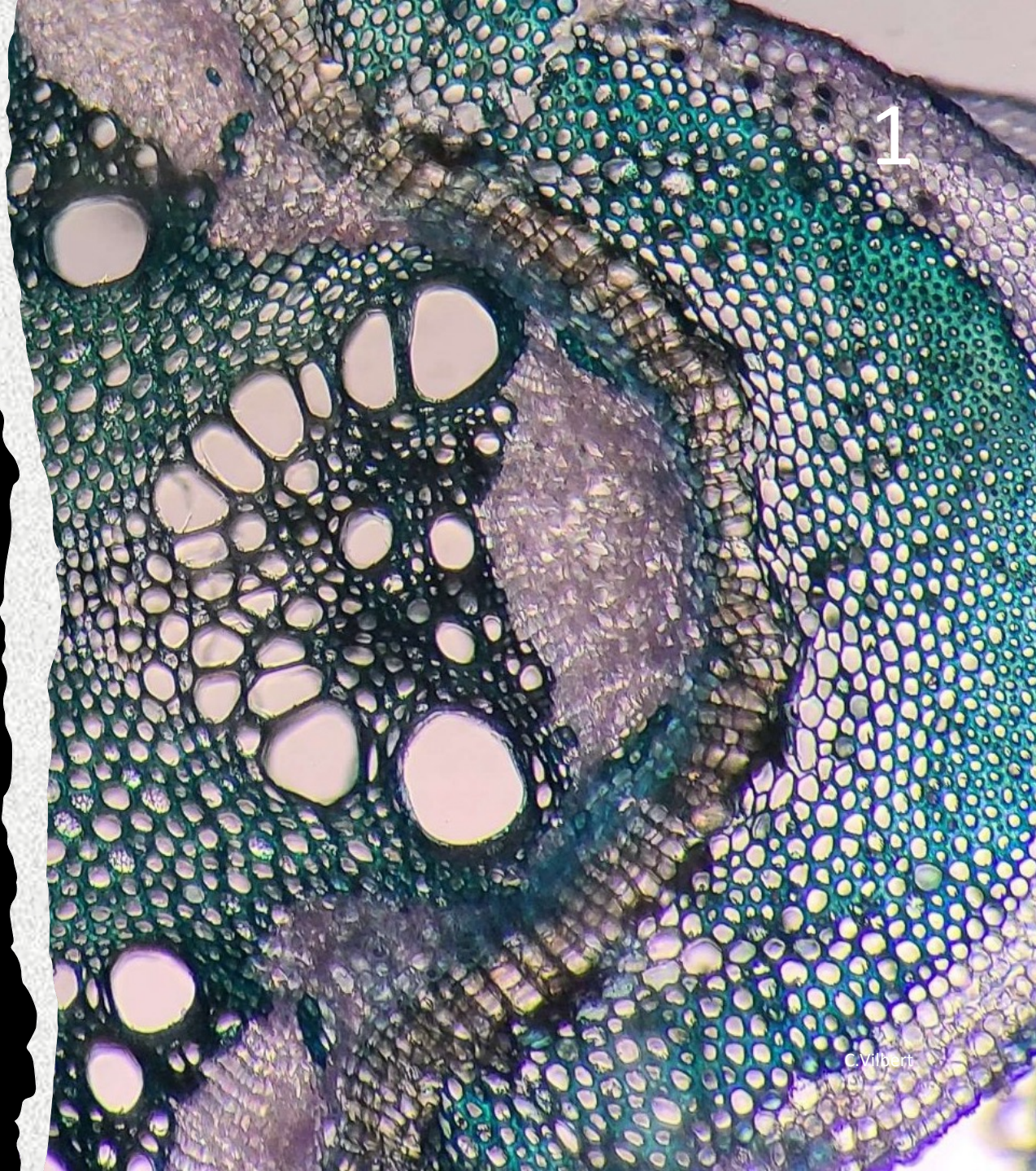
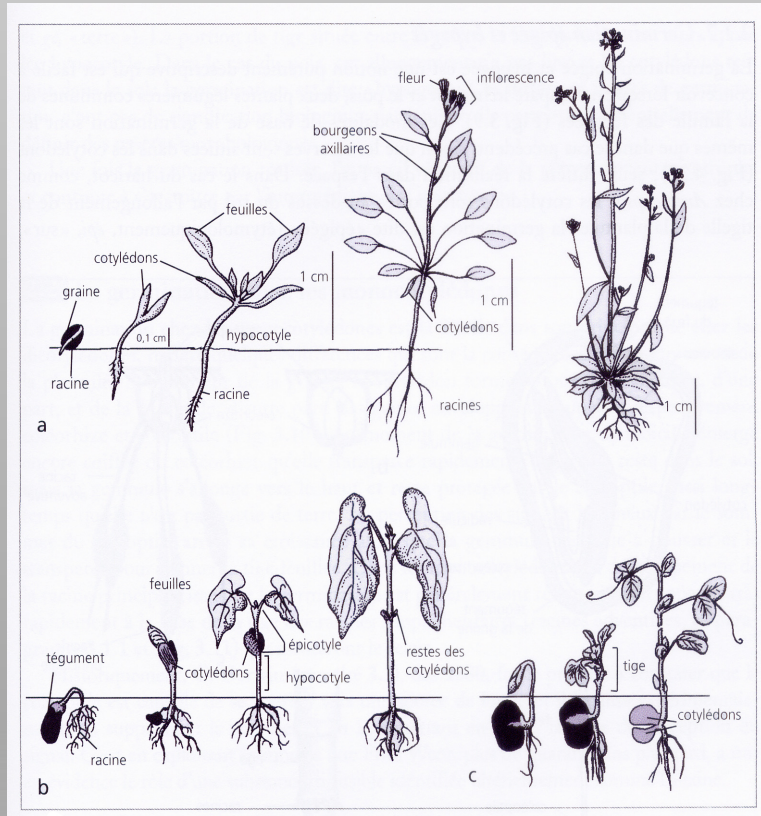
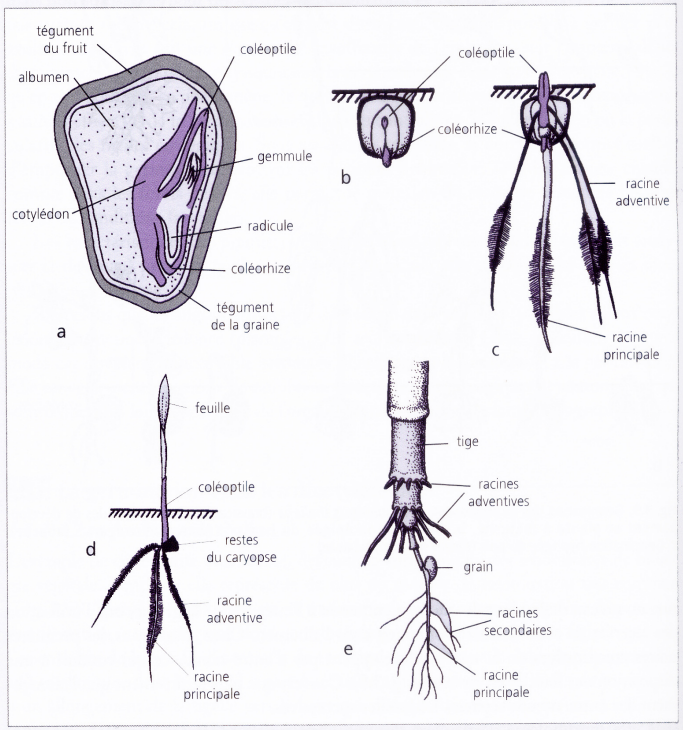
SV-B-3 -LE DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DES ANGIOSPERMES : ADAPTATIONS ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE

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





Germination des dicotylédones. **a.** *Arabidopsis thaliana* (brassicacée). Premiers stades de développement et plante à maturité. **b.** Germination épigée du haricot (*Phaseolus vulgaris*, fabacée). **c.** Germination hypogée du pois (*Pisum sativum*, fabacée).



Germination d'une monocotylédone (*Zea mays*, poacée). **a.** Coupe longitudinale d'une semence de maïs (caryopse). Il s'agit d'un fruit, le tégument du carpelle est soudé au tégument de la graine. **b.** Premières étapes du développement. La gemmule et la radicule sont protégées respectivement par des replis cotylédonaires : le coléoptile et le coléorhize. **c-d.** Sortie de terre. L'arrêt de croissance du coléoptile conduit à l'émergence de la première feuille. La racine de germination est rapidement relayée par des racines adventives **e.** Base d'une jeune tige montrant l'élargissement progressif des unités successives et la production, au niveau de chaque nœud, de racines adventives.

L'organisation de l'appareil végétatif d'une plante est réalisée autour de deux organes constituant des axes : **l'axe racinaire et l'axe caulinaire**.

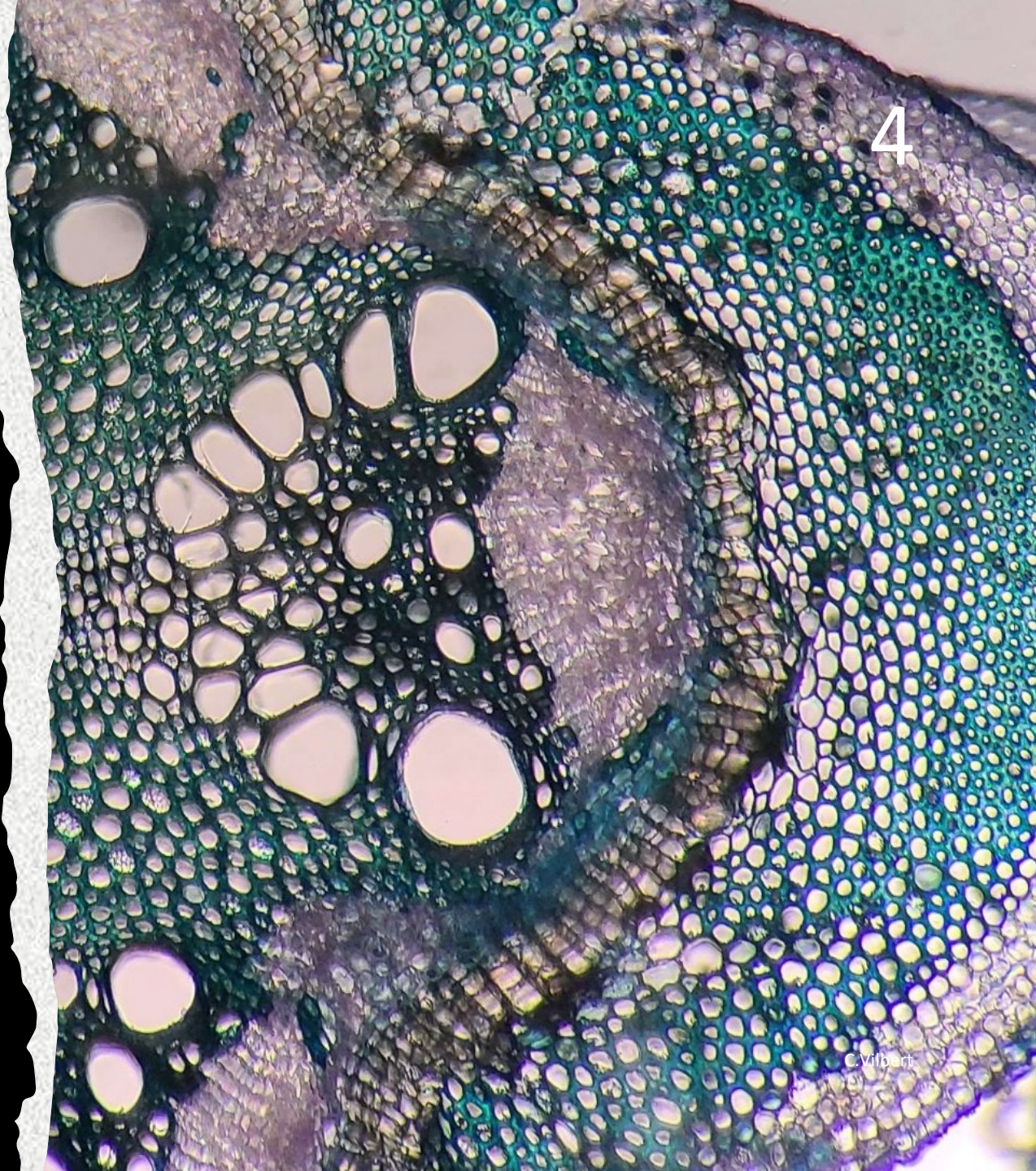
- A partir de l'axe racinaire, se développe **l'appareil racinaire**, typiquement souterrain.
- A partir de l'axe caulinaire se développe l'ensemble **des rameaux feuillés**, typiquement aériens (les tiges portant les feuilles).

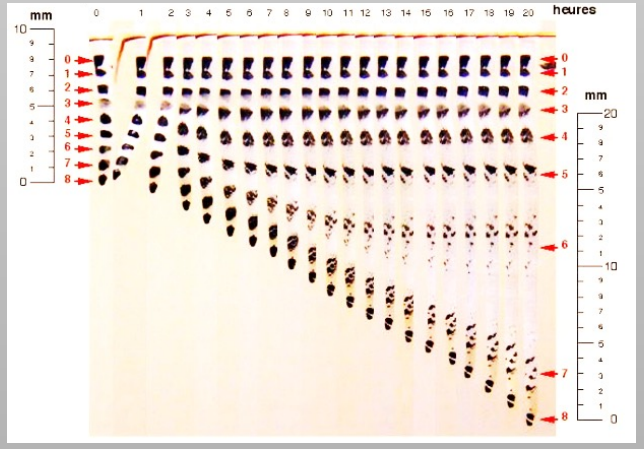
Le végétal se développe donc à l'interface entre le sol, par sa racine, et l'air, par ses tiges.

Comment les méristèmes par leur disposition, leurs caractéristiques, leurs fonctionnements participent à la construction d'un appareil végétatif différencié ?

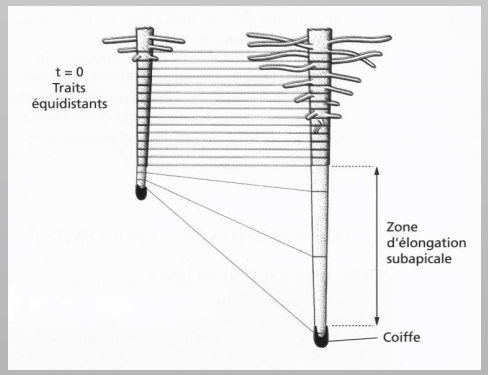
Comment s'effectue les contrôles au cours du développement de l'appareil végétatif des Angiospermes ?

Les zones apicales contribuent à édifier l'appareil végétatif d'une Angiosperme

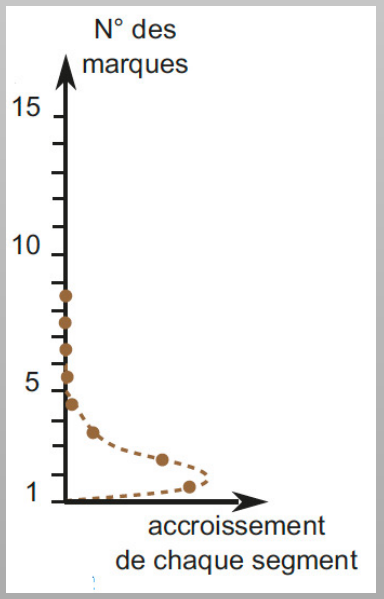


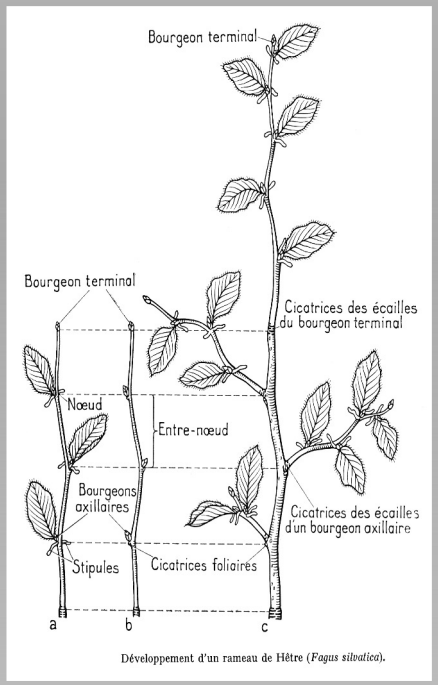


Expérience des traits de Sachs (Cf TP1)

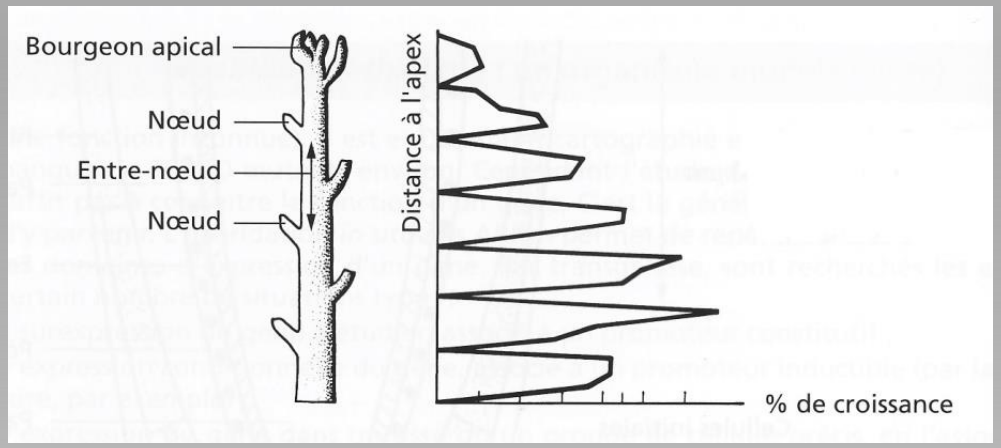


Localisation des zones de croissance d'une racine.
(In Bouffier and all, 2ère année, éd. Dunod)





Développement rameau de Hêtre (Cf TP1)



Localisation des zones de croissance d'une tige feuillée de dicotylédone.
(In Peycru and all, 1ère année, éd. Dunod)

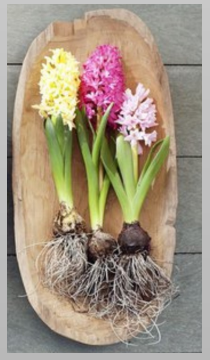
Zone de croissance au niveau de l'apex des tiges et des racines ➔ **zones apicales**

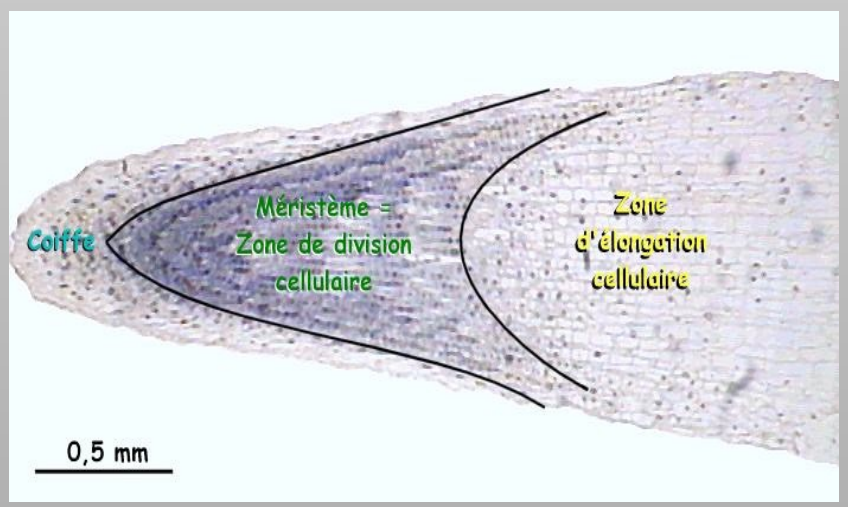
Au niveau de la racine :

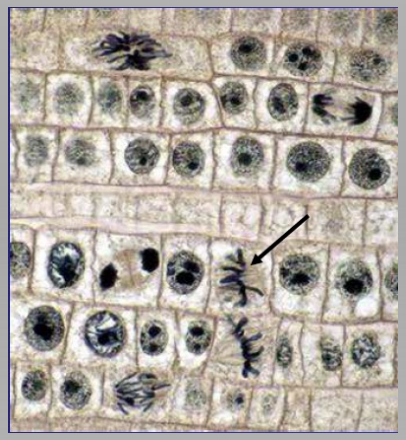
➔ zone **de croissance sub-terminale**

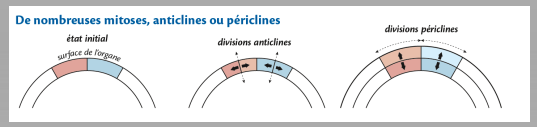
Au niveau de la tige :

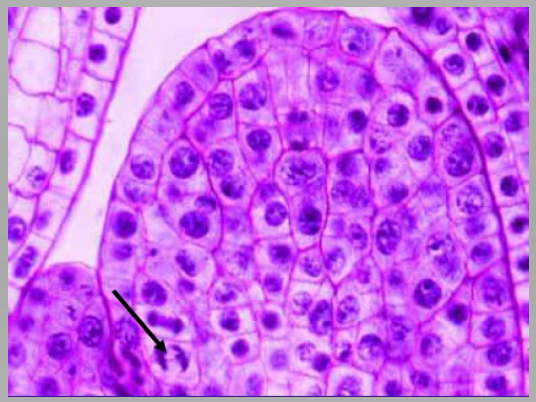
➔ croissance est nulle au niveau des nœuds, elle est maximale au milieu des entre-nœuds ⇒ **Croissance intercalaire**

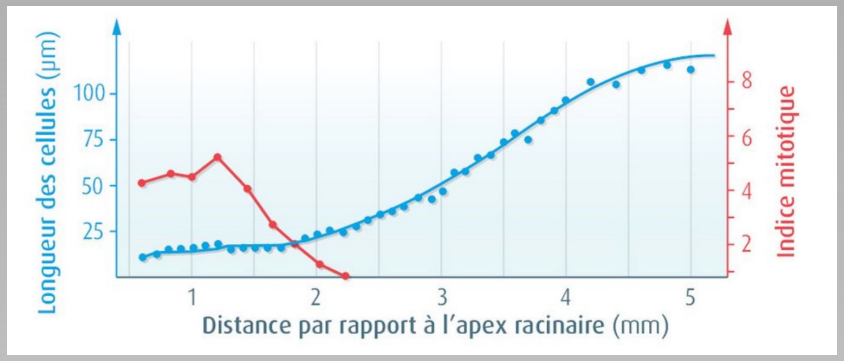


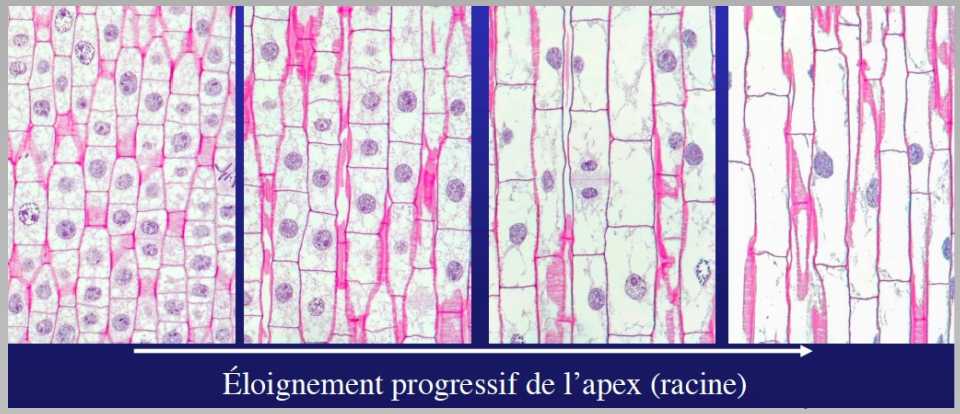

Coiffe
Méristème =
Zone de division
cellulaire
Zone
d'élongation
cellulaire
0,5 mm



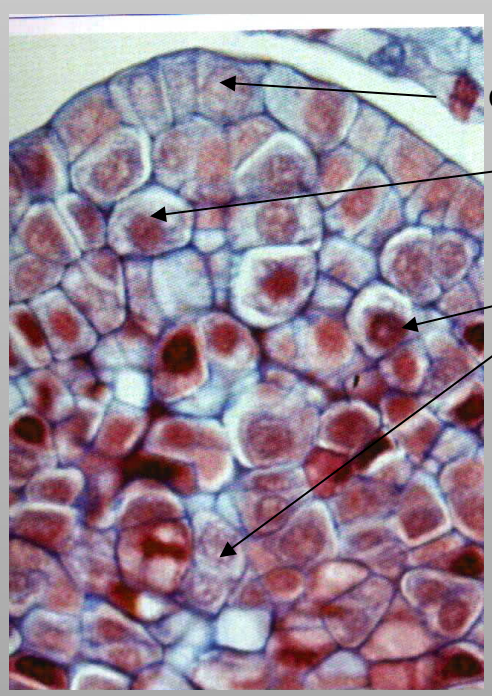

De nombreuses mitoses, anticlines ou périclines
état initial
surface de l'organe
divisions anticlines
divisions périclines




Longueur des cellules (µm)
100
75
50
25
1
2
3
4
5
Distance par rapport à l'apex racinaire (mm)
8
6
4
2
Indice mitotique


Éloignement progressif de l'apex (racine)

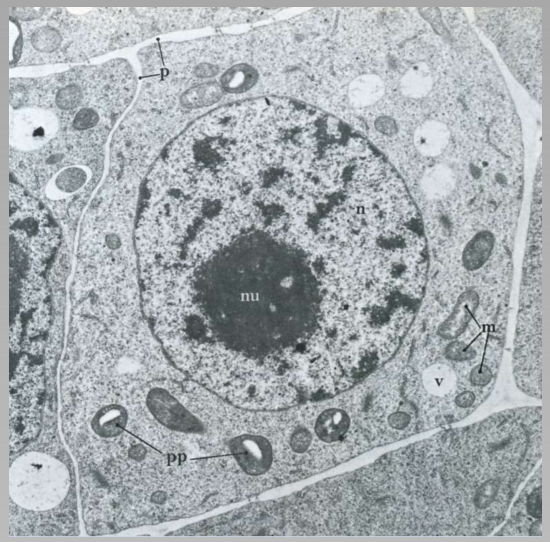
➔ Les zones apicales sont caractérisées par des zones de division (mérèse) et des zones de croissance ou élongation cellulaires (auxèse).



Cellule Protodermique

Cellule méristématique

Cellules méristématiques en cours de division



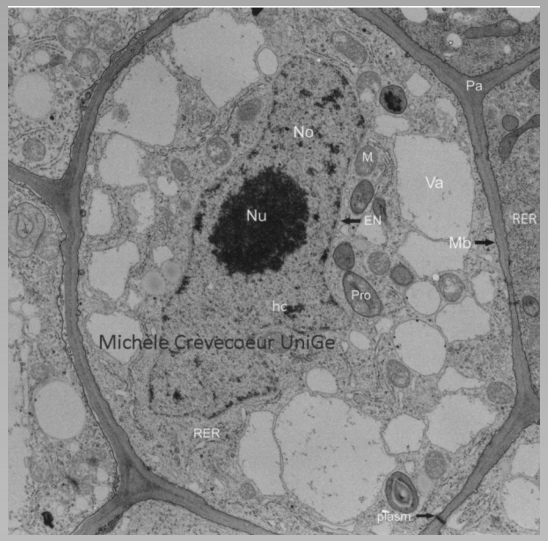
Document . Cellule de la zone de prolifération subapicale. Pois (MET x 5 000). à gauche

pp : proplaste ; v : vacuole ; p : paroi ; m : mitochondrie ; nu : nucléole ; n : noyau.

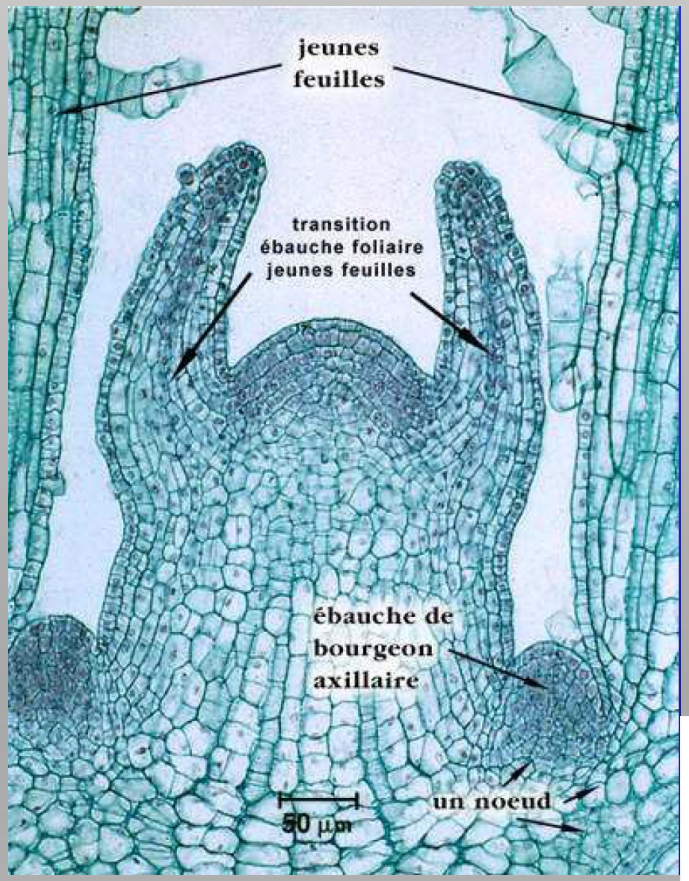
(ROLAND J.C. et F., " Atlas de Biologie Végétale – 2. Organisation des plantes à fleurs ", Masson Ed., 1995).

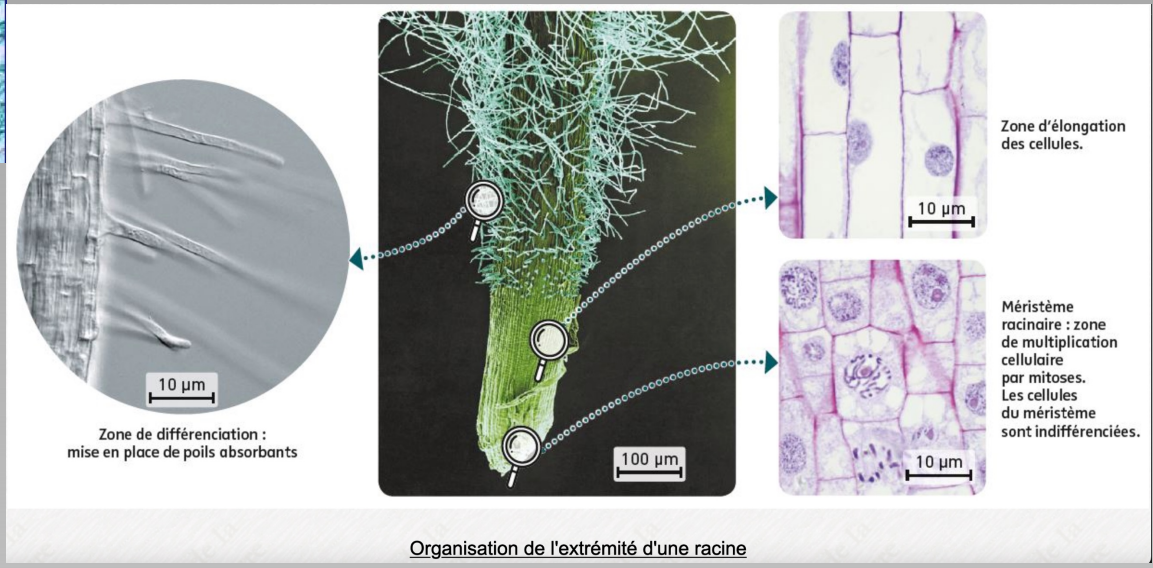
Document . Cellule de méristème de racine Zea mays (MET) à droite

M. Crèvecoeur - Unige

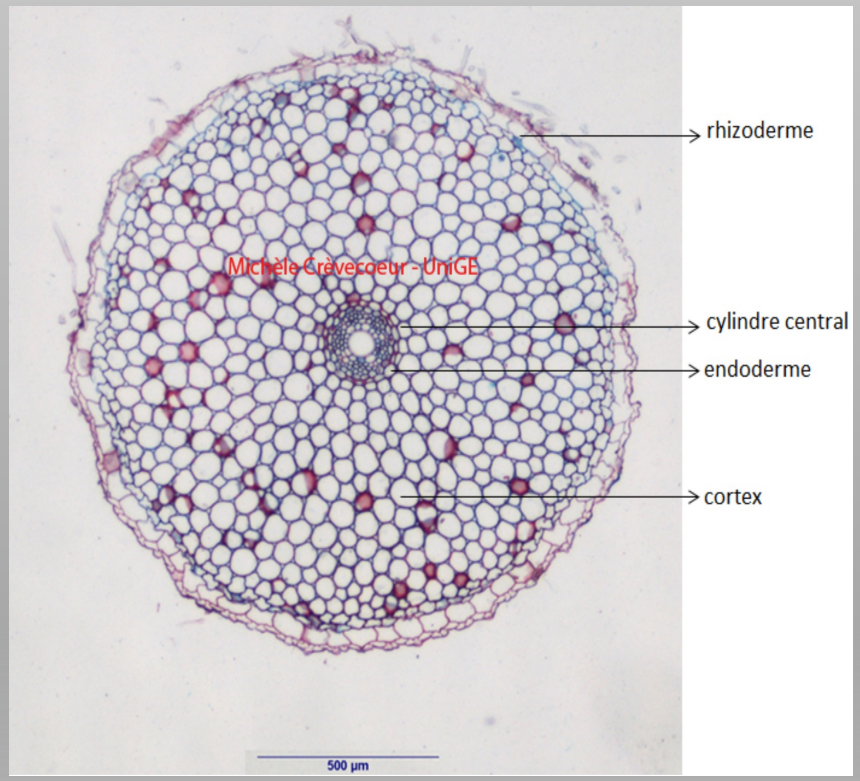


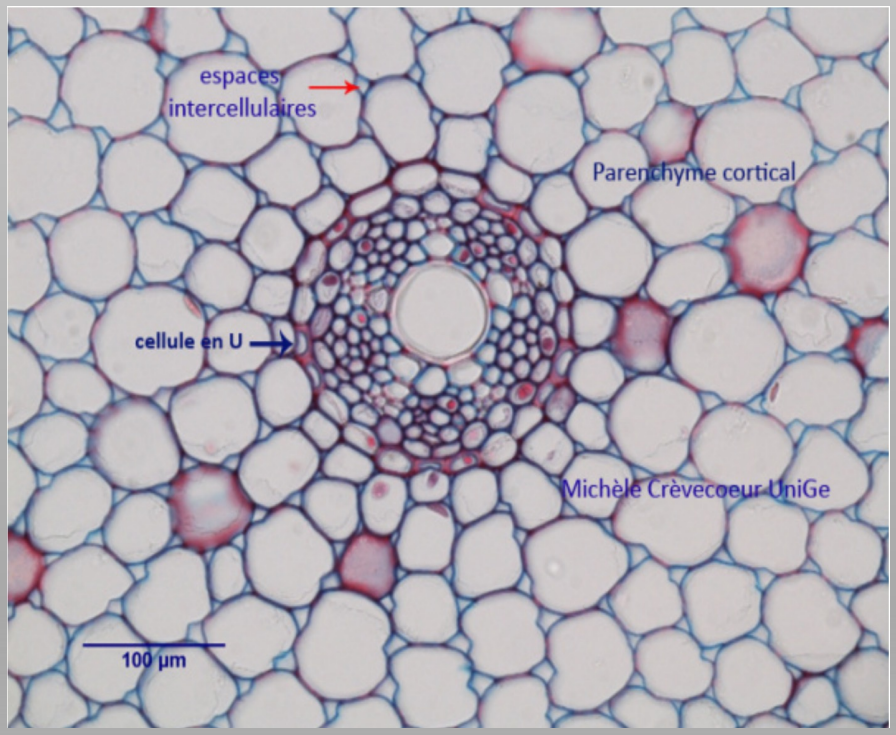
Des cellules de type embryonnaire indifférenciées totipotentes, qui caractérisent les ensembles de cellules capables de se diviser = méristème





Organisation de l'extrémité d'une racine





Document : l'endoderme n'est pas encore bien différencié (quelques cellules en U sont visibles) et les tissus conducteurs xylème et phloème non plus. Dans le parenchyme cortical les cellules présentent entre elles des espaces intercellulaires de petite taille appelés méats (flèche rouge) Source : M. Crèvecoeur - Unige

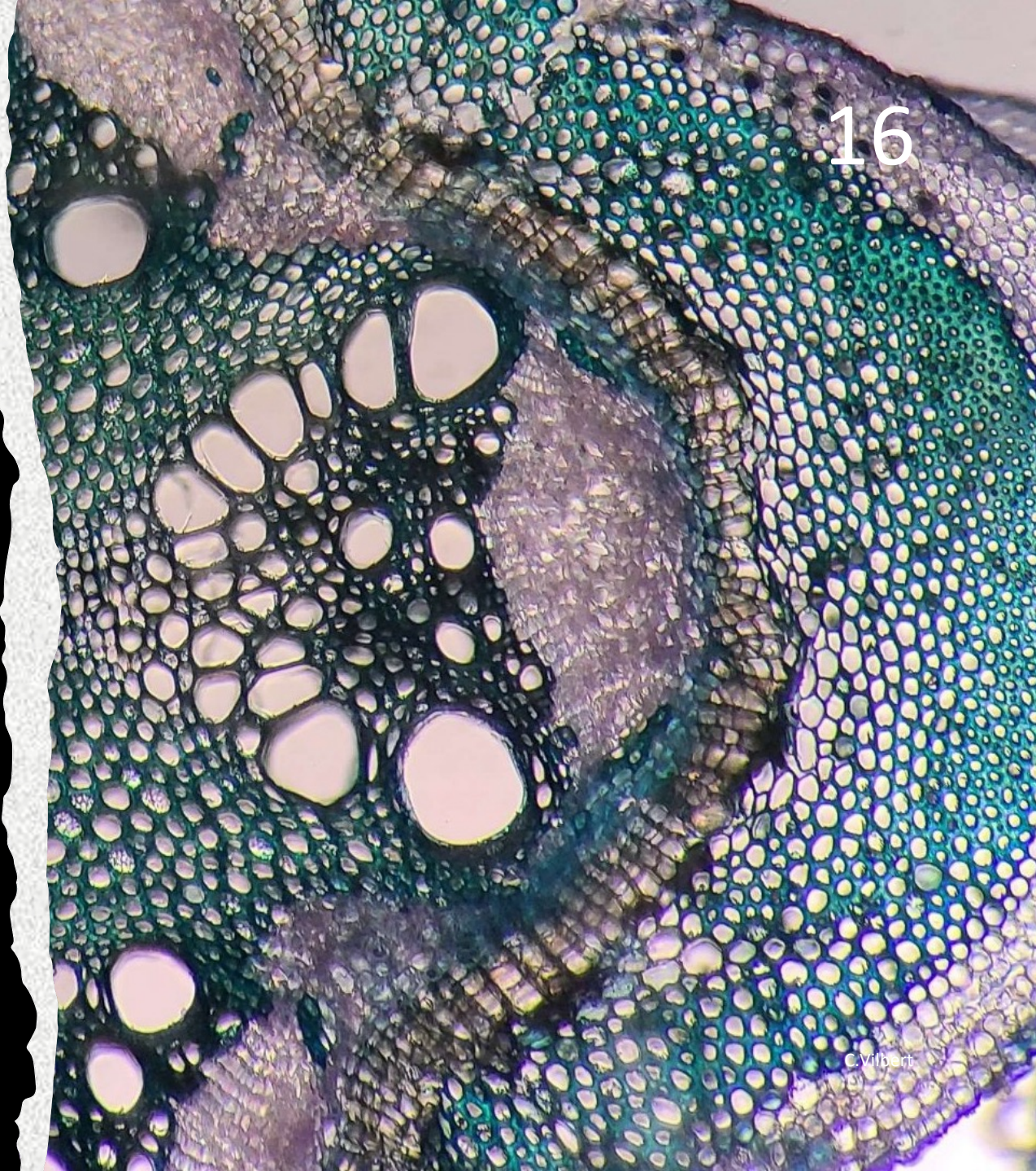
De l’apex aux zones d’intre-nœud, on trouve des cellules avec une très faible paroi et ayant des caractères embryonnaires à des cellules allongées et plus différenciées.

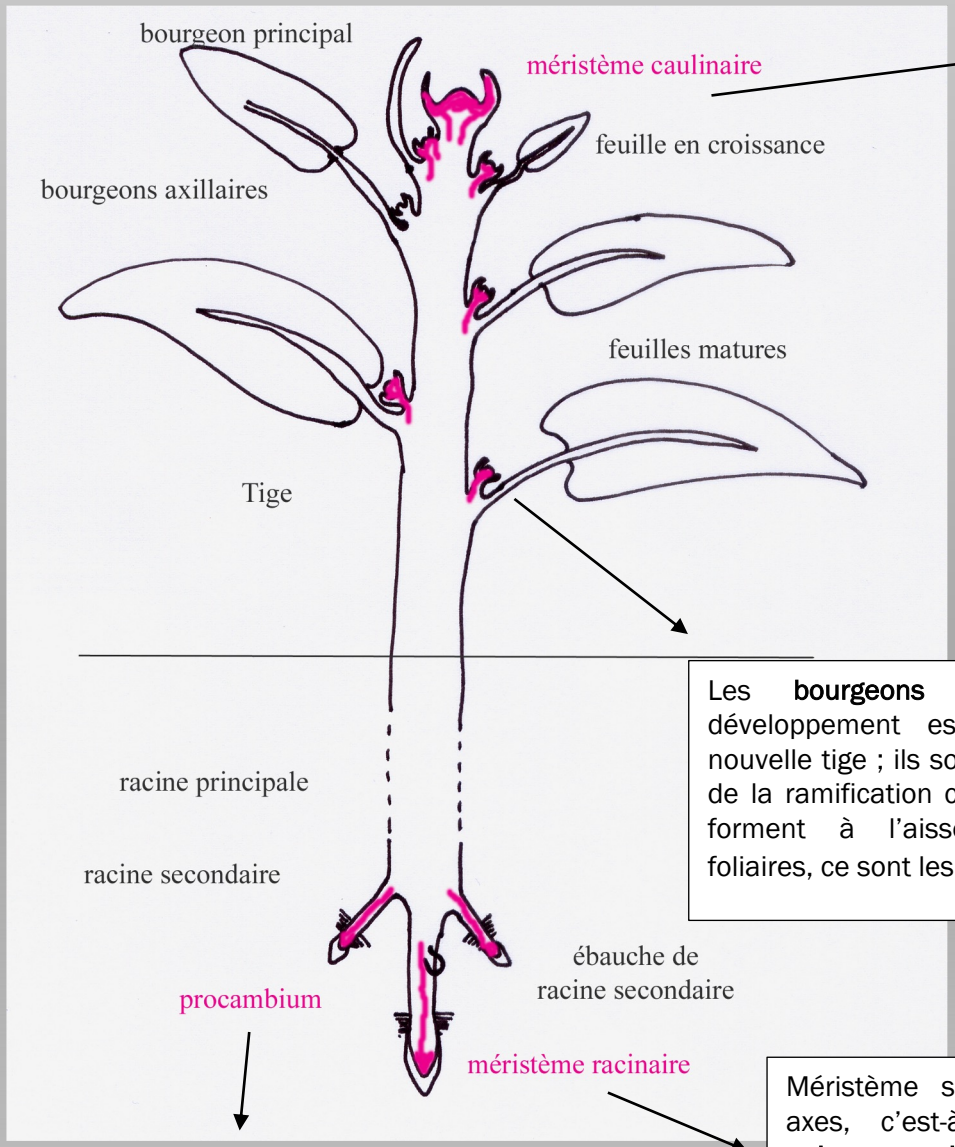
Schéma : Les zones apicales, des zones polarisées : passage d'un ensemble de cellules indifférenciées en une organisation concentrique de tissus primaires en quelques millimètres.

La croissance du végétal serait permise par un processus de multiplication cellulaire appelé **mérèse** puis un processus d'élongation cellulaire appelé **auxèse.**
Les cellules de la zone de mérèse ayant un caractère embryonnaire, peuvent facilement se diviser.

On **appelle méristème apical**, la zone de multiplication cellulaire ou de mérèse située à l'extrémité apical.
Le Méristème apical racinaire ou MAR, est le méristème situé à l'extrémité de la racine qui est à l'origine de la croissance en longueur de la racine
Le Méristème apical caulinaire ou MAC est le méristème situé à l'extrémité de la tige et qui est à l'origine de la croissance en longueur de la tige

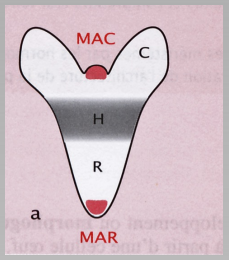
Les méristèmes primaires des zones apicales et la construction de l'appareil végétatif des angiospermes





Méristème situé à l'extrémité des axes, c'est-à-dire les **méristèmes apicaux caulinaires** (de *caulos*, tige) assure essentiellement la **croissance en longueur** de ces organes avec parfois, l'aide d'un **méristème intercalaire**. Le méristème caulinaire, en outre, initie des organes spécialisés, les feuilles *et les fleurs (cf chapitre suivant)*

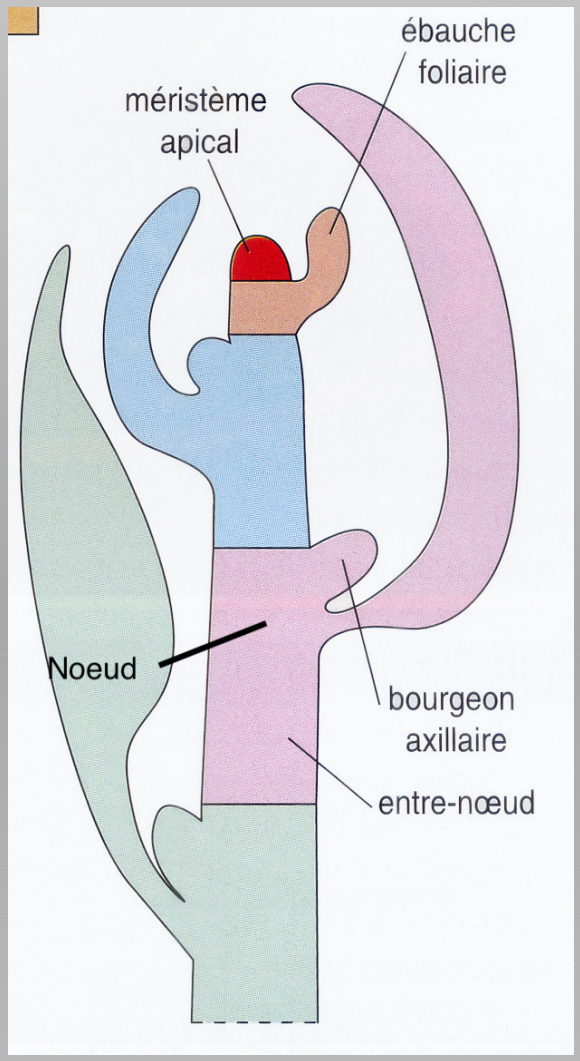
Les **bourgeons latéraux** dont le développement est à l'origine d'une nouvelle tige ; ils sont donc responsables de la ramification caulinaire. Certains se forment à l'aisselle des ébauches foliaires, ce sont les **bourgeons axillaires**.



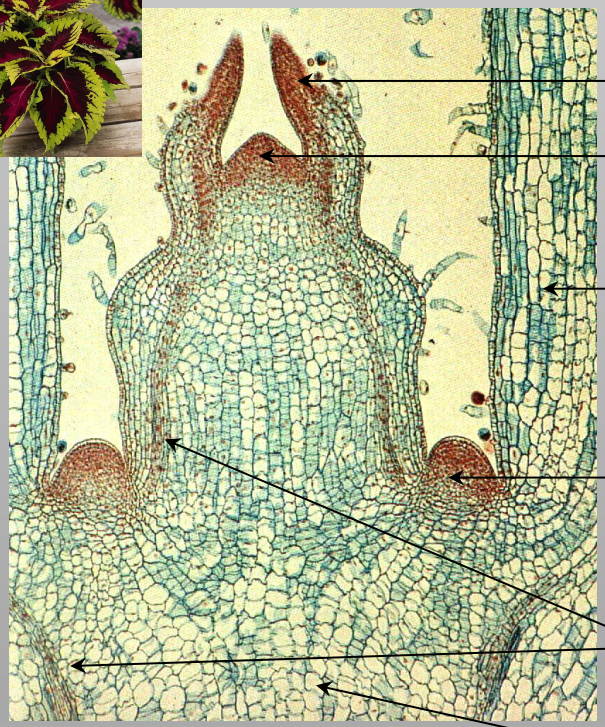
Le **procambium** qui dérive des méristèmes apicaux. Il donne naissance aux tissus conducteurs

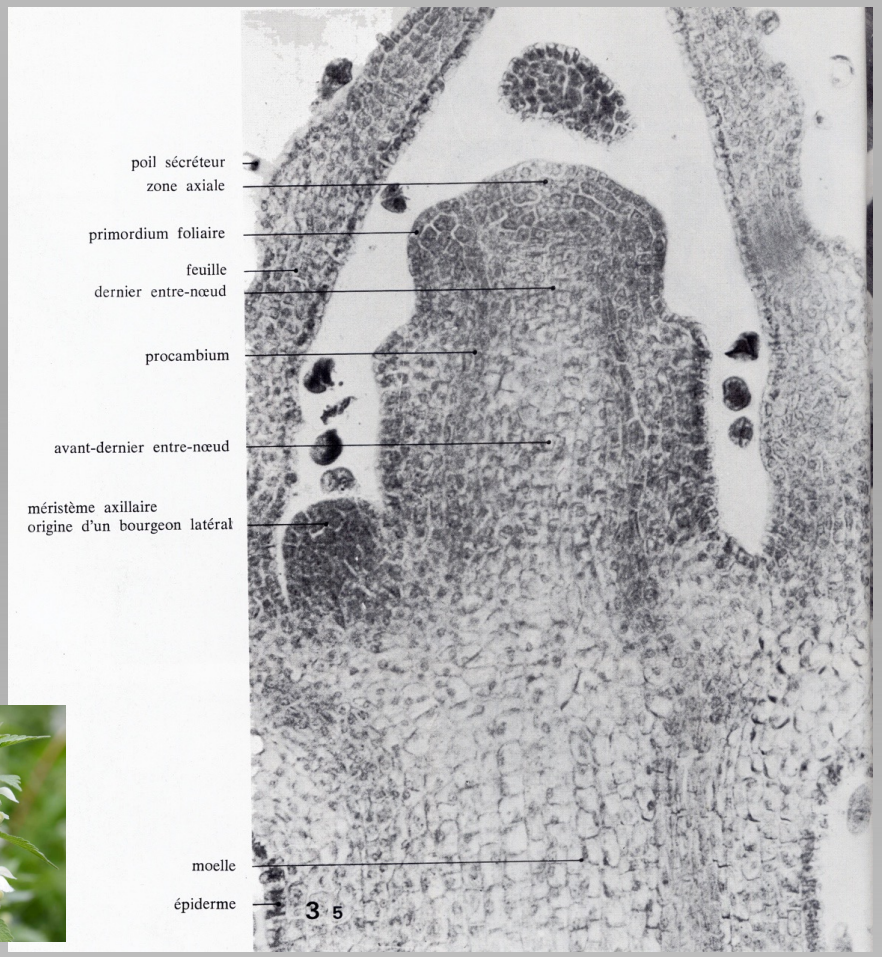
Méristème situé à l'extrémité des axes, c'est-à-dire les **méristèmes apicaux racinaires** ; ils assurent essentiellement la **croissance en longueur** de ces organes

Les méristèmes primaires sont à la fois **organogènes** puisqu'ils produisent de nouveaux organes (feuilles, *fleurs*, ramifications) et **histogènes** puisqu'ils différencient les tissus de la jeune plante.

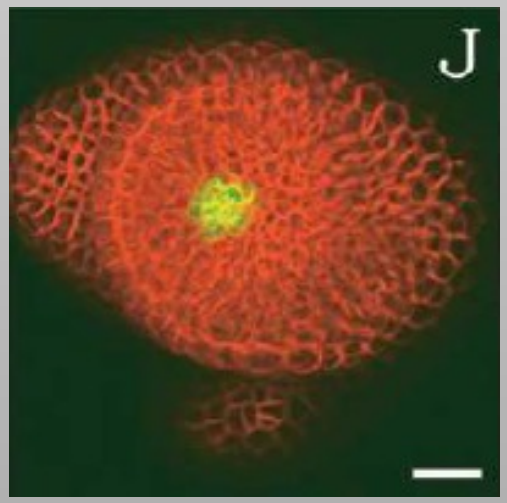


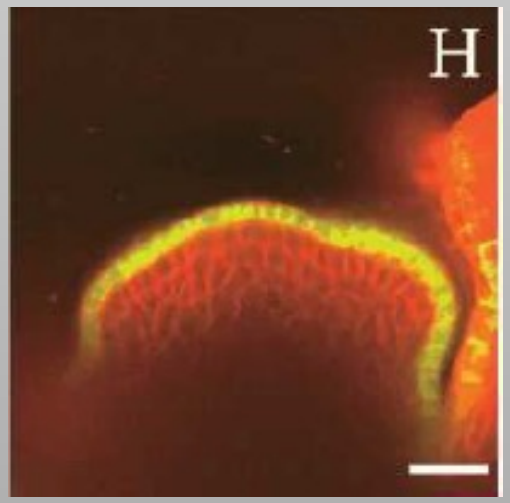
La tige est constituée **d'unités modulaires répétitives** s'additionnant au cours de la croissance : le **phytomère*** ➔ Cf TP**



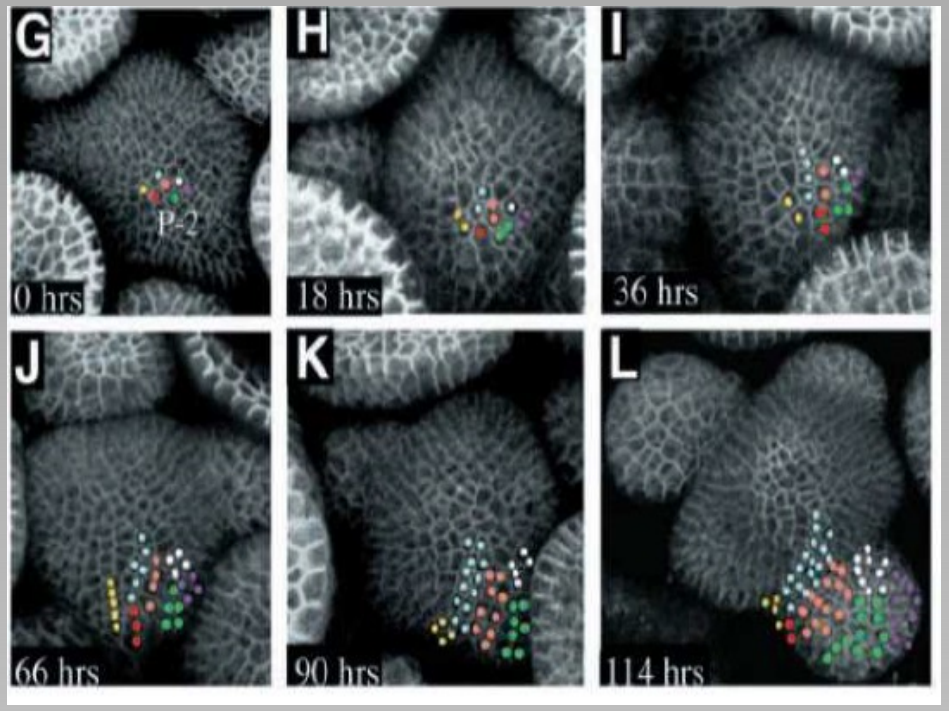


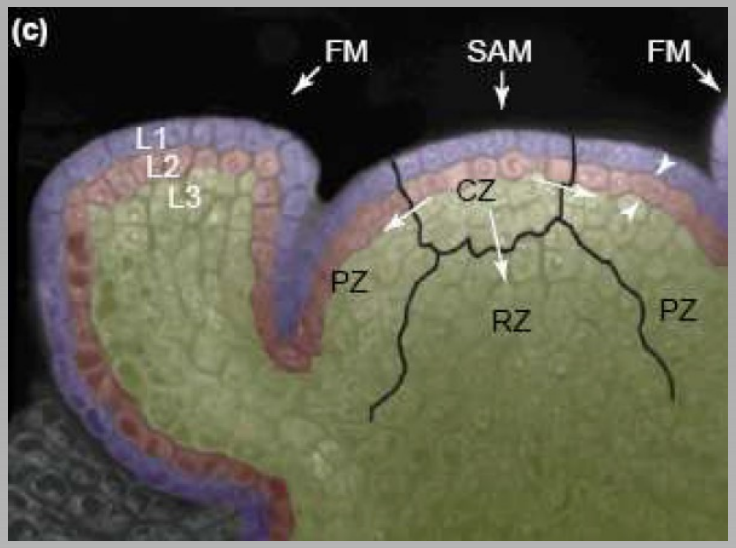
➔ On retrouve l'aspect modulaire
➔ MAC présent à la pointe et au niveau des primordium foliaires ➔ méristèmes axillaires



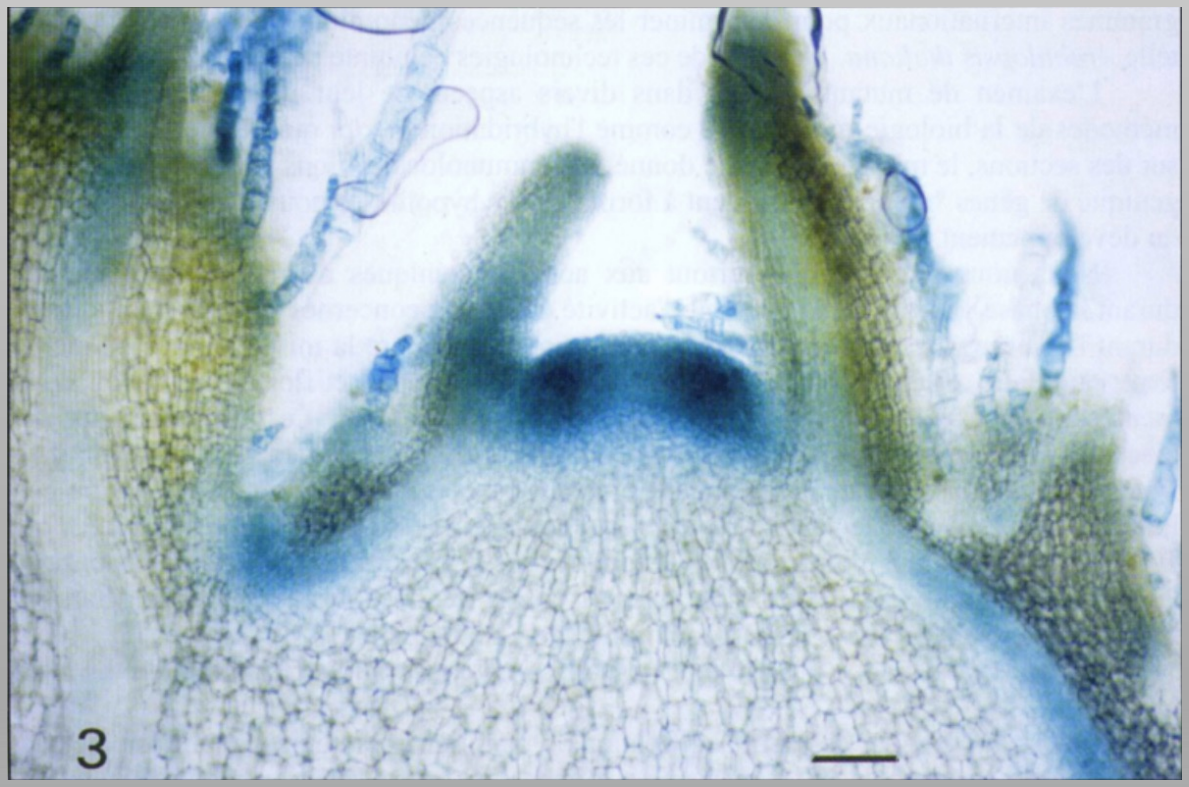


Lignage cellulaire chez Arabidopsis thaliana

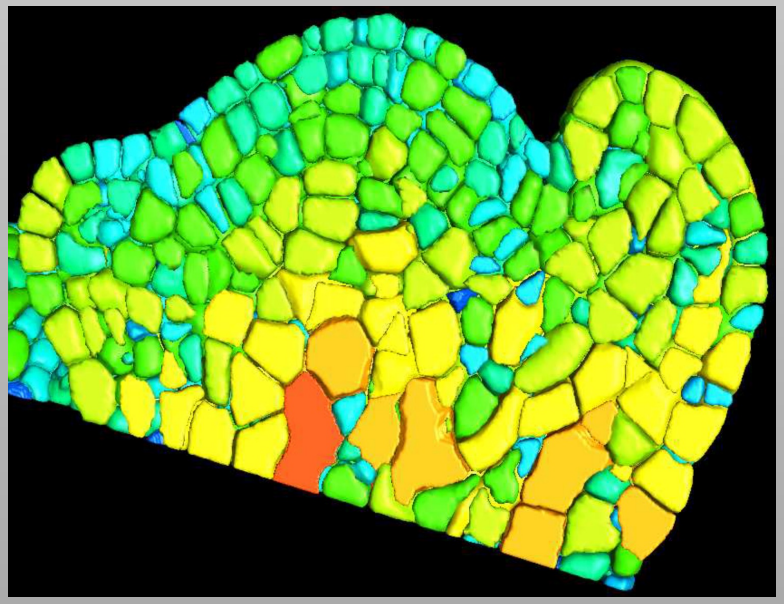




L = layer
L1 et L2 => TUNICA
L3 => CORPUS
CZ : zone centrale
PZ : zone périphérique



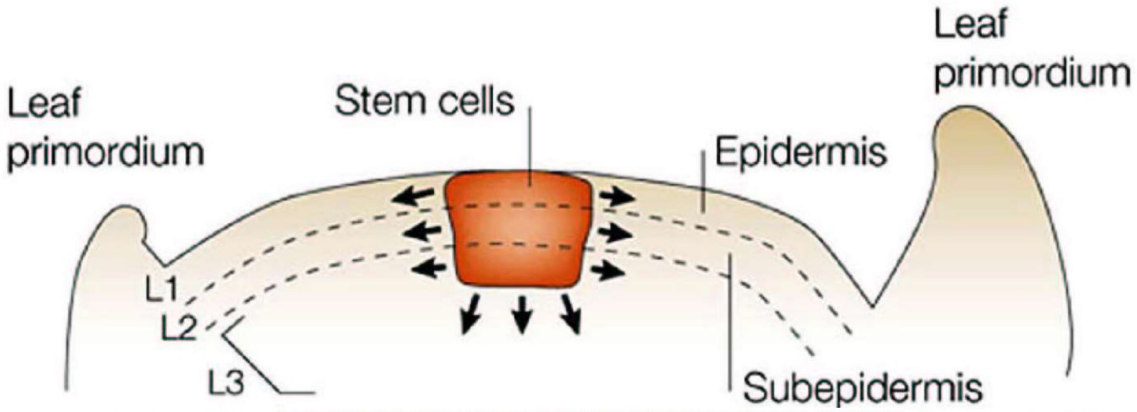
Sites d'expression de la cycline mitotique NtCyc1 dans le méristème caulinaire végétatif d'un Tabac (Nicotiana tabacum L. cv. Xanthi) transgénique exprimant la fusion du promoteur du gène NtCyc1 avec la séquence codante du gène de la B-glucuronidase (gus ou uid A). Échelle: 100 μm (d'apres E. Boucheronet D. Chriqui



Document :

Variabilité des volumes des cellules dans le méristème apical d'Arabidopsis. Les volumes des cellules segmentées dans cette image varient dans un intervallede 30 μm^3 (en bleu) à plus de 1000 μm^3 (en rouge)

Source : Reconstruction tridimensionnelle et suivi de lignées cellulaires à partir d'images de microscopie laser application à des tissus végétaux - Romain Fernandez

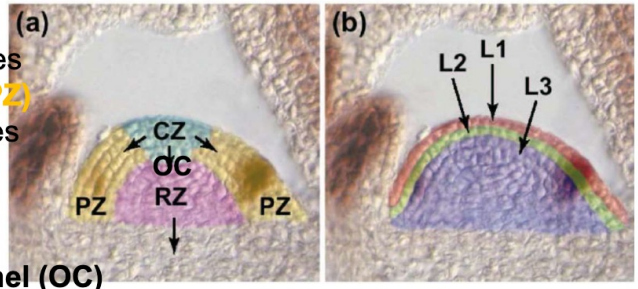


Zone centrale (CZ)
- cellules indifférenciées

Zone périphérique (PZ)
- formation des organes latéraux

Zone support (RZ)
- formation de la tige

Centre organisationnel (OC)



Assise 1 (L1)
Génère l'épiderme

Assise 2 (L2)

Assise 3 (L3)
Génère les tissus internes

L1 + L2: divisions anticlines
L3: divisions orientées aléatoirement

1

CZ: Zone centrale ⇨ Cellules souches

PZ: Zone périphérique ⇨ Initiation des organes latéraux (feuille, pièces florales, bourgeons axillaires)

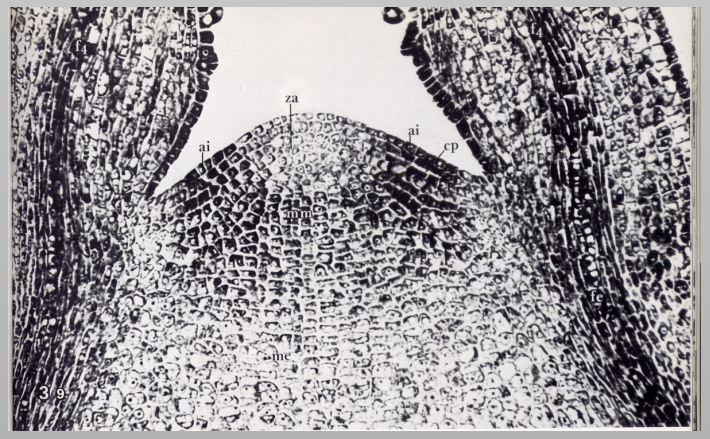
RZ: Zone de nervure ⇨ Différentiation des cellules de la tige en croissance

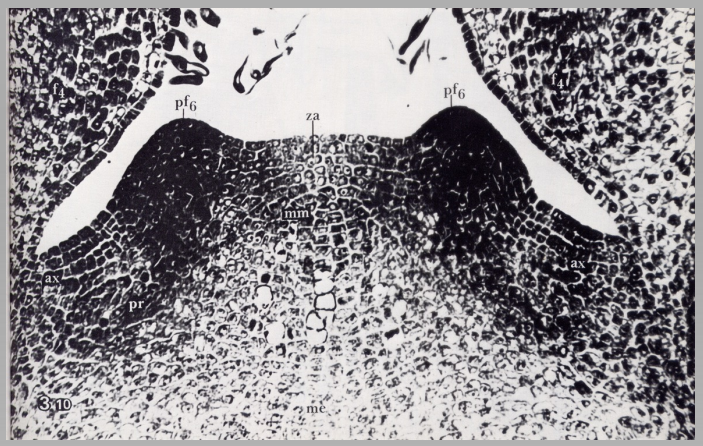
Couche L1 ⇨ Epiderme

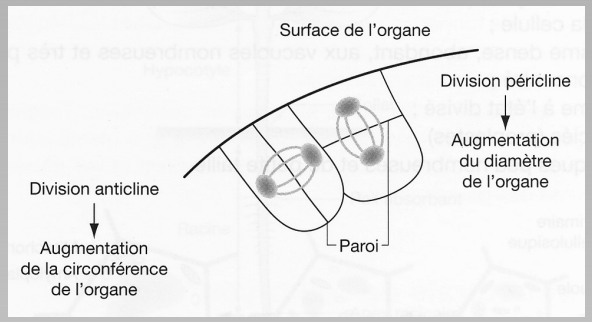
Couche L2 ⇨ Tissus fondamentaux

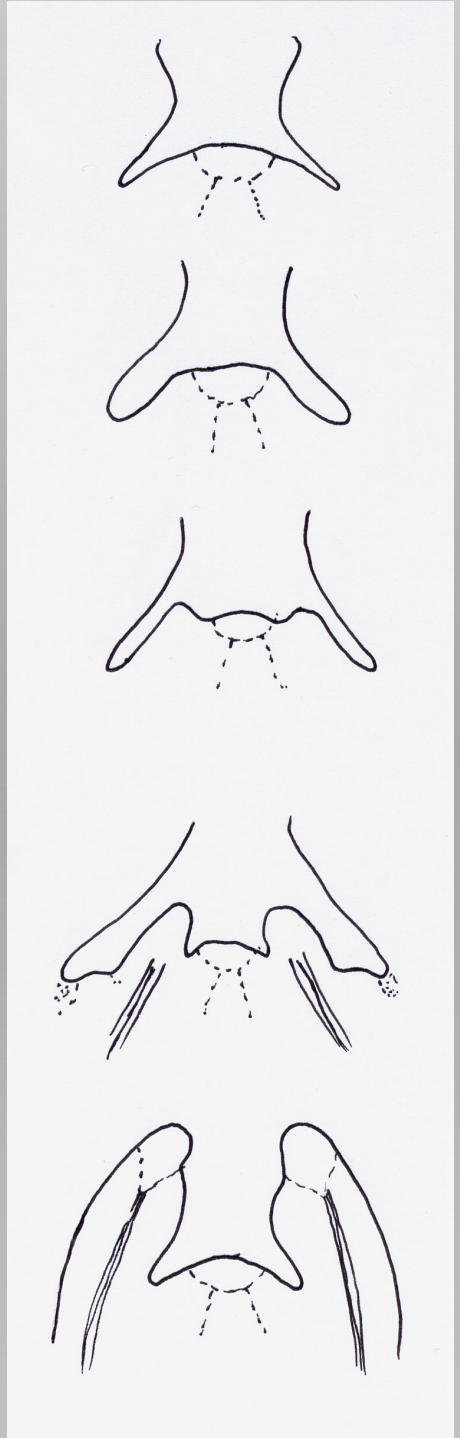
Couche L3 ⇨ Tissus vasculaires

Fonctionnement cyclique et itératif (se répète plusieurs fois) du MAC

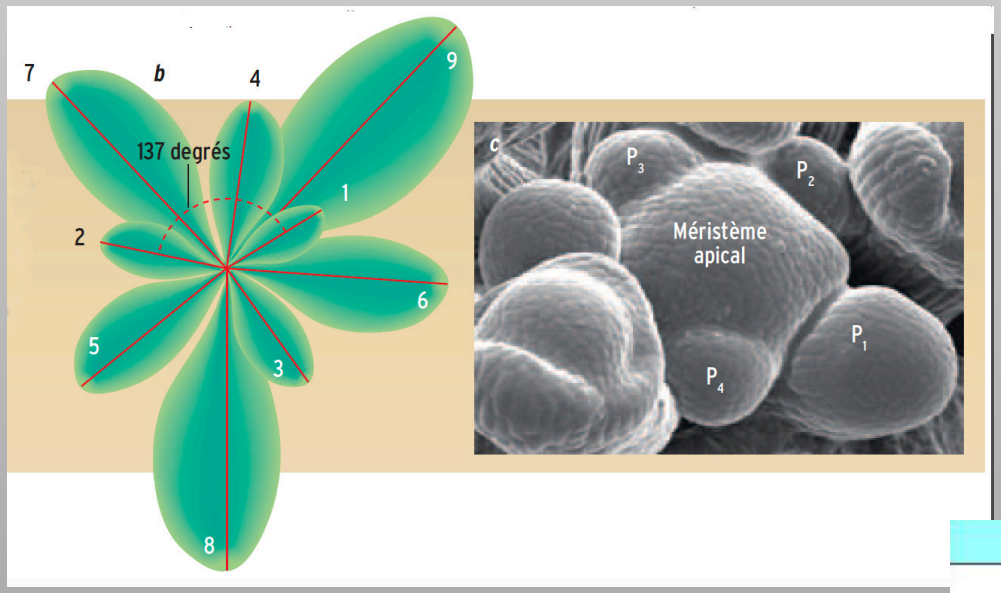


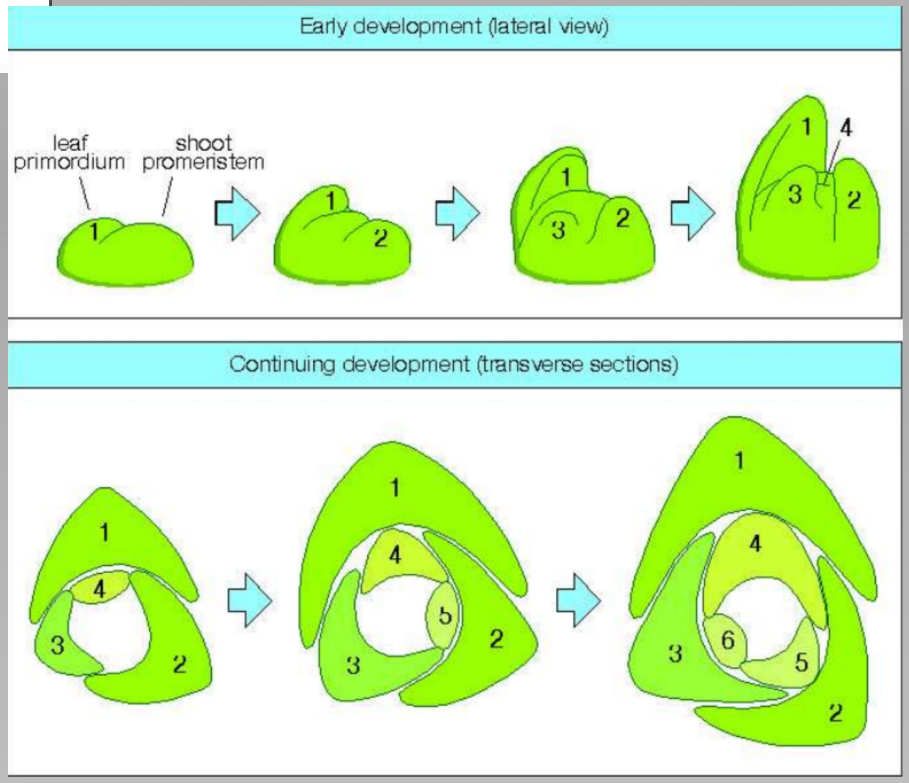




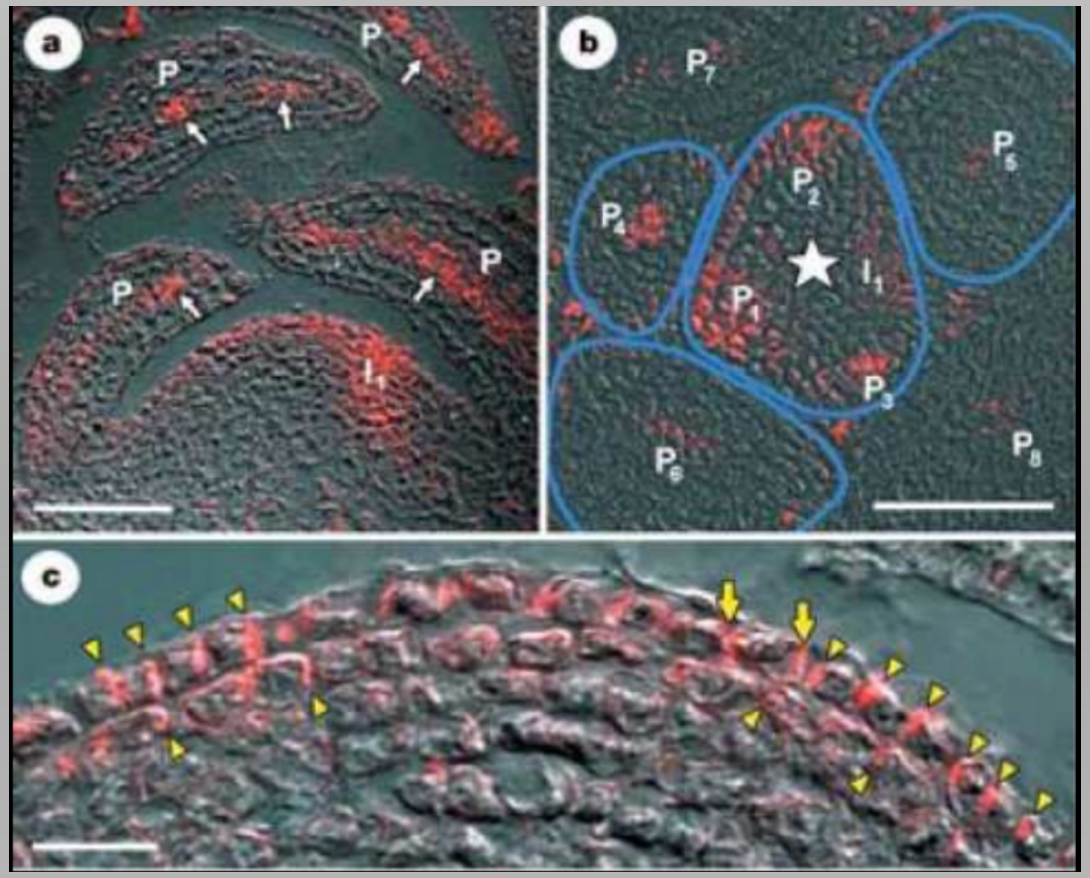


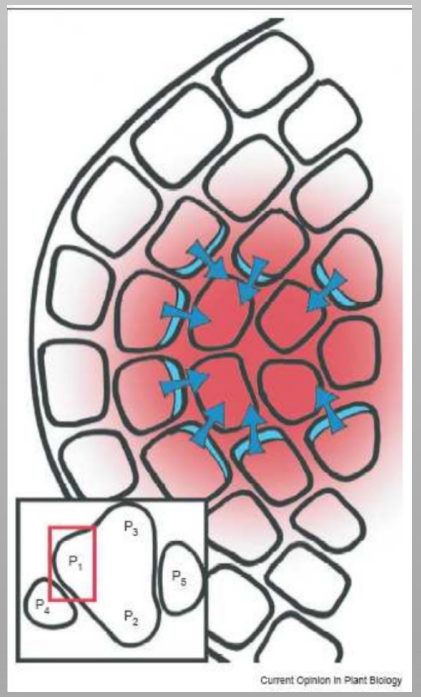
- La taille du méristème varie dans le temps
- L'activité du méristème est répétitive, elle est dite **itérative** et **cyclique** ➔ ce sont tjs les mêmes organes qui se forment
- L'activité est **indéfinie** ➔ apparamment sans fin
- Les primordiums foliaires sont initiés suivant un **rythme et un plan bien précis.** L'intervalle de temps qui sépare deux initiations foliaires dépend des espèces. Cet intervalle est appelé **plastochrone****.
- La disposition des feuilles le long de la tige ou **phyllotaxie**** (*phullon : feuille, taxis : disposition)* est caractéristique de l'espèce.

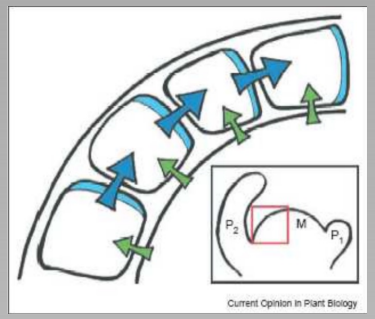




savoir-faire celui du bas



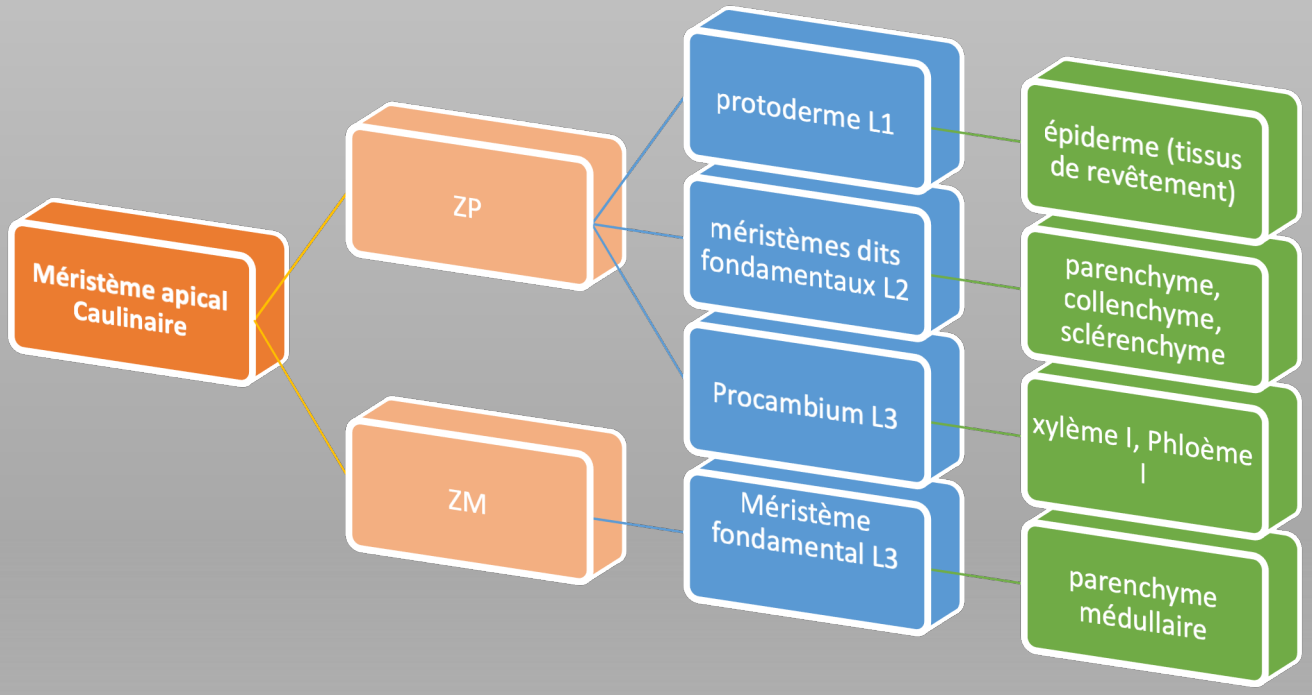




Document : Marquage des transporteurs d'efflux atPin1

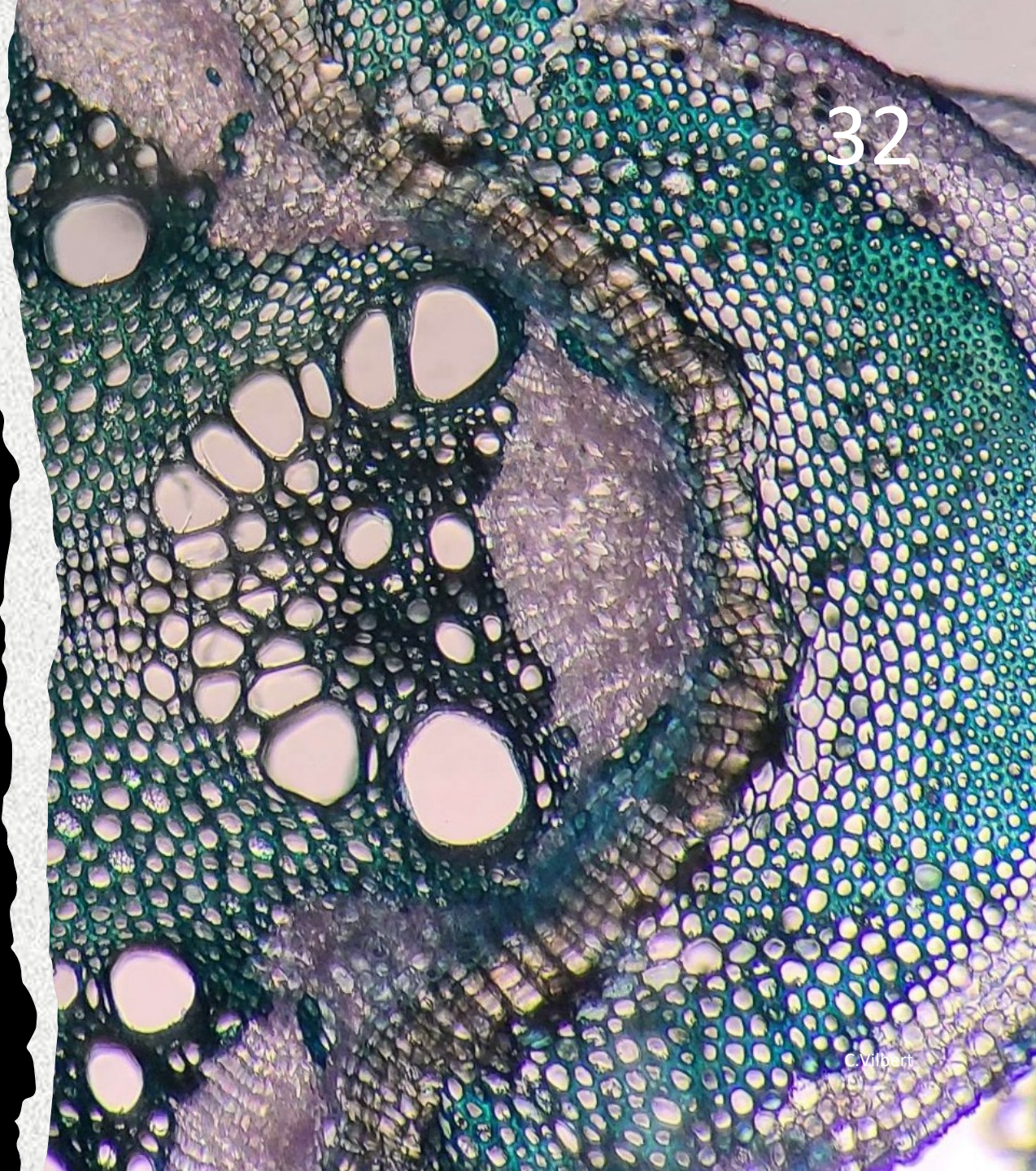
- **L'auxine** (AIA), produite par les jeunes tissus et transporté par le phloème puis de cellule à cellule va s'accumuler à des endroits précis de la ZP et activer la différenciation cellulaire. **Sa forte concentration engendre l'apparition au niveau de la zone périphérique d'un initium foliaire puis d'un primordium.**

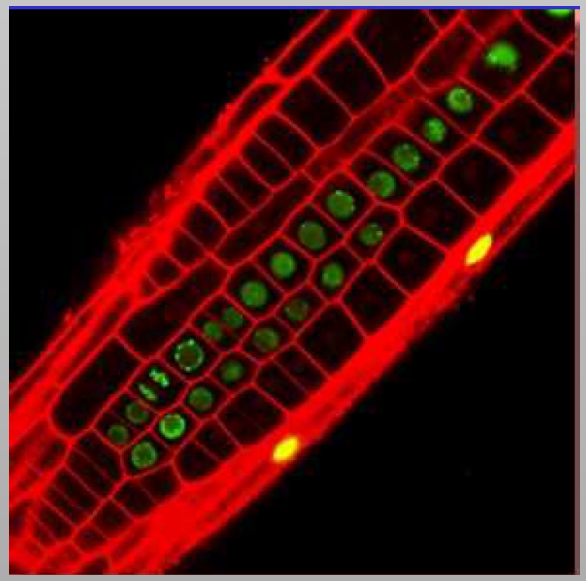
- Le primordium foliaire initié « pompe » l'auxine des cellules qui l'entourent et appauvrit les régions qui l'entourent en auxine, empêchant ainsi la formation d'un autre primordium à proximité ➔ **information de position**



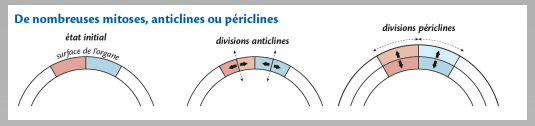
Le méristème apical caulinaire végétatif assure une *croissance indéterminée de la tige* et une *disposition des feuilles et des bourgeons* le long de la tige (ou phyllotaxie) propre à chaque espèce.

Les mécanismes cellulaires impliqués dans l'allongement





Document : lignage cellulaire au niveau d'une jeune racine

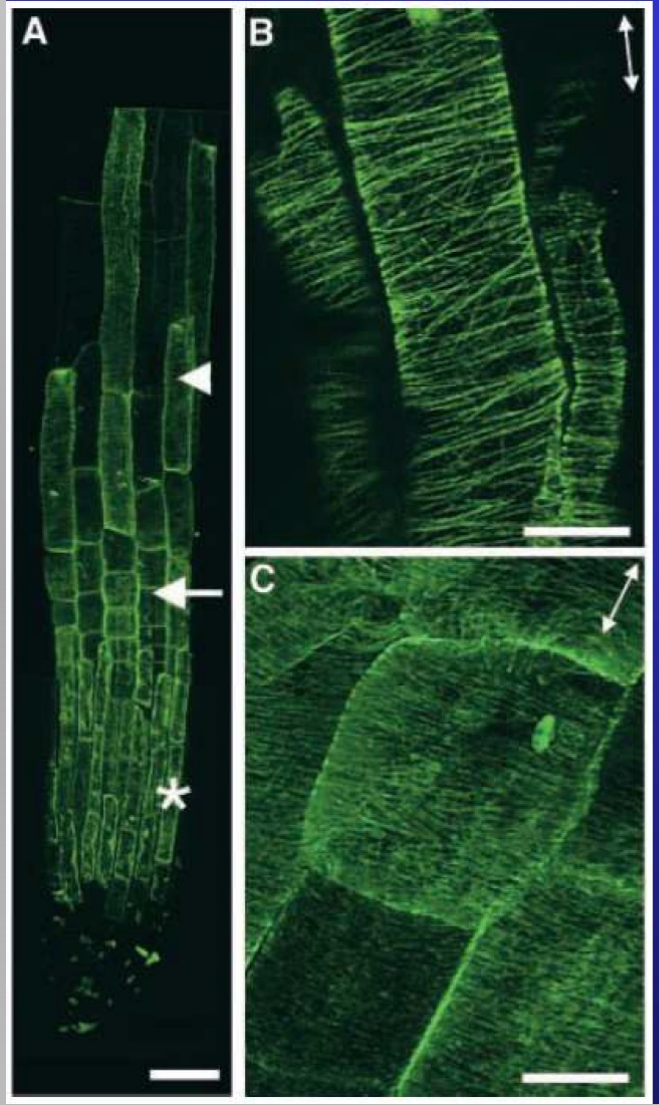


La mérèse

permet l'ajout de nouvelles cellules ayant le même génotype

➔ augmentation du nombre de cellules identiques

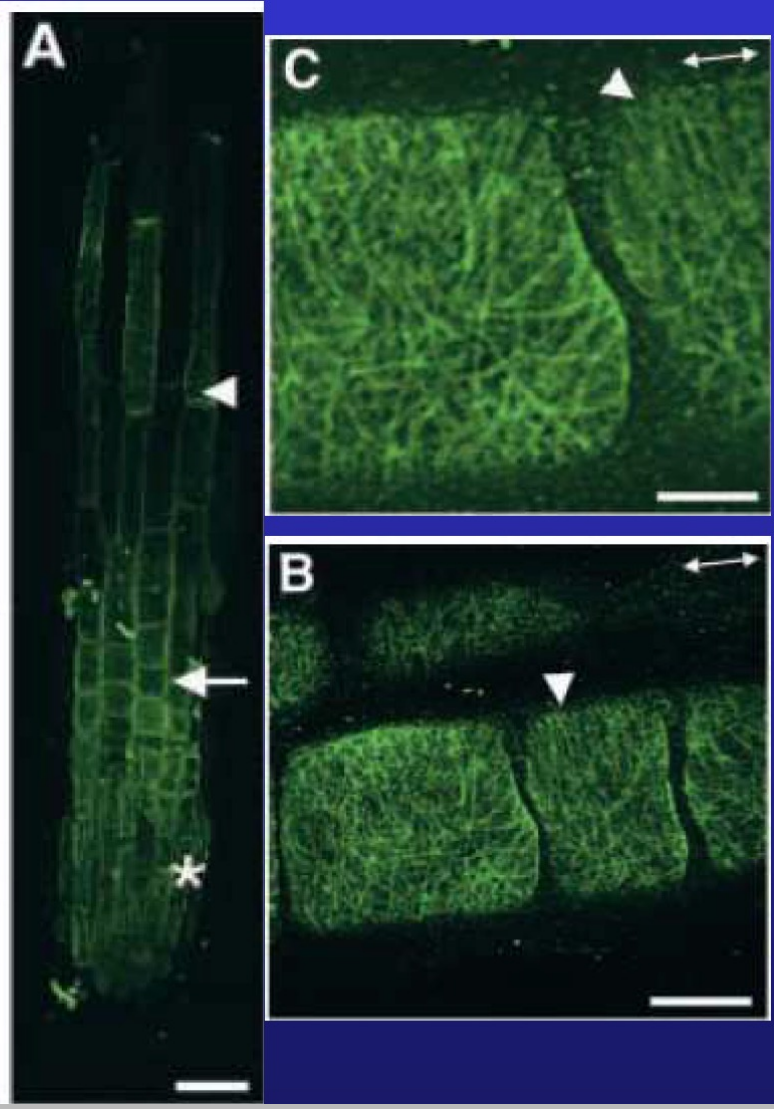
importance de l'orientation ➔ obtention d'un pool de cellules qui vont pouvoir s'allonger

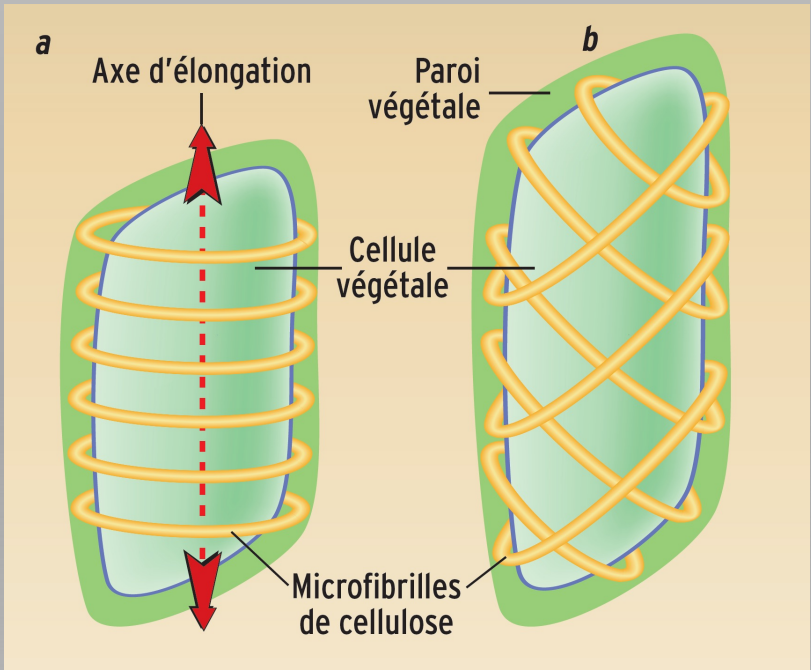


Arabidopsis thaliana,

En présence d'anticorps antitubuline fluorescents

mutant d'Arabidopsis thaliana, le mutant ***fra2*** *dont les cellules racinaires de la zone 2 présentent des modifications de l'élongation*



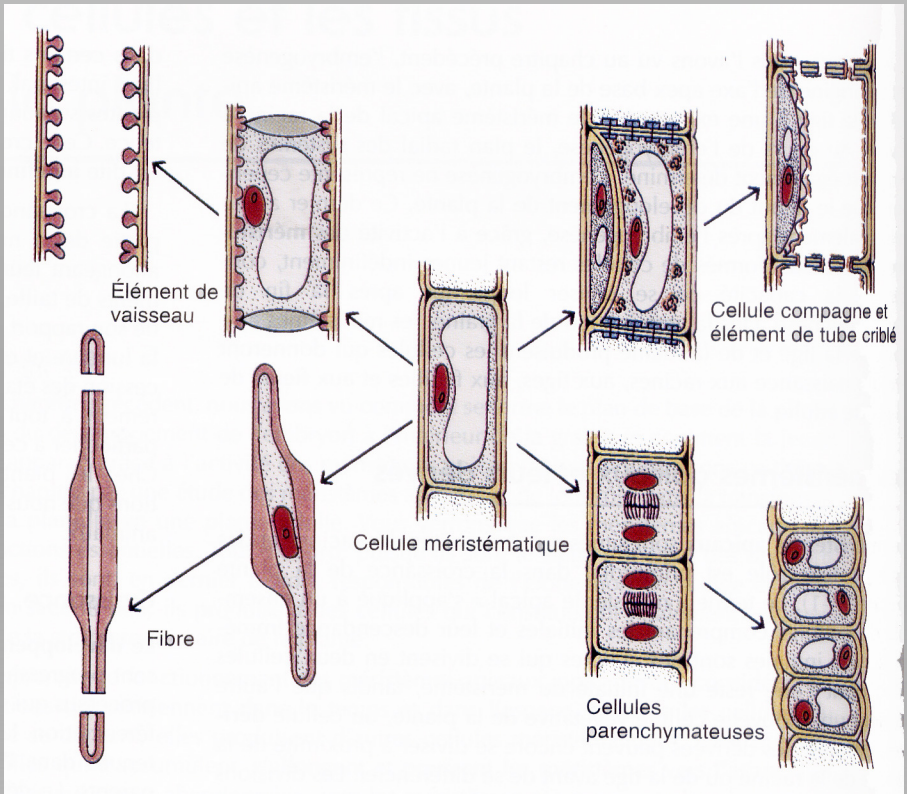


Document : (savoir refaire) : orientation de l'auxèse en lien avec l'orientation des microfibrilles de celluloses

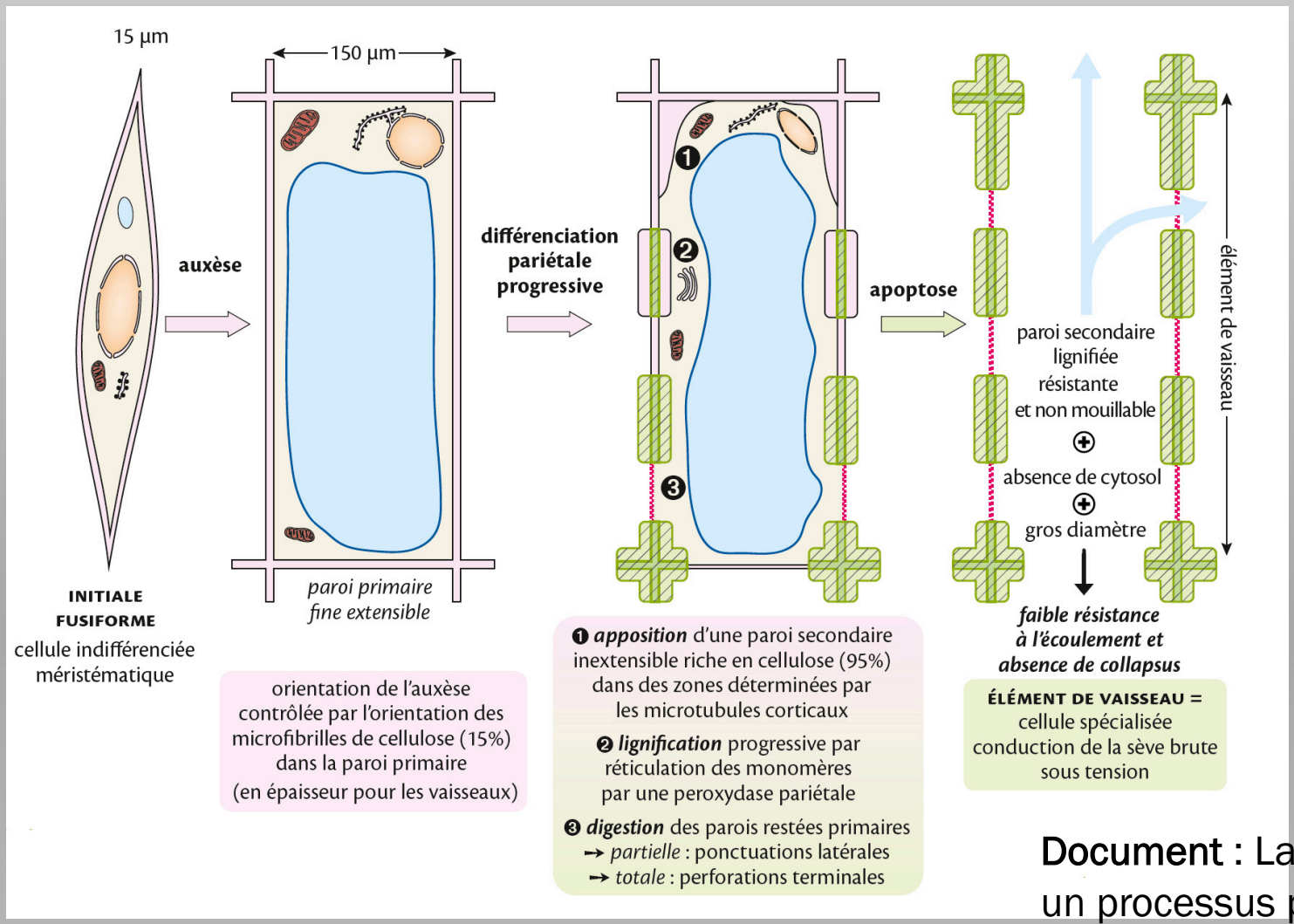
Rq : N'est possible que pour les cellules à paroi primaire qui est extensible (voir cours MEC végétale).

a : l'axe de croissance est perpendiculaire à l'axe des microfibrilles

b : à la fin de l'élongation, les microfibrilles obliques bloquent l'augmentation du volume cellulaire

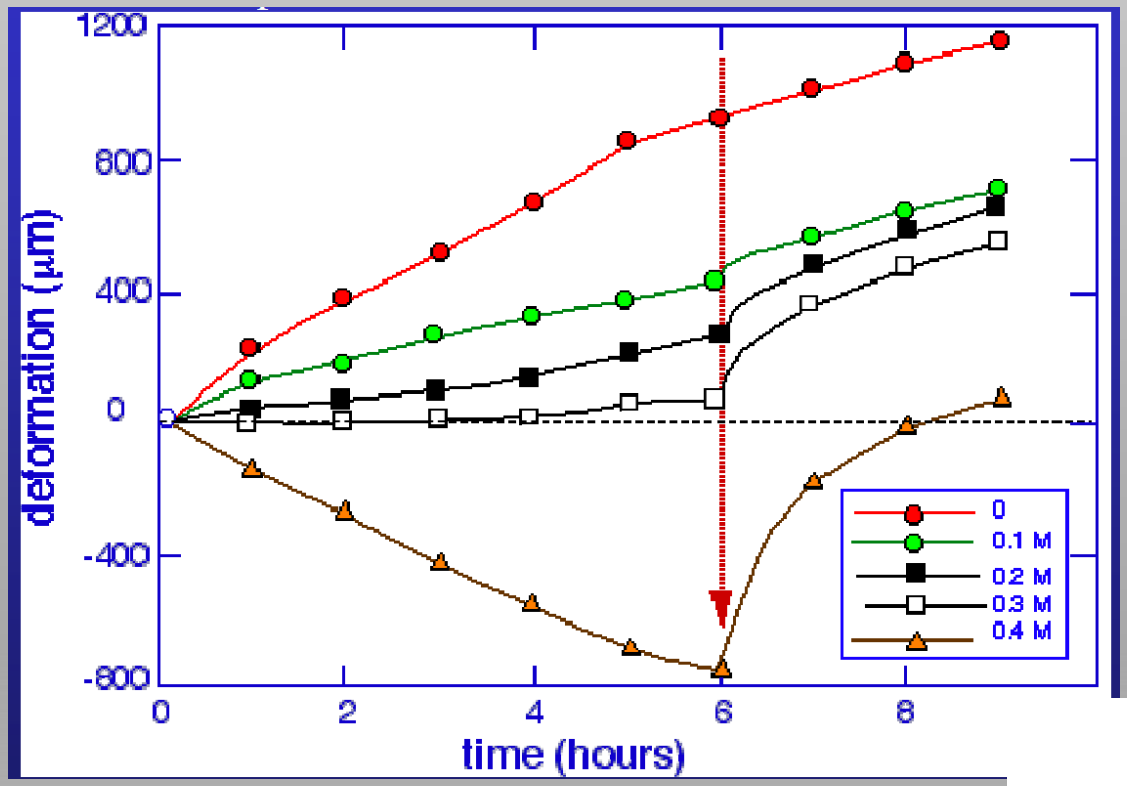


Document : Exemples de devenir possibles d'une cellule méristématique du procambium



Document : La différenciation, un processus par étape ➔ Différenciation d'une cellule méristématique du cambium en élément de vaisseau du xylème

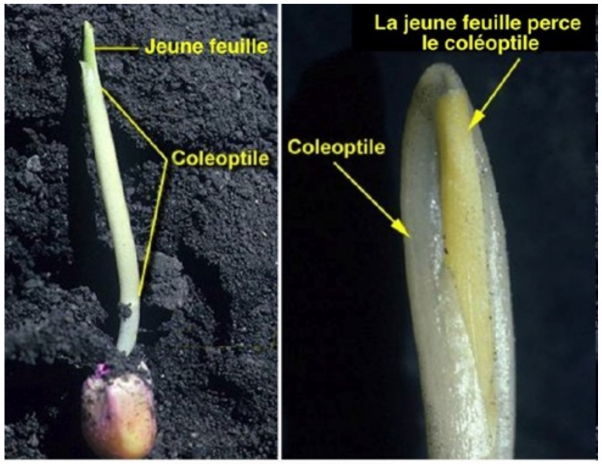
Les voies de différenciation cellulaire génèrent une diversité de tissus en affectant le contenu cytoplasmique et la structure pariétale des cellules. ➔ Cf TP diversité des tissus primaires



Déformations d'un échantillon (coléoptile*) en croissance soumis à des milieux de concentrations variées en mannitol* puis replacés dans de l'eau pure.

*(organe transitoire lors de la germination formant une gaine protectrice pointue autour des pousses émergentes chez les monocotylédones telles que les graminées)
*(molécule non diffusible dans la cellule)

Il faut donc diminuer la rigidité de la paroi et/ou augmenter la pression osmotique pour permettre l'entrée d'eau et donc la croissance cellulaire.

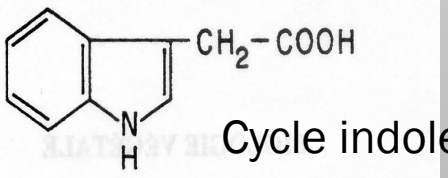


GERMINATION DE BLE

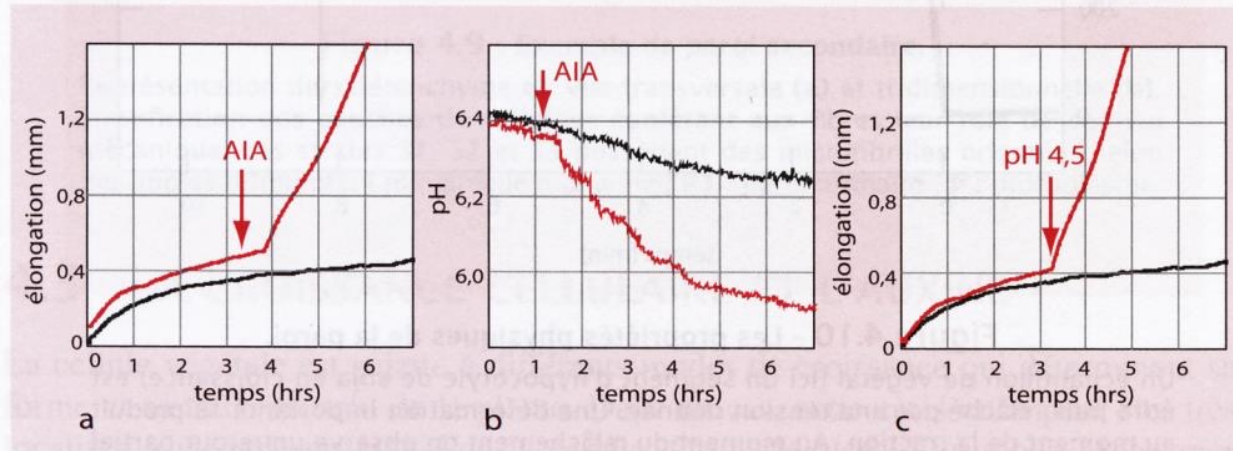
Coléoptile: gaine protectrice autour de la tige emergente des monocotylédones
Elongation cellulaire

Il faut donc diminuer la rigidité de la paroi et/ou augmenter la pression osmotique pour permettre l'entrée d'eau et donc la croissance cellulaire.

Les trois premières conditions sont des conditions ayant un effet à court terme alors que la dernière a un effet à long terme.



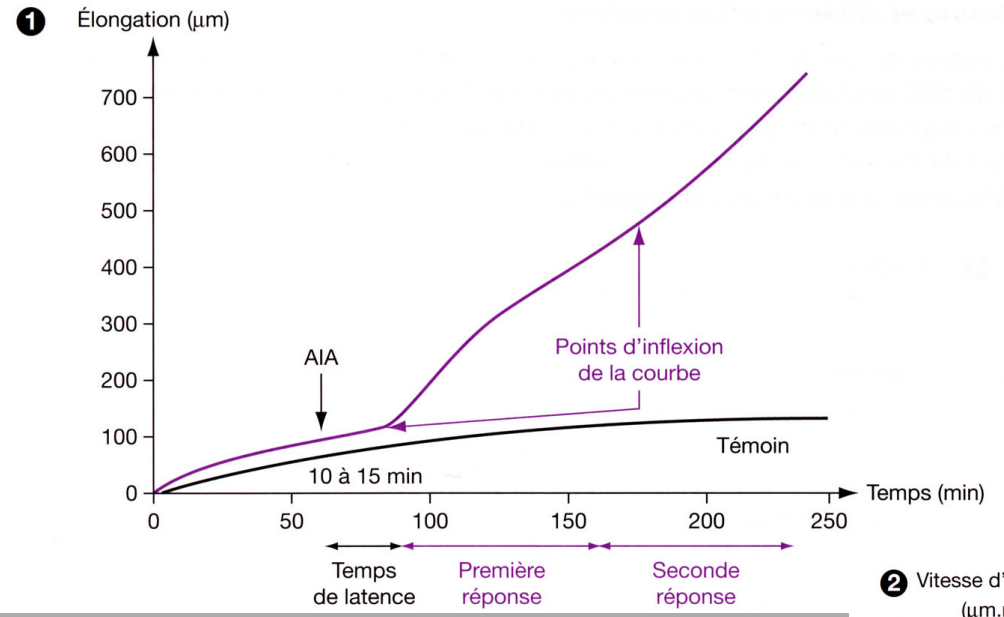
Cycle indole et sa chaine latérale

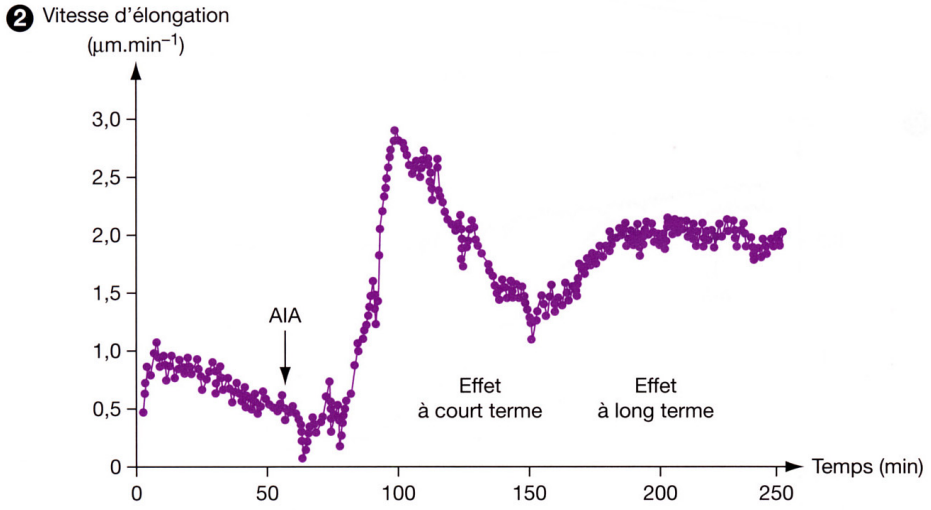


Rôle de l'auxine sur la croissance à court terme.

(a) Action de l'auxine sur la croissance « in vitro » d'un segment d'hypocotyle ; une stimulation très forte de la croissance se réalise après une phase de latence de 15-20 minutes. **(b)** Action de l'auxine sur le pH : l'auxine provoque une baisse de pH dans le milieu environnant après un temps de latence de 5-10 minutes. **(c)** Action d'un bas pH sur la croissance : une baisse de pH (de 6,4 à 4,5) provoque une croissance forte.

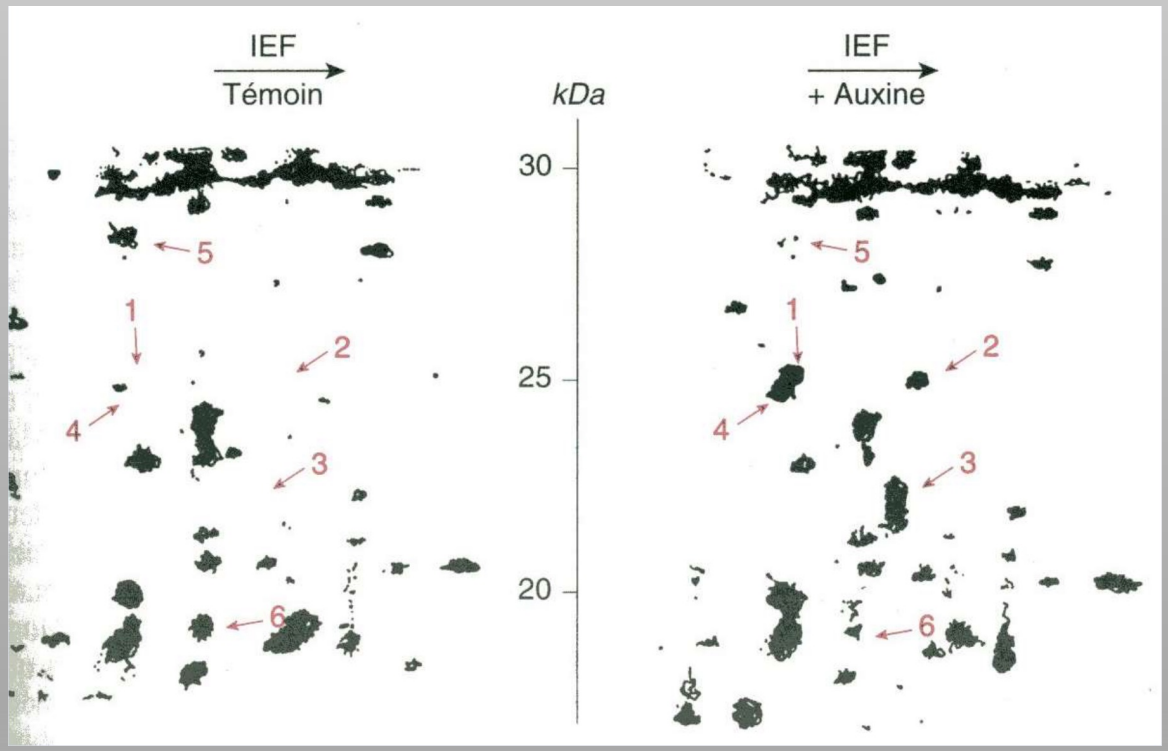
L’auxine est à l’origine de l’acidification de la paroi (Cf infra) L’acidification de la paroi provoque la rupture de liaisons faibles et l’activation d’enzymes.





Mesure de l'action de l'auxine sur le grandissement cellulaire

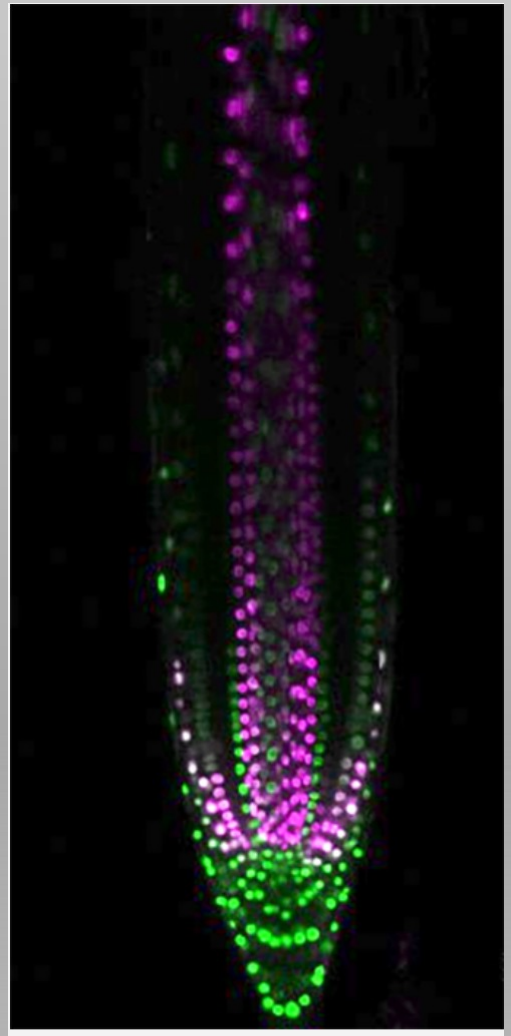
1. *À l'aide d'un appareil mesurant des élongations de l'ordre du micromètre (auxanomètre), on mesure l'allongement d'hypocotyles. 10-15 minutes après l'application d'AIA, on note une augmentation de plus en plus importante de la longueur du fragment. Par ailleurs, la présence de deux points d'inflexion dans la courbe d'élongation suggère l'existence de deux mécanismes intervenant successivement.* ***2.*** *Transformation de la courbe précédente en courbe de vitesse de croissance. La première partie correspond à une croissance à la suite de la modification du pH pariétal, la seconde à des mécanismes plus complexes.*



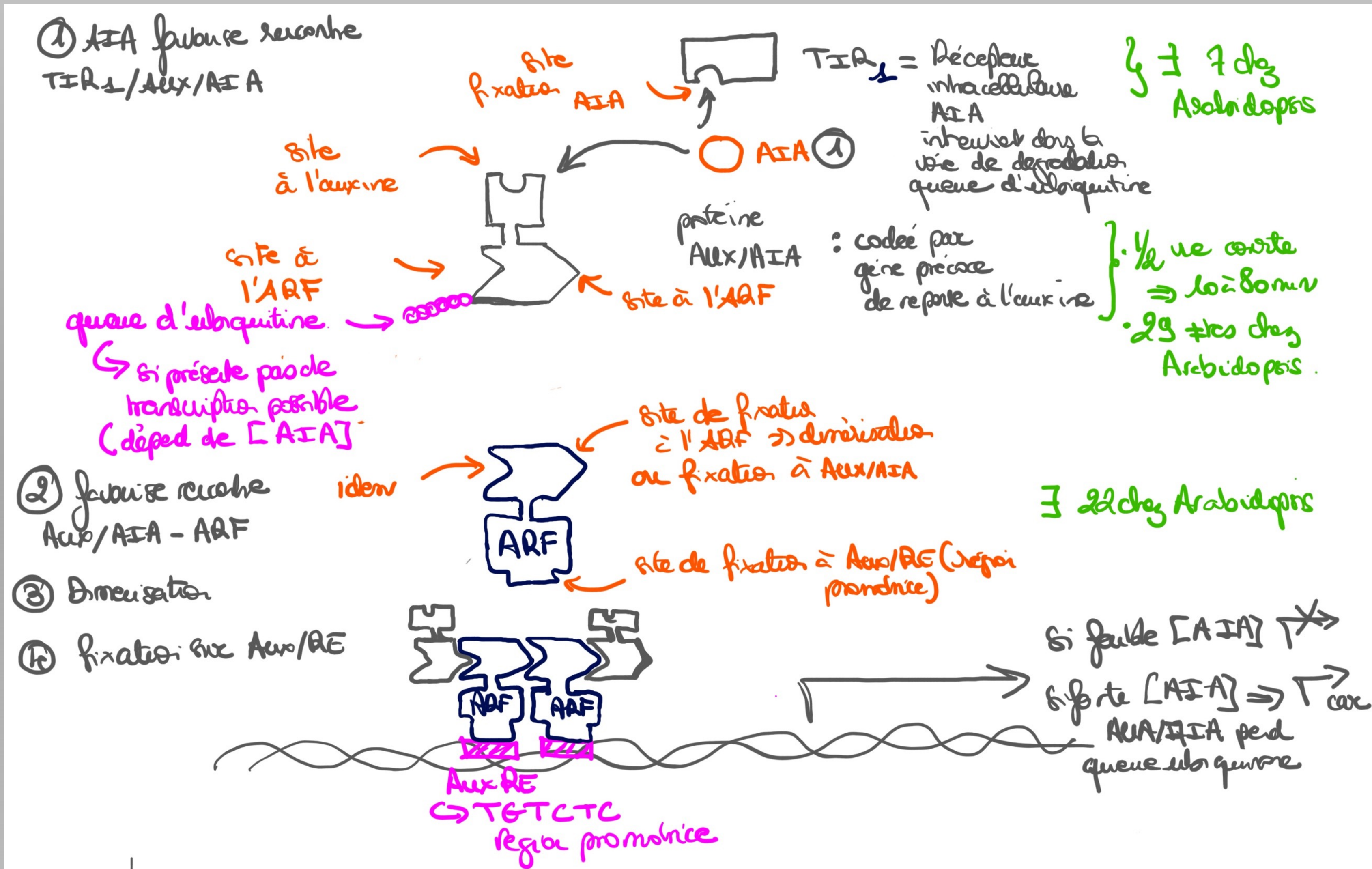
Document :

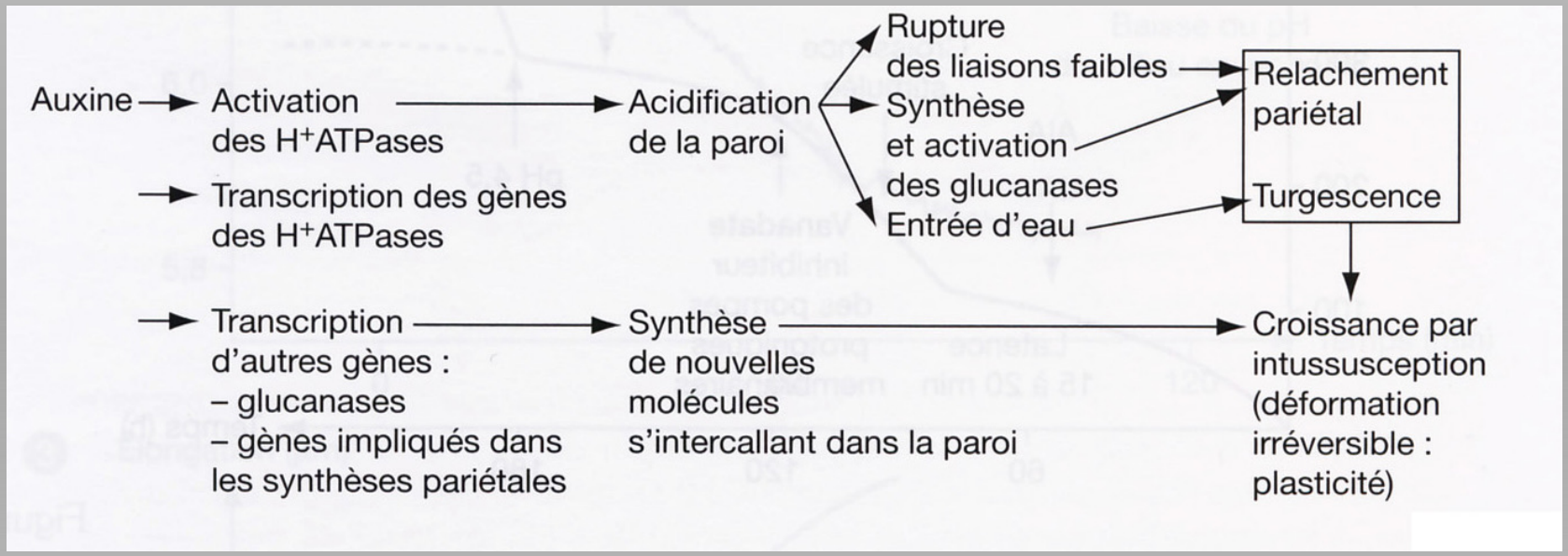
L'auxine agit principalement **en activant l'expression de nombreux gènes grâce aux membres d'une famille multigénique de facteurs de transcription, les Auxin Response Factors (ARF).** Chacun de ces ARF régule l'expression de gènes cibles différents et est exprimé différemment entre tissus et au cours du développement. Les différences d'expression spatio-temporelle des ARF expliquent certainement comment l'auxine peut activer des réponses différentes dans différents tissus et à des moments différents de la vie de la plante.

Les différences spatiales d'expression entre ARF résultent de la distribution spatiale de répresseurs qui confinent les différents ARF à certaines cellules et tissus, créant ainsi des différences spatiales de réponses à l'auxine.

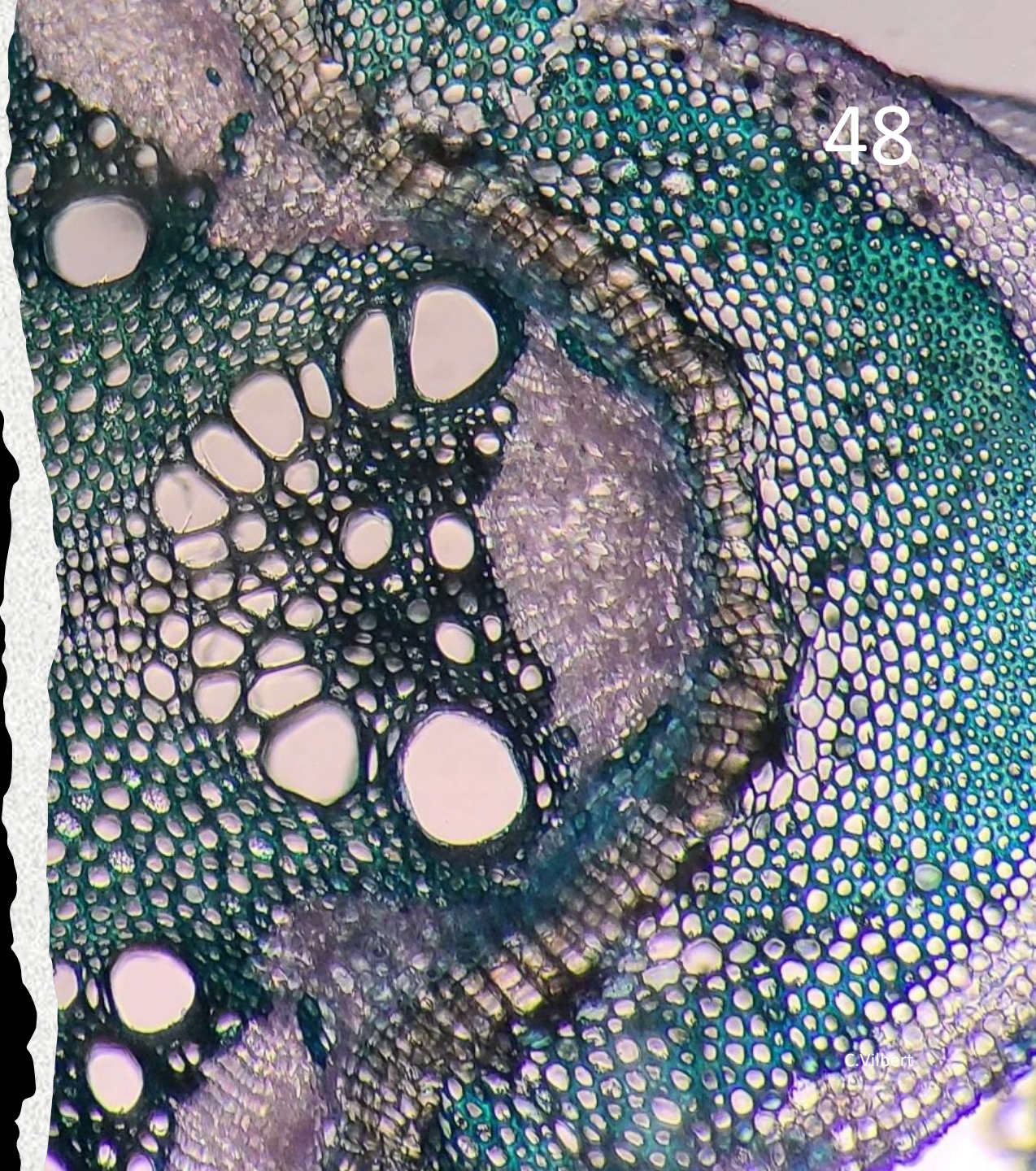


Contrôle de la réponse à l'auxine dans la pointe de la racine. Cette image de microscopie confocale montre l'expression complémentaire entre un répresseur (magenta) et un régulateur de la réponse transcriptionnelle à l'auxine (vert). © Elina Chrysantou

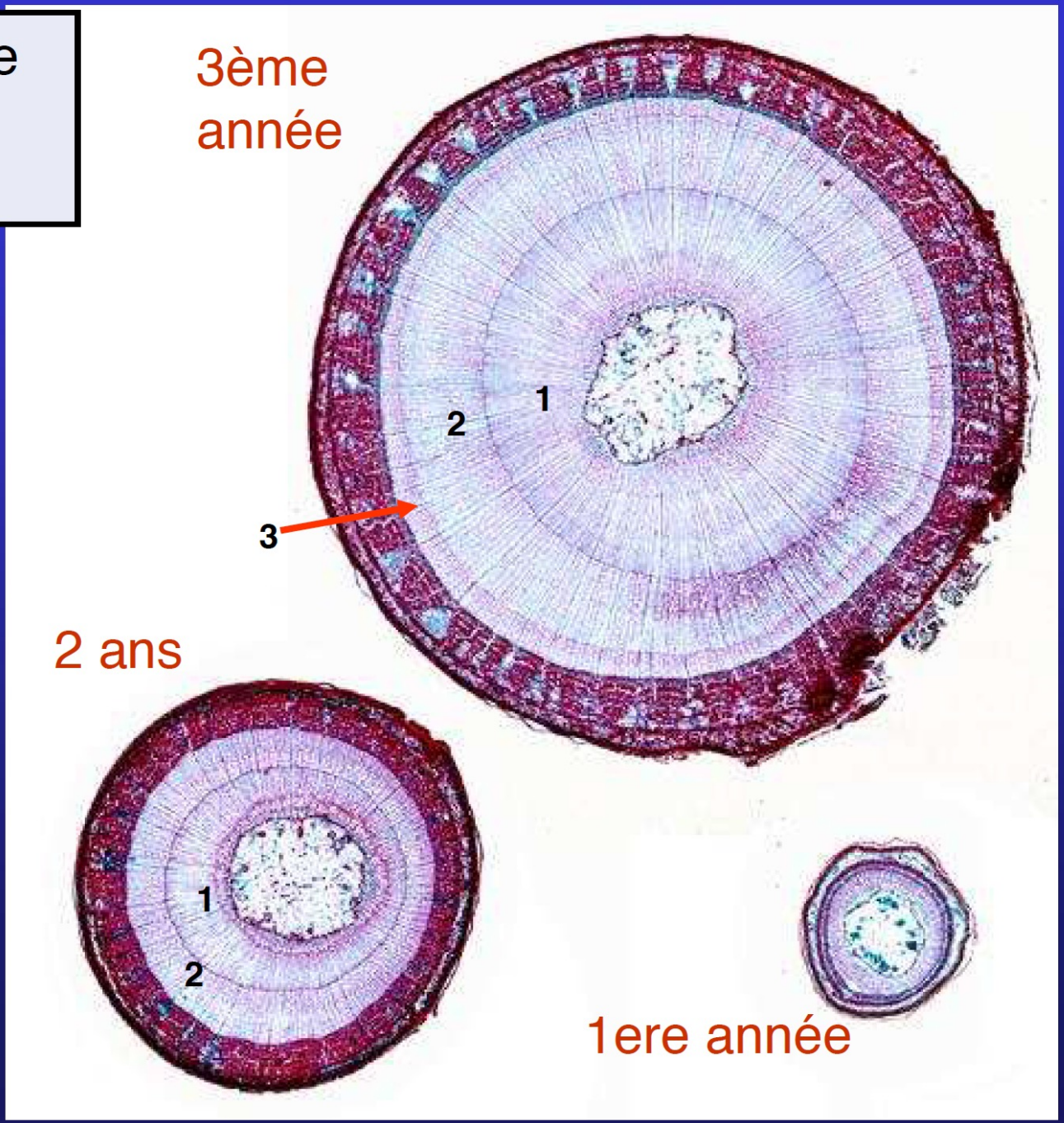

① AIA favorise rencontre TIR1/Aux/AIA
site fixation AIA
TIR1 = Récepteur intracellulaire AIA intervient dans la voie de dégradation queue d'ubiquitine
∃ 7 chez Arabidopsis
○ AIA ①
site à l'auxine
protéine Aux/AIA : codée par gène précoce de réponse à l'auxine
• 1/2 vie courte ⇒ 10 à 80 min
• 29 ≠ chez Arabidopsis
site à l'ARF
site à l'ARF
queue d'ubiquitine
↳ si présente pas de transcription possible (dépend de [AIA]
site de fixation à l'ARF ⇒ dimérisation ou fixation à Aux/AIA
② favorise rencontre Aux/AIA - ARF
idem
∃ 22 chez Arabidopsis
ARF
site de fixation à AuxRE (région promotrice)
③ Dimérisation
④ fixation sur AuxRE
ARF
ARF
si faible [AIA]
si forte [AIA] ⇒ car. AUX/AIA perd queue ubiquitine
AuxRE
↳ TGTCTC
région promotrice

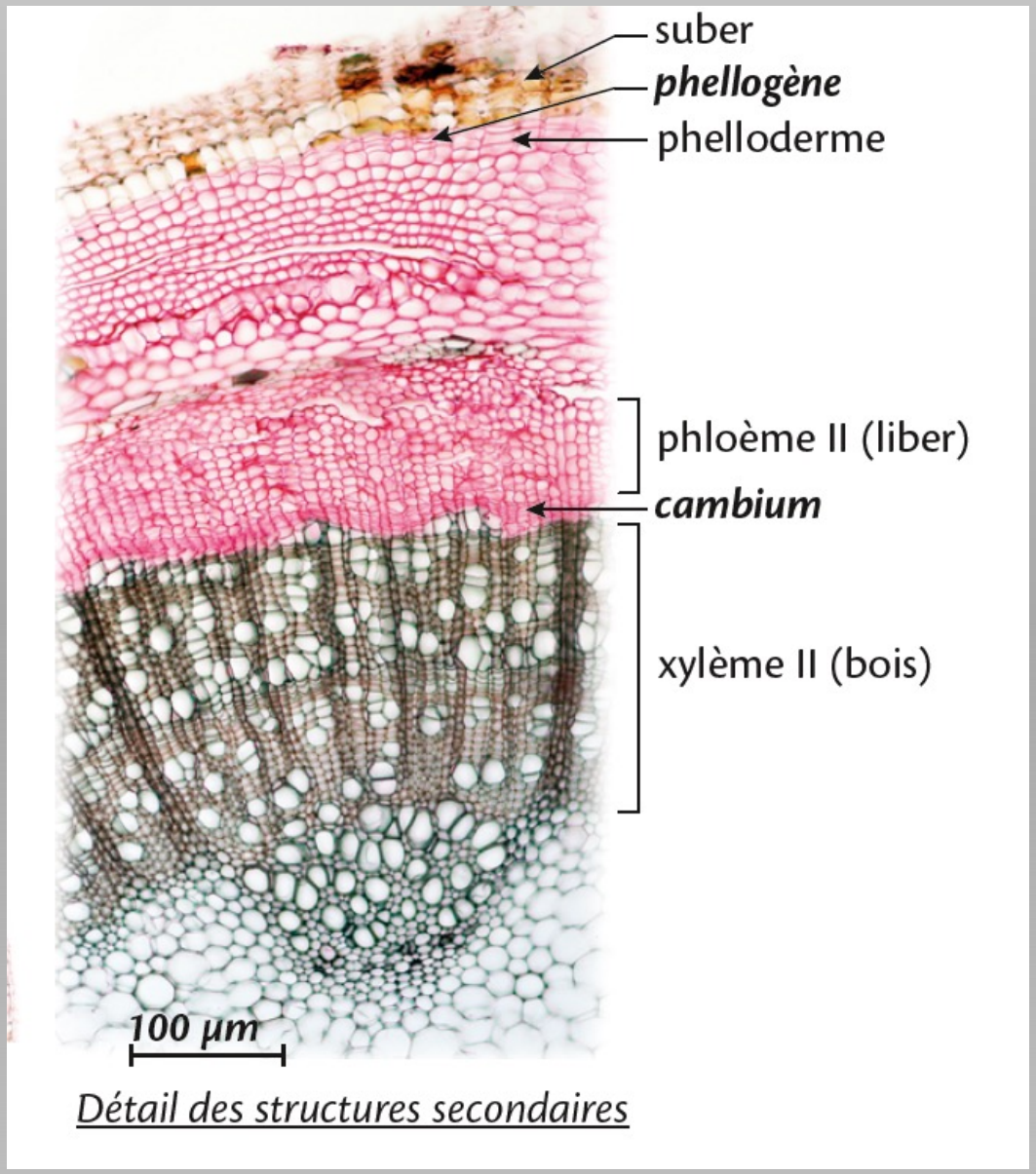

Auxine
Activation des H+ATPases
Transcription des gènes des H+ATPases
Acidification de la paroi
Rupture des liaisons faibles
Synthèse et activation des glucanases
Entrée d'eau
Relachement pariétal
Turgescence
Transcription d'autres gènes :
– glucanases
– gènes impliqués dans les synthèses pariétales
Synthèse de nouvelles molécules s'intercallant dans la paroi
Croissance par intussusception (déformation irréversible : plasticité)

Evolution de l'appareil végétatif mis en place par les méristèmes primaires : la croissance en épaisseur

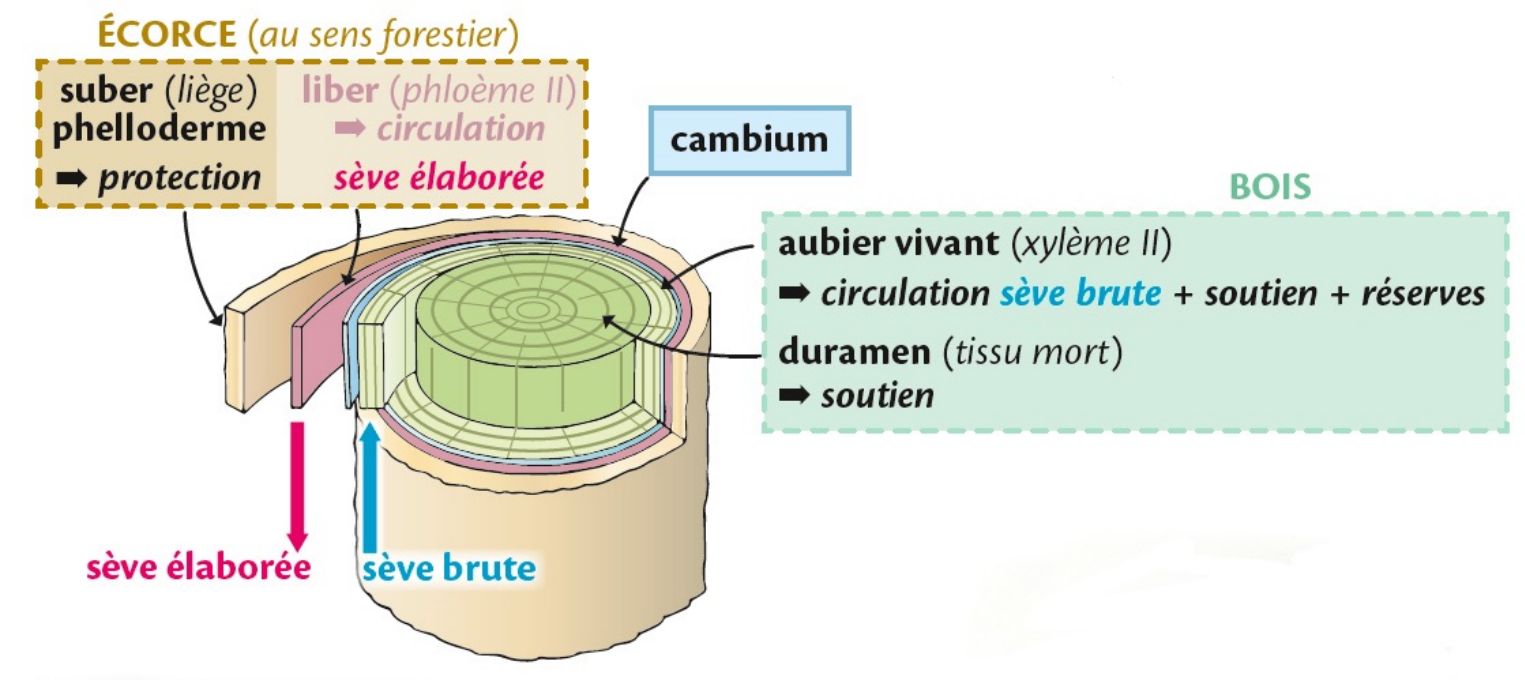


Coupe d'une tige secondaire de dicotylédone





Détail des structures secondaires

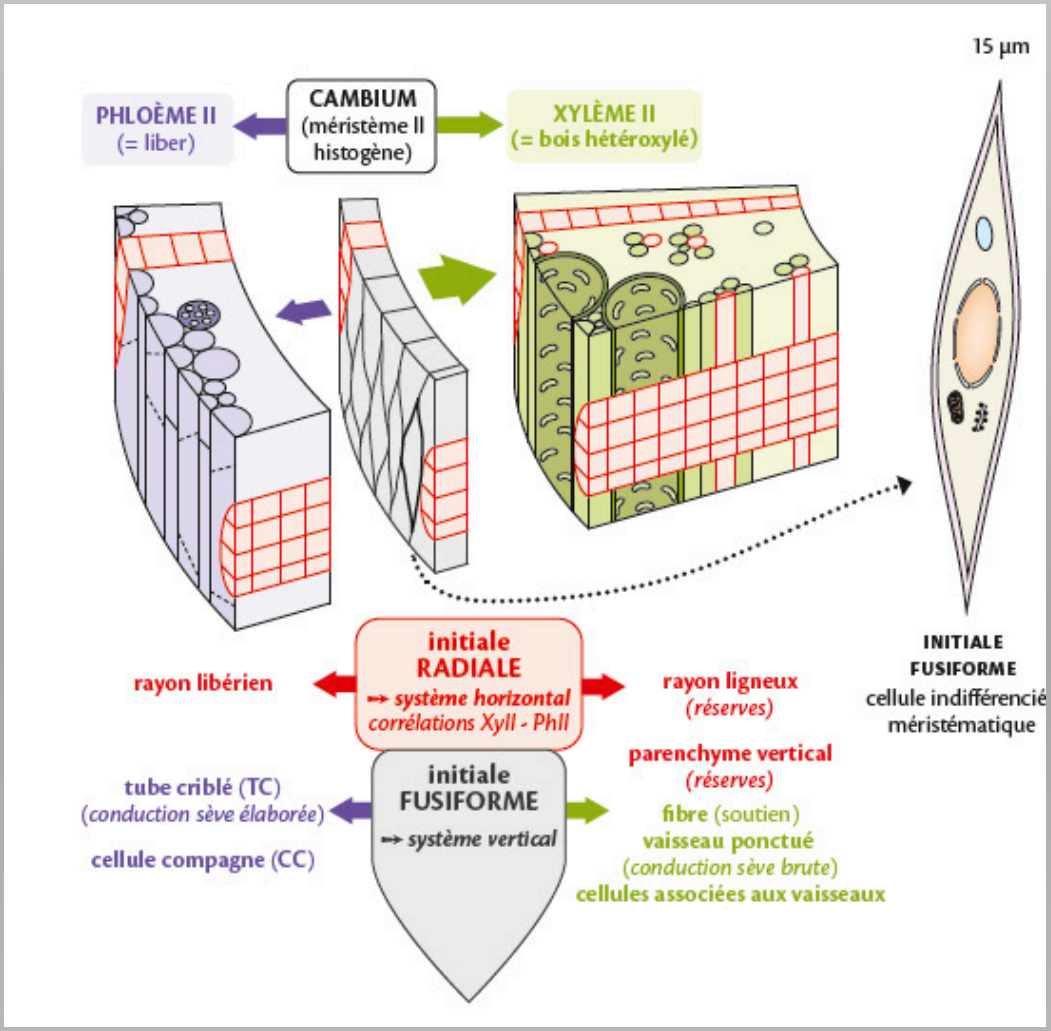


Croissance en épaisseur par production de tissus secondaires au niveau d'un tige

Rq1 : L'organisation des tiges et racines âgées est quasi similaire

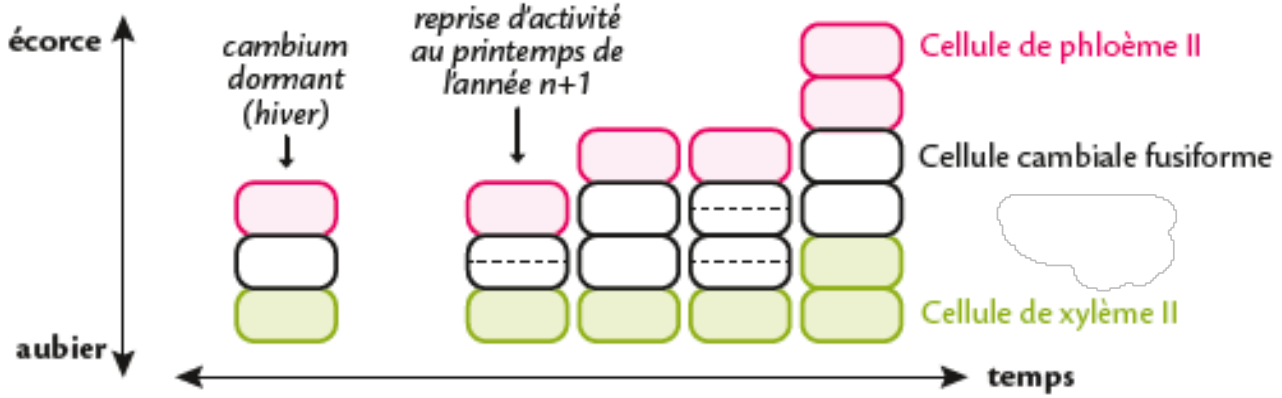
Rq2 :

Le cambium produit également des rayons libéro-ligneux



Document : les différentes cellules du cambium

Contrairement aux cellules des méristèmes primaires, les cellules méristématiques du **cambium** (M_{II}) sont très vacuolisées. Il en existe de deux types : les **initiales fusiformes** et les **initiales des rayons.**



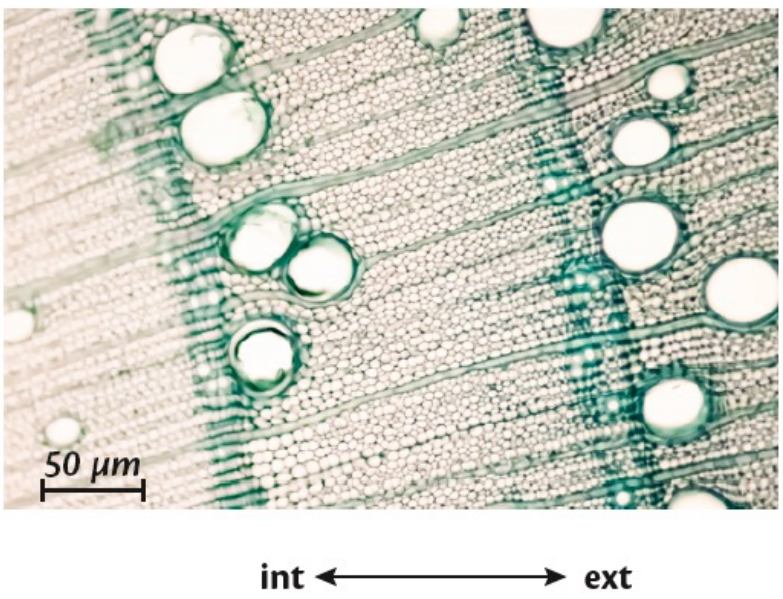
Le xylème et le phloème secondaires proviennent **divisions périclines des initiales du cambium (les fusiformes**).

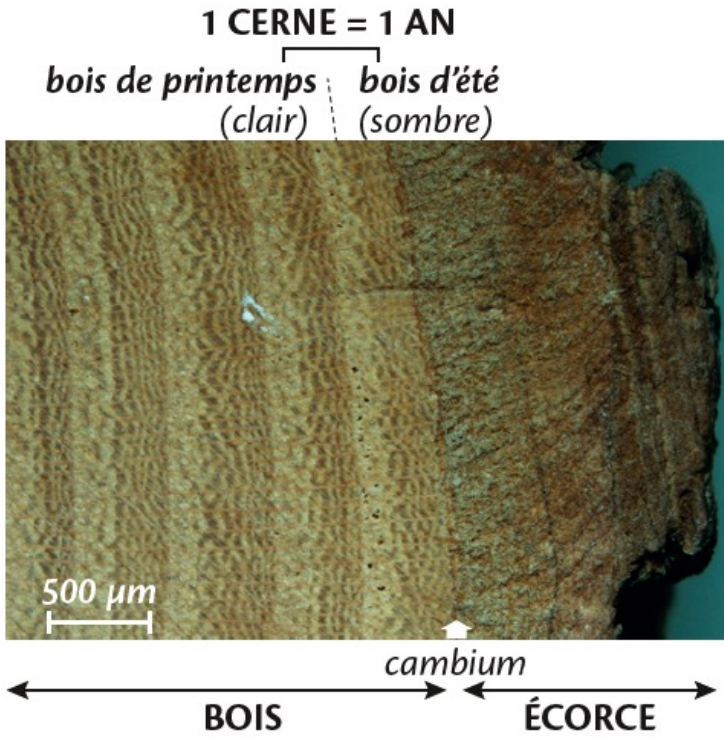
Les initiales des rayons ➔ cellules rayons ligneux

Augmentation cellules XII ➔ augmentation diamètre cylindre xylème ➔ cambium repoussé vers extérieur avec diamètre qui augmente ➔ augmentation des cellules cambiales par **divisions anticlines** des initiales

Le phellogène donne naissance **au liège** qui constitue le **revêtement protecteur, imperméable de nombreux organes**. Il est constitué **d'une seule sorte d'initiales dont le rythme de division est très lent (division peu fréquente).**

Principalement les plans de division sont périclines, c'est-à-dire parallèles à la surface de l'organe, et permettent un épaississement de celui-ci.
Néanmoins, quelques divisions anticlines permettent l'augmentation de circonférence des méristèmes secondaires.


1 CERNE = 1 AN
bois de printemps
bois d'été
50 µm
int
ext


1 CERNE = 1 AN
bois de printemps
(clair)
bois d'été
(sombre)
500 µm
cambium
BOIS
ÉCORCE

La croissance secondaire entraîne un accroissement en largeur (épaisseur) des tiges et des racines. Elle implique deux méristèmes secondaires : le cambium et le phellogène.

La croissance de la tige dépend du fonctionnement et du maintien des méristèmes. Étant perpétuellement renouvelés, les méristèmes ont un fonctionnement infini, c'est en cela que l'on dit que la croissance d'un végétal est infinie

Les **plantes herbacées dicotylédones** peuvent ne manifester qu'une croissance secondaire faible ou nulle tandis que **les plantes ligneuses** peuvent poursuivre leur accroissement en largeur durant de nombreuses années.

Le phellogène produit le tissu protecteur de la structure secondaire de la plante. il fonctionne en permanence.

Le DPE végétatif des Angiospermes présente un fonctionnement totalement différent de celui des organismes animaux.

La croissance en longueur des végétaux provient du fonctionnement de zones cellules bien délimitées et situées à l'extrémité des racines et des tiges : les méristèmes primaires.

Cette croissance et ce développement résultent de 3 mécanismes séparés dans le temps et dans l'espace :

- ⇨ La division cellulaire ;
- ⇨ L'élongation cellulaire.
- ⇨ la différenciation cellulaire.

On peut également noter l'importance de l'activité et du plan de division cellulaire.

Ces mécanismes sont sous contrôle génétique (fonctionnement du MAC) et hormonal (AIA)