



جامعة محمد الشريف مساعديّة - سوق أهراس

Mohamed-Cherif Messaadia University - Souk Ahras

Université Mohamed-Chérif Messaadia Souk Ahras

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département de Biologie

Cours : Ontogénèse des plantes supérieures.

Réalisée par : D^r CHIAHI Nadia

Sommaire

1. Introduction / Rappels :

- La différenciation cellulaire : Etat embryonnaire, méristématique, fonctionnel, spécialisé.
- La dédifférenciation cellulaire: conditions et mécanismes.
- La fécondation chez les Angiospermes.

2. Les étapes du développement du végétal.

2.1. L'embryogenèse : segmentation du zygote, formation de l'embryon, maturation embryonnaire, lecture génétique de l'embryogenèse.

2.2. L'état végétatif :

2.2.1. Mise en place de la tige feuillée : Structure et fonctionnement du méristème caulinaire, ontogenèse des feuilles, la phyllotaxie, ontogenèse des bourgeons axillaires, notion de phytomères végétatifs, notions de polarité et de symétrie.

2.2.2. Structure et fonctionnement du méristème racinaire : organisation du point végétatif racinaire, racines primaires, racines secondaires et autre rang, contrôle génétique de la morphogenèse végétative (modèles *Arabidopsis*, *pétunia*, *maïs...*).

2.3. Le rôle des hormones et des facteurs environnementaux sur la morphogénèse.

2.4. L'état reproducteur : facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur ; réorganisation du méristème caulinaire ; contrôle génétique de l'état floral, fonctions ABCDE.

3. Le concept d'architecture des végétaux.

3.1. Modes de croissance et de ramification, différenciation des axes, position de la sexualité, et notion de module

3.2. Concepts et modèles en architecture des plantes: le diagramme architectural, la réitération.

4. Sénescence –Abscission.

Rappels :

La différenciation cellulaire est une propriété des cellules qui leur permet d'acquérir une structure et des fonctions spécialisées. Elle est inhérente à la formation des différents tissus composant un organisme.

Chez les végétaux, ce processus reste très actif durant toute la vie de la plante, et s'exprime soit dans les cellules embryonnaires, soit dans les cellules des zones de croissance, cellules nommées cellules méristématique. Elle dépend de facteurs génétiques et environnementaux. Cette interactivité entre développement cellulaire et environnement est d'ailleurs une autre caractéristique du monde végétal.

La différenciation admet deux étapes : la détermination et la spécialisation. Dans la première, la cellule va sortir de son état indifférencié et commencer à croître et à se réorganiser. Dans la seconde, elle acquiert ses spécificités morphologiques et fonctionnelles.

1. Introduction

- **La différenciation cellulaire** regroupe l'ensemble des processus débouchant sur l'acquisition par une cellule de structures et de fonctions spécialisées. Au cours de la vie, elle est présente essentiellement chez les embryons et zones de croissance aussi bien animaux que végétaux : elle est fortement associée à la biologie du développement

Chez les végétaux, elle reste très active durant toute la vie de l'organisme et est assez nettement réversible, alors que chez les animaux, la différenciation cellulaire est majoritairement cantonnée au début de la vie, et sa réversibilité est bien moindre. On nomme cette réversibilité **dédifférenciation cellulaire**.

Le développement d'un embryon conduit à la l'apparition de plusieurs lignées de cellules possédant chacune un rôle, une forme et une localisation spatiale différente.

Chez l'embryon, il y a un véritable couplage entre la différenciation cellulaire et la morphogenèse, aboutissant à la formation de tissus et d'organes distincts.

La différenciation cellulaire est un processus hautement organisé dans le temps et l'espace, et est invariable pour une espèce donnée : c'est pour cette raison qu'il y a une grande similitude entre l'organisme parent et ses descendants. Ce processus comporte deux étapes essentielles : la **détermination** et la **spécialisation**.

Le moteur de ce processus comporte deux pôles interagissant l'un avec l'autre. D'une part, les **facteurs génétiques** découlent de l'activité organisée des gènes. D'autre part, les **facteurs épi génétiques** résulte de l'interaction des cellules les unes avec les autres (contact membranaire, actions hormonales, etc.). Ces deux pôles sont très intimement liés : on sait que certains gènes ne sont exprimés que si la cellule se trouve dans une conformation spatiale précise.

Enfin, les facteurs environnementaux tiennent une place prépondérante au cours de la différenciation chez les cellules végétales, au moins à certaines phases du processus. D'une façon générale, la différenciation chez les plantes est ainsi plus modelable par l'environnement que chez les animaux. Dépourvu de moyens de locomotion et de capacité de fuite si les conditions de milieu changent, l'organisme végétal doit réagir sur place : c'est une **construction adaptée** et tout un ensemble de facteurs écologiques peuvent modifier la mise en place de sa structure définitive. Pour souligner cette propriété, on dit que la différenciation végétale résulte d'un **dialogue gènes-milieu particulièrement sensible et intense**. (Plante botanique).

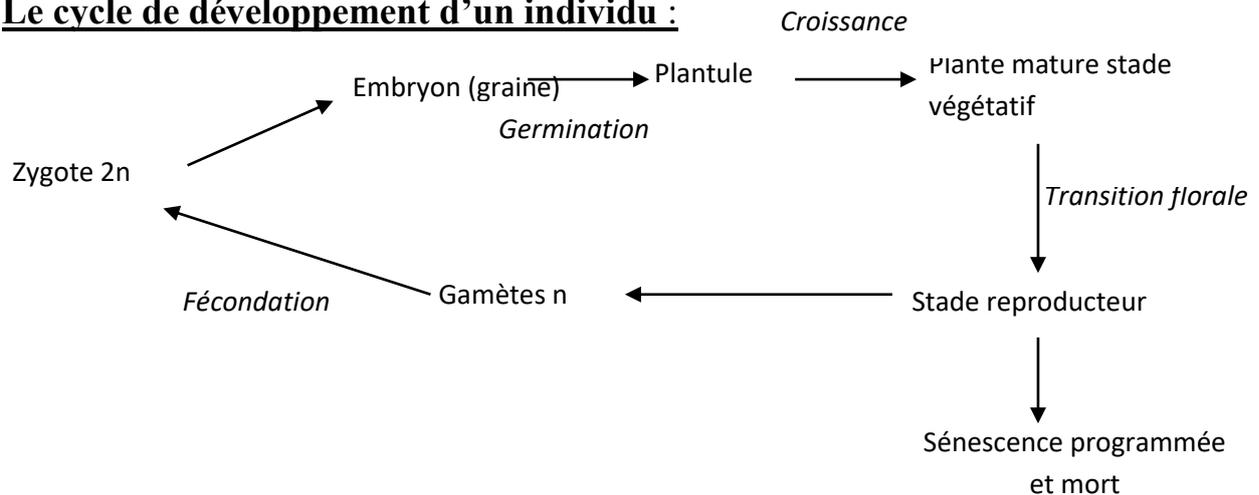
- **La dédifférenciation cellulaire: conditions et mécanismes.**

Deux classes de facteurs :

1. Facteurs régulateurs de la transcription
2. Molécules transmembranaires impliquées dans la signalisation et l'adhésion cellulaires

Une plante est fixée sur le sol. Elle doit donc s'adapter aux changements de son environnement et aux attaques biotiques. C'est pourquoi l'ontogenèse et le développement répondent à des mécanismes d'une grande plasticité, selon les conditions du milieu.

Le cycle de développement d'un individu :



Chacune de ces étapes est dépendante des conditions du milieu.

La plantule est un individu encore hétérotrophe, c'est à dire qu'il n'a pas encore différencié son appareil photosynthétique. Le stade végétatif correspond à un stade où aucun organe reproducteur n'est exprimé. A ce stade, de nombreux organes sont produits : feuilles, tiges, racines, bourgeons. Les organes reproducteurs sont néoformés : ils ne se forment pas dès le stade embryonnaire. Il n'y a pas de lignées germinales. A certains stades (graine, bourgeon), il y a possibilité de vie ralentie ou dormance. C'est un programme de protection contre le stress thermique, hydrique, accumulation de réserves...sous contrôle hormonal.

- **La fécondation chez les Angiospermes.**

Les angiospermes sont les plantes feuillées, pourvues de racines et de tissus vasculaires (bois et liber), se reproduisant par des graines et dont les ovules sont enfermées dans un ovaire clos.

Le cycle biologique des angiospermes est toujours typiquement diplo-haplophasique. La prédominance de la phase sporophytique se traduit morphologiquement par la taille incomparablement plus grande des sporophytes par rapport aux gamétophytes (réduits à 7 cellules pour le gamétophyte femelle ou sac embryonnaire et à deux pour le gamétophyte mâle ou grain de pollen) et physiologiquement par le développement parasite des gamétophytes dans les tissus des sporophytes.

Quelques notions de taxonomie :

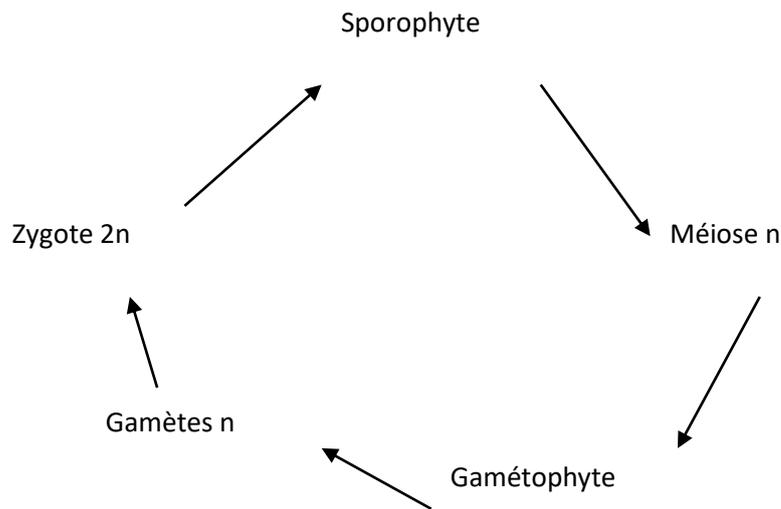
L'ensemble des êtres vivants est divisé en deux groupes, les eucaryotes et les procaryotes. Les procaryotes sont formés par les archéobactéries et les eubactéries, les eucaryotes par les animaux, végétaux et champignons. On désigne par le monde végétal l'ensemble des organismes capables de photosynthèse. Il existe plusieurs groupes qui suivent l'évolution au cours des temps géologiques :

- **Thallophytes : algues** : l'appareil végétatif est simplifié à des couches cellulaires peu organisées (thalle).
- **Cormophytes** : végétaux à tige, cela est lié à la colonisation du milieu terrestre.
 - **Bryophytes** : mousses, sphaignes. Pas d'enracinement profond, pas de vaisseaux.
 - **Brachiophytes** : végétaux à vaisseaux et racines.
 - Ptéridophytes : fougères, sélaginelles...
 - Phanérogames :
 - Gymnospermes : conifères ; graines sur l'extérieur

Angiospermes mono et dicotylédones : Plantes à fleur, graines dans un fruit.

• Cycle de reproduction

Un végétal passe par deux stades distincts, soit deux individus, l'un diploïde l'autre haploïde, le sporophyte et le gamétophyte. On parle de cycle de reproduction di-génétique. Un cycle di-génétique peut être isomorphe ou non, c'est à dire qu'une forme haploïde ou diploïde peut être favorisée. Si les sexes sont séparés, on parle d'individus dioïques. Il existe aussi des cycles mono-génétiques haploïdes où le zygote subit très vite la méiose. La forme sporophyte est en fait le zygote. Mais la diploïdie ne permet pas une grande multitude des allèles donc une grande souplesse d'adaptation. Ainsi les cycles mono-génétiques diploïdes sont favorisés. Les spores constituent le gamétophyte. Ce sont très souvent des cycles hétéromorphes.



2. Les étapes du développement du végétal

2.1. L'embryogenèse : segmentation du zygote, formation de l'embryon, maturation embryonnaire, lecture génétique de l'embryogenèse.

Une *embryogenèse* est ce qui définit les stades précoces, une phase de la genèse embryonnaire, du développement de l'embryon. Il s'agit donc de la totalité des transformations depuis le stade de l'ovule fécondé par le spermatozoïde, puis de la maturation de l'oeuf, jusqu'au développement total de l'embryon.

L'embryogenèse, ou période embryonnaire ou phase embryonnaire, est donc l'ensemble des transformations que subit un embryon du stade cellule œuf jusqu'à l'éclosion, la parturition ou la germination. Elle est le processus génératif complexe qui conduit à la formation d'un organisme multicellulaire, végétal ou animal, à partir du zygote.

L'embryogenèse végétale est l'ensemble des processus physiologiques qui conduisent à la transformation d'une cellule unique, le zygote, en un individu multicellulaire plus complexe contenu dans la graine mature.

- Formation de l'embryon.

Le premier signe de l'initiation de l'embryogenèse est l'acquisition, par la cellule zygotique, d'une organisation polarisée. Le zygote reste respectivement inclus dans le gamétophyte ou l'ovule, et le zygote issu de l'union des gamètes qui suit la fécondation

possède, de ce fait, une polarité constitutive qui s'exprime par l'asymétrie caractéristique de la première mitose de cette cellule-œuf.

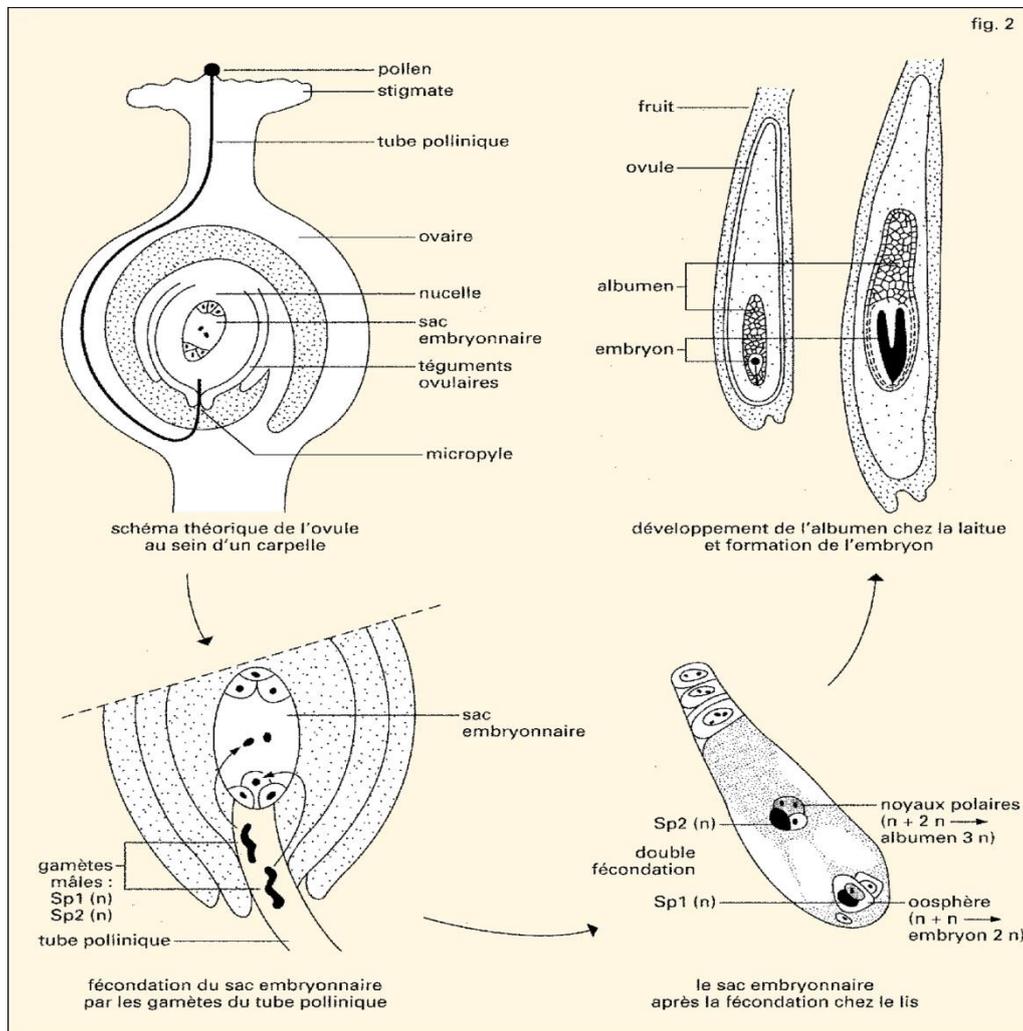


Figure N°01 : Sac embryonnaire des Angiospermes

Le Sac embryonnaire des Angiospermes et schéma de la double fécondation caractéristique de ces plantes. Le tube pollinique entre par le micropyle et amène deux gamètes mâles. L'un (Sp1) féconde l'oosphère et donne naissance à un zygote diploïde qui produira l'embryon (sporophyte). L'autre (SP 2) s'unit aux noyaux polaires et donne un tissu triploïde transitoire, l'albumen.

La similitude avec les premières étapes du développement du *Fucus*, qui reste le modèle le plus étudié en raison de son accessibilité expérimentale, est évidente.

Ultérieurement, l'individualisation de la ou des cellules méristématique sera toujours précédée par la segmentation du zygote.

- **Maturation embryonnaire.**

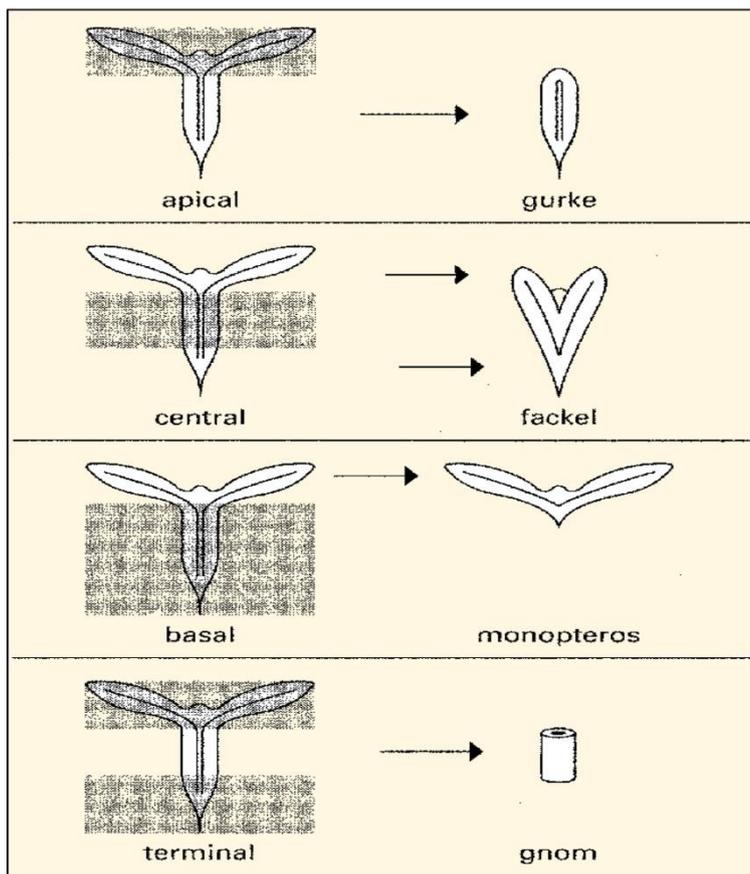
Il est clair que l'appréciation de l'âge d'une plante ligneuse pérenne, d'un point de vue uniquement chronologique, ne peut rendre compte des diverses manifestations possibles du développement au niveau de la plante.

Le vieillissement d'un arbre comporte au moins deux aspects différents : un vieillissement physiologique, qui peut conduire à la sénescence et qui se traduit par un accroissement en taille et une complexité de plus en plus grande de l'appareil végétatif ; un vieillissement ontogénétique, qui affecte les structures méristématique. Un méristème, tout en conservant ses capacités d'organogenèse, c'est-à-dire une production de nouvelles unités fonctionnelles, perd, au cours du temps, certaines des propriétés morphogénétiques qui caractérisent un méristème prélevé au stade juvénile. Ces modifications sont mises en évidence dans le cadre de la multiplication végétative. Le bouturage à partir de bourgeons ontogénétiquement vieux se traduit par une limitation et, fréquemment, par une perte de l'aptitude à l'enracinement, une faible vigueur et le maintien de morphologies particulières. Cela se traduit, sur le plan pratique, soit par l'impossibilité de multiplier végétativement des arbres adultes ou âgés, soit par la production de plantes qui ne présentent pas la même morphologie que celles qui sont issues de graines.

Cette perte d'aptitude à la multiplication végétative est plus ou moins progressive ou plus ou moins régulièrement répartie dans l'arbre. En effet, comme nous l'avons déjà indiqué, le comportement d'une bouture, donc du bourgeon dont elle est issue, dépend de l'histoire antérieure de la plante, de sa situation au sein de la plante, donc de l'interaction de différents niveaux corrélatifs et des contraintes environnementales. On pourrait considérer qu'un arbre est un patchwork d'unités méristématique qui possèdent des aptitudes développementales différentes. Les travaux actuels dans ce domaine portent sur la recherche de marqueurs biochimiques ou moléculaires qui permettent au minimum d'identifier ou de caractériser ces états juvéniles ou sénescents pour un choix judicieux des explants à bouturer ou pour modifier expérimentalement leur comportement.

- Lecture génétique de l'embryogenèse.

Compte tenu de l'impossibilité d'observer directement les premiers stades de développement, l'étude génétique en a longtemps été différée. Mais chez une petite brassicacée utilisée comme modèle, *Arabidopsis thaliana*, des mutants présentant des altérations importantes de l'embryogenèse ont été systématiquement recherchés. Pour des raisons évidentes de facilité technique, la détection des phénotypes est d'abord réalisée sur les germinations par observation de défauts importants dans leur organisation spatiale, pour être ensuite rapportée aux stades précédents de l'embryogenèse. Neuf gènes ont été trouvés ; ils affectent trois aspects différents de l'organisation, suggérant par là même des règles dans la construction de la plante. Les symétries apico-basale et radiales de la plantule se trouvent altérées. Mais des anomalies de forme ont également été répertoriées, suggérant par là même l'existence de deux grands types de déterminations génétiques ; l'une porte sur les traits fondamentaux de l'organisation de la plante, l'autre sur les activités morphogénétiques qui, à partir d'un tel plan, permettent la croissance harmonieuse qui conduit à l'organisme adulte.



Les différents types de mutations affectant l'axe apico-basal: à gauche, parties affectées lors du développement et, à droite, résultat; la surface tramée indique dans chaque cas la zone non développée.

Figure N° 02: Mutations affectant l'axe apico-basal

2.2. L'état végétatif

2.2.1. Mise en place de la tige feuillée

Les plantes à fleurs construisent leur tige par le sommet. C'est en effet à la pointe de la tige, un endroit appelé *apex caulinaire*, que se trouve un site de production (potentiellement illimitée) de cellules.

La construction de la tige est répétitive : un même motif élémentaire va se répéter un certain nombre de fois lors de la croissance. Ce motif est le tronçon composé du *nœud* et de l'*entre-nœud*.

Le nœud est la partie de la tige où est situé un bourgeon et où s'insère une feuille (ou plusieurs selon les espèces). L'entre-nœud est la distance séparant deux nœuds.

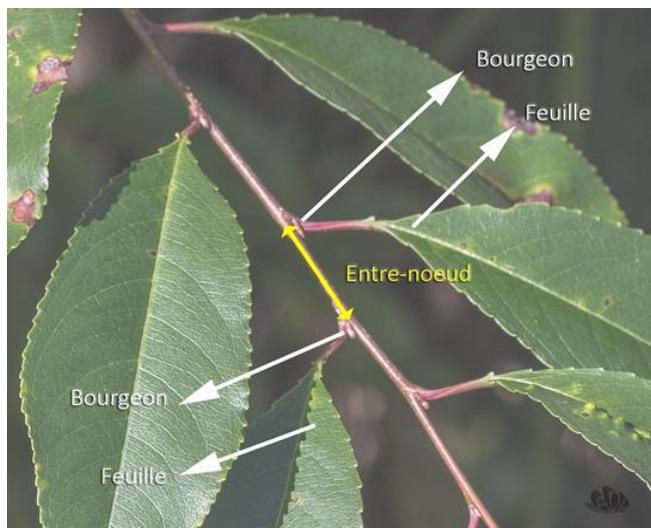


Photo 01: Un phytomère d'un rameau de merisier

Cet ensemble nœud – entre-nœud porte un nom en botanique : il s'agit d'un *phytomère*. On peut donc considérer une tige comme un empilement de phytomères. Au début du développement, les entre-nœuds restent très courts. La plante met d'abord en place les ébauches des feuilles. Ce phénomène est très visible chez la Croisette commune (*Cruciata laevipes*) par exemple.



Photo 02: Une Croisette commune à la fin de sa croissance

Le temps qui sépare l'initiation de 2 feuilles successives s'appelle un *plastochrone* et dépend de l'espèce considérée. Ce n'est qu'après l'apparition et la formation des feuilles que les entre-nœuds s'allongeront, entraînant l'espacement des feuilles. On parle de croissance intercalaire. Comparez la photo ci-dessus avec celle ci-dessous. Il existe toutefois des exceptions à ce principe. Chez les végétaux dont les feuilles forment des rosettes basales, les entre-nœuds ne s'allongent pas et restent très courts. Cela donne l'impression que les feuilles partent toutes du même niveau sur la tige.

- **Structure et fonctionnement du méristème caulinaire.**

Le méristème caulinaire, au contraire, édifie sur ses flancs des organes d'origine superficielle (ou exogène), à symétrie bilatérale, les feuilles. En s'associant par leur base, elles construisent la tige, axe entièrement dépendant des feuilles.

La période au cours de laquelle le méristème caulinaire construit des feuilles est dite *végétative* et le méristème caulinaire est alors nommé *point végétatif*. Après l'émission d'un nombre de feuilles caractéristique de l'espèce, si les conditions du milieu (photopériode ou thermo période) sont favorables, la plante peut édifier une fleur ou une inflorescence. À la phase végétative succède la phase reproductrice, et le point végétatif devient un *méristème reproducteur*, floral ou inflorescentiel, dans le cas où la floraison est terminale.

Dans le cas d'une plante à inflorescence terminale, lors du passage à l'état reproducteur, l'ancienne zone apicale axiale du méristème végétatif, peu active durant l'édification des feuilles, se met à proliférer et se différencie, créant un abondant matériel cellulaire. De ce fait, l'ancienne zone apicale axiale du point végétatif est un *méristème d'attente* selon Buvat puisqu'elle est susceptible de reprendre une intense activité lors du passage à l'état reproducteur.

Le point végétatif modifie donc sa forme, il accroît ses dimensions, prend un aspect cytologique et cytochimique homogène et perd son fonctionnement plastochronique. La répartition uniforme des ARN et des mitoses estompe la zonation végétative. Peu après, une importante vacuolisation centrale progresse. Dans le cas des inflorescences en capitule, les bractées de l'involucre qui succèdent aux feuilles naissent par des différenciations locales latérales, sans soubassements. Le méristème parcourt la phase pré-florale.

- **La phyllotaxie**

Les feuilles ne se forment pas d'une façon désordonnée dans le méristème terminal de la tige : elles apparaissent suivant une séquence définissant diverse types de disposition d'ensemble dont l'analyse relève d'un secteur de la botanique **qu'on a appelé la phyllotaxie.**

Divers critères ont été utilisés pour caractériser les phyllotaxies : valeur de la divergence ou écart angulaire séparant deux feuilles successives (Schimper et Braun) ; parasitiques de contact ou spirales le long desquelles les jeunes feuilles entrent en contact dans le bourgeon (Church) ; paramètres mathématiques qui expriment, par exemple, la relation entre la taille des primordiums foliaires et celle du méristème (Van Iterson, Richards) ; hélices foliaires (Plantefol).

La diversité des phyllotaxies est en effet très grande ; on distingue classiquement des catégories bien tranchées, mais il ne faut pas oublier que tous les intermédiaires existent entre elles. De plus, des irrégularités se produisent souvent, ainsi que des anomalies (dissociation, fasciation).

- **Ontogenèse des bourgeons axillaires.**

Les bourgeons sont des organes situés au sommet de la tige (bourgeon apical ou terminal) ou à l'aisselle des feuilles (bourgeons axillaires). Les bourgeons axillaires proviennent directement ou indirectement de l'activité d'un bourgeon apical. Enfin, des bourgeons adventifs apparaissent sur des tiges, sur des rhizomes ou même des feuilles, d'une façon naturelle ou à la suite de blessures ; ils n'ont pas de rapports avec le bourgeon apical.

Beaucoup de plantes possèdent deux types de bourgeons. Les uns, plutôt étroits et pointus, renferment des ébauches de feuilles ; en s'ouvrant (débourrage), ils engendrent un rameau : ce sont les bourgeons à bois. D'autres, plus courts et plus larges, renferment des ébauches de fleurs : ce sont les bourgeons floraux.

Les bourgeons axillaires ne croissent généralement pas dès leur formation. Chez une plante herbacée, ils ne s'allongent qu'après décapitation ou floraison du bourgeon terminal ; chez d'autres espèces, leur croissance se fait tardivement lorsqu'ils sont

suffisamment éloignés de ce bourgeon terminal. Dans quelques cas, on observe une ramification importante et généralisée. Ainsi, le bourgeon terminal apparaît responsable de l'inhibition de croissance des bourgeons axillaires. Ce processus est appelé *dominance apicale* ou encore *inhibition par corrélation de croissance*.

- **Notion de phytomères végétatifs.**

Apparaissant comme simple tronçon de la tige, un phytomère caulinaire est généralement un élément cylindrique constitué de deux parties superposées :

La partie supérieure est le **nœud**. Restant toujours très court, il sert de support à deux sortes de productions latérales : une ou plusieurs feuilles et un bourgeon renfermant un méristème latéral. Rarement, ce sont plusieurs bourgeons qui se forment sur le nœud.

On leur donne le nom de bourgeons collatéraux.

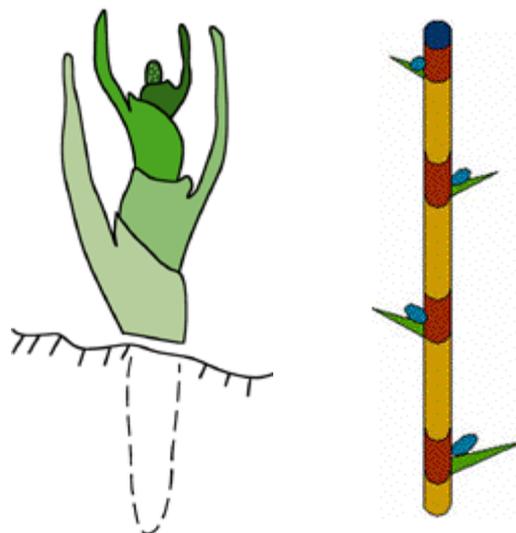


fig. 03 : Axe phytomérisé.

Sur le nœud, feuilles et bourgeons sont toujours dans le même rapport de position : le bourgeon est porté par l'axe à l'aisselle de la feuille. Cette relation a conduit au concept de **bractée**. Une feuille quelconque prend valeur de bractée si à son aisselle se place un organe particulier. A l'aisselle d'une *bractée florale* se forme une fleur, à l'aisselle d'une *bractée d'inflorescence* on trouve un groupe de fleurs, etc.

La partie inférieure du phytomère ne développe jamais de production quelconque, feuille, bourgeon ou autre. Par contre elle s'allonge en général plus ou moins fortement. C'est un **entre-nœud**.

Une tige de bambou offre une image très parlante de la structure en nœuds et entre-nœuds qui se construisent par empilement de phytomères. Deux paramètres pourront aider à distinguer deux plantes l'une de l'autre :

- **Le nombre total de phytomères.** Il sera bien sur bien plus élevé dans la construction d'un chêne que dans celle d'une tulipe ou d'un plantain.
- **L'organisation hiérarchique des phytomères.** Chez certaines espèces ils seront tous empilés pour former un seul axe principal. Chez d'autres, aux phytomères de l'axe principal s'ajouteront des phytomères secondaires sur les rameaux secondaires; des phytomères tertiaires sur les rameaux de troisième ordre, etc.

La **ramification d'une plante** se fait de façon très précise. Elle 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. Il y a **dominance apicale**.

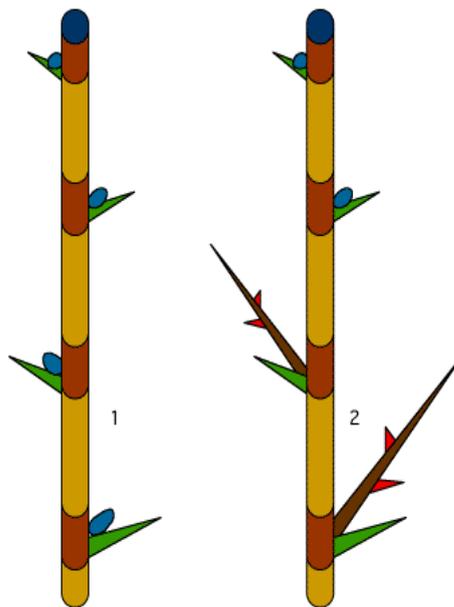


Fig. 04 : Organisation fondamentale d'une plante simple (1) et d'une plante ramifiée (2)

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**. Deux types de ramification se rencontrent chez les plantes à fleurs : **monopode** et **sympode**.

- **Structure et fonctionnement du méristème racinaire .**

Chez les végétaux supérieurs, le méristème racinaire construit un axe indépendant, la racine, qui émet, loin du méristème, les radicelles (racines latérales), organes d'origine interne (on dit encore endogène) assurant une ramification de l'axe racinaire. Racines primaires, racines secondaires.

Ces méristèmes sont localisés à l'extrémité des tiges (**méristème caulinaire**) et des racines (**méristème racinaire**) et ils assurent la croissance en longueur.

L'embryon des Angiospermes comporte déjà les ébauches des futurs méristèmes **caulinaires** et **racinaires**. Le fonctionnement des méristèmes primaires aboutit à l'obtention des différents tissus.

Ils sont dénommés **tissus primaires** pour les différencier des **tissus secondaires** qui apparaissent chez certaines plantes ultérieurement. Les cellules du méristème primaire sont **petites** et **isodiamétriques**. Elles sont parfaitement **jointives** (pas de méats). Elles possèdent **un noyau central** occupant **une partie importante** du volume cellulaire.

L'appareil **vacuolaire** est **réduit** et il est constitué par de très **petites vacuoles** qui sont soit sphériques soit disposés en un très fin réseau. Les mitochondries sont nombreuses et il n'existe pas de plastes différenciés.

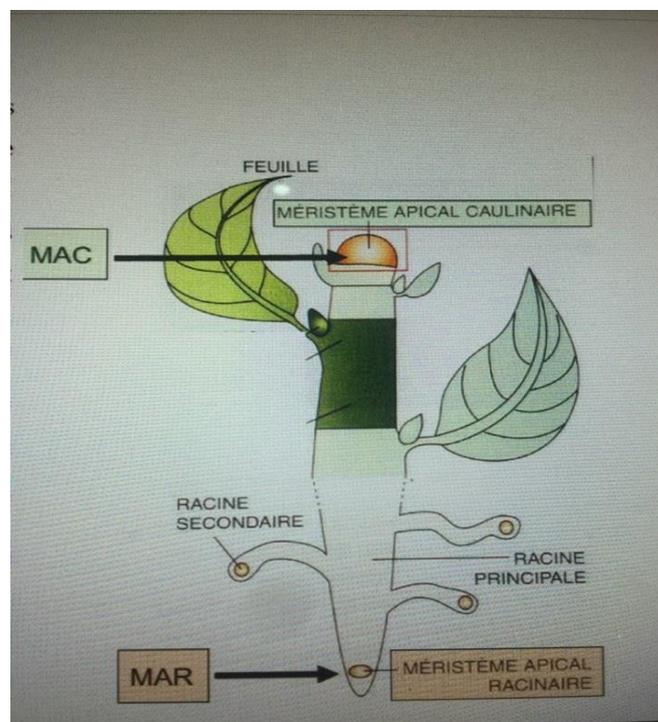


Figure 05 : Emplacement des méristèmes.

- Méristème racinaire

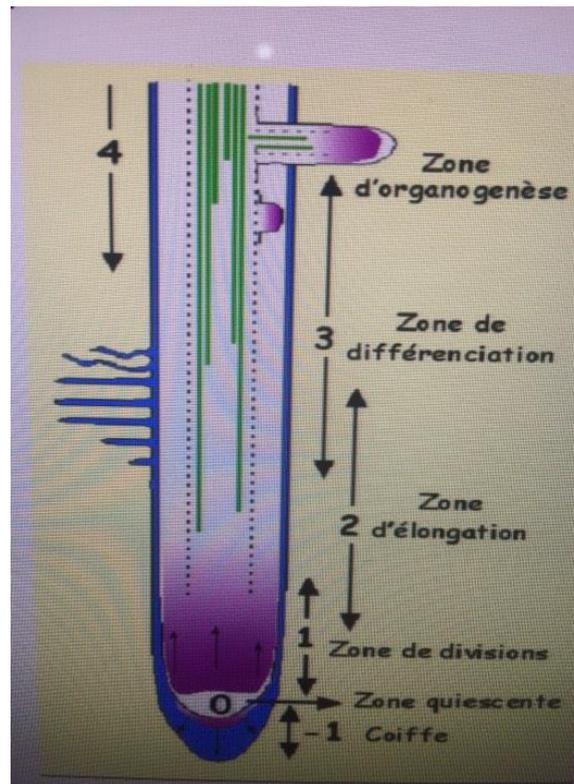


Figure 06 : Différentes zone à l'extrémité d'une racine

L'allongement des racines se fait par son extrémité au niveau du méristème racinaire, ce dernier il est uniquement **histogène**. Il ne produit pas d'organes latéraux donc il n'est pas **organogène**. A l'extrémité des racines, on distingue :

Une coiffe, qui protège le méristème contre la rugosité du sol. Entre celle-ci et les poils absorbants, on observe une zone **quiescente** (sans division cellulaire).

Une zone de multiplication ou de division, juste au-dessus de la coiffe, comprend le méristème apical et les méristèmes qui en dérivent. C'est à cet endroit que se fait l'absorption des sels minéraux.

Une zone d'élongation, au dessus de la zone de division cellulaire, les cellules du méristème deviennent plus longues et permettent à la racine de s'enfoncer dans le sol.

Une zone de différenciation, avant d'avoir terminé leur croissance, les cellules commencent à se spécialiser.

2.3. Le rôle des hormones et des facteurs environnementaux sur la morphogénèse.

Le développement harmonieux d'un végétal nécessite un contrôle de la mise en place des différentes structures qui déterminent sa morphologie. La morphogénèse doit donc être contrôlée par des facteurs internes de la plante (hormones...) mais aussi par des facteurs externes environnementaux.

❖ L'état reproducteur :

- Facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur ; réorganisation du méristème caulinaire

Les plantes sont caractérisées par des processus originaux de développement, très différents de ceux de l'ontogénèse animale. Leur cycle de reproduction comporte une alternance entre la génération dite sporophytique, qui représente l'individu développé dans la majorité des cas, et la génération dite gamétophytique, toujours présente – sauf exception –, spatialement séparée naturellement, chez les cryptogames vasculaires, fougères par exemple, ou pouvant l'être expérimentalement. Comme son nom l'indique, la génération gamétophytique est celle qui produira les cellules sexuelles, autrement dit les gamètes.

À la différence de la majorité des animaux, il n'existe pas de ségrégation d'une lignée germinale au cours de l'embryogenèse ; la mise en place des cellules sexuelles est liée chez les végétaux les plus évolués (Spermatophytes) au phénomène de floraison, déclenché par des signaux de l'environnement. Dans le cas de la génération sporophytique, les facteurs extérieurs jouent un rôle essentiel dans la régulation du développement de la plante, qui est par définition un organisme fixé et donc soumis aux contraintes de l'environnement.

Les processus de morphogénèse et d'organogénèse ne sont pas limités, comme chez l'animal, au développement embryonnaire. Ils sont dévolus aux tissus méristématique qui conservent, tout au long de la vie de la plante, la capacité de se diviser, de se différencier et d'établir une organogénèse permanente : ce sont les homologues des cellules souches des animaux. La manifestation la plus évidente en est la multiplication végétative par bouturage, c'est-à-dire la possibilité pour un méristème excisé de reconstituer une copie de la plante d'origine. Sur le plan cellulaire, la

présence d'une paroi semi-rigide autour de la cellule végétale interdit les mouvements et les migrations cellulaires au cours des processus de développement des plantes.

- **Contrôle génétique de l'état floral.**

Les plantes ne possédant pas de lignée germinale, leur reproduction sexuée ne s'inscrit pas dans le développement embryonnaire. La première manifestation décelable est l'apparition de la fleur, qui est la conséquence d'une modification du programme du méristème des bourgeons, terminaux ou axillaires. L'installation de la floraison exige un certain niveau de développement de l'appareil végétatif mais résulte, pour l'essentiel, de signaux externes (la température, la longueur du jour) relayés par des signaux internes.

L'apparition progressive de l'aptitude à la floraison en fonction du niveau de développement est bien illustrée par le comportement de variétés de tabac indifférentes à la photopériode. Des boutures de tige ou des explants constitués de l'épiderme et de quelques couches cellulaires sous-jacentes, cultivés in vitro, sur gel nutritif, montrent que l'installation de la floraison est progressive et reste déterminée, même après fragmentation de la plante mère. Les explants de la base produisent uniquement des bourgeons végétatifs. Des prélèvements de plus en plus proches du sommet montrent une propension à fleurir de plus en plus marquée, jusqu'à la production directe de fleurs au niveau de l'inflorescence.

La floraison nécessite un changement dans le fonctionnement du méristème végétatif. Ce changement est déclenché par des signaux qui sont perçus par les feuilles et transmis au niveau de l'apex. Pendant longtemps, les études ont surtout concerné les conditions de l'induction, les mécanismes impliqués dans la traduction des signaux externes et les modifications histo-cytologiques qui interviennent au niveau du méristème induit puis qui expriment la floraison. Par la suite, ces problèmes ont été abordés sur le plan génétique par l'étude de mutants, elles ont permis de démontrer une partie des mécanismes contrôlant la morphogenèse de la fleur.

- **Les deux modèles floraux expérimentaux**

Les deux espèces chez lesquelles les analyses moléculaires et génétiques sont les plus avancées sont *Antirrhinum majus* (la gueule-de-loup) et *Arabidopsis thaliana*.

Chacune de ces deux plantes présente des avantages. Avec *A. majus*, la multiplication végétative est aisée, les grandes fleurs faciles à manipuler ; de plus, des éléments génétiques transposables facilitent l'exploration du génome ; enfin, elle appartient à la famille des Scrofulariacées dont les mutations homéotiques sont connues depuis longtemps : la *Peloria* que Linné décrit en 1744 était une linaria. *A. thaliana*, elle, a été récemment choisie au niveau international comme modèle de laboratoire. Cette brassicacées est une plante peu encombrante, caractérisée par un génome de très petite taille, un temps de génération court et une transformation facile.

La partie aérienne de la plante est produite par le fonctionnement successif de trois types de méristèmes homologues – végétatif, inflorescentiel et floral – qui diffèrent par leur phyllotaxie, la nature des organes générés et la longueur des entre-nœuds. Ainsi, après germination, le méristème végétatif de l'apex d'*A. majus* donne, à chaque nœud, une paire de feuilles opposées ; puis il passe sous forme d'un méristème inflorescentiel qui initie une série de bractées en disposition spirale. Chacune d'entre elles possède à son aisselle un méristème floral qui donne des pièces florales disposées en quatre verticilles concentriques.

La partie aérienne d'*A. thaliana* est aussi générée par trois types de méristèmes, mais avec quelques particularités. Le méristème végétatif génère une rosette de feuilles ; puis le méristème inflorescentiel donne tout d'abord quelques feuilles caulinaires espacées, à l'aisselle desquelles d'autres méristèmes inflorescentiel se forment ; enfin sont produits latéralement des méristèmes floraux.

Chez ces deux espèces, la fleur est formée par des pièces florales disposées en couronne selon quatre cercles concentriques ou verticilles, à savoir, de l'extérieur vers l'intérieur : verticille 1, les sépales ; verticille 2, les pétales ; verticille 3, les étamines ; verticille 4, les carpelles qui forment le pistil. Ces verticilles apparaissent séquentiellement, le plus externe étant le premier formé.

A. majus possède une fleur zygomorphe, c'est-à-dire une fleur dont la symétrie radiale est altérée en symétrie bilatérale. Le verticille 1 comprend cinq sépales ; le verticille 2 comporte une corolle constituée de cinq pétales colorés, soudés en un tube sur une partie de leur longueur, et qui viennent former cinq lobes, deux supérieurs et trois inférieurs. La jonction entre ces deux parties joue le rôle de charnière et autorise

l'ouverture de la fleur par des insectes pollinisateurs. Le verticille 3 possède cinq primordiums d'étamines, mais le primordium supérieur avorte très tôt, donnant naissance à un organe rudimentaire. Enfin, le verticille 4 est formé par un ovaire à deux carpelles.

A. thaliana présente une fleur actinomorphe, c'est-à-dire régulière, à symétrie radiale. Le verticille 1 comporte quatre sépales, le 2, quatre pétales, le 3, six étamines et le 4, un ovaire à deux carpelles.

non muté			Non muté : tous les gènes sont fonctionnels. Les protéines AP2, AP3 et AG sont localisées respectivement dans les zones A, B et C. Les verticilles 1, 2, 3 et 4 portent respectivement des sépales (Se), des pétales (Pe), des étamines (Et) et des carpelles (Ca) porteurs d'ovules (o).
mutation ag^-			Mutation ag^- : le gène <i>agamous</i> est muté (ag^-). La protéine AG n'est pas fonctionnelle ; la protéine AP2 s'exprime dans les zones A et C. Les verticilles 3 et 4 portent respectivement des pétales et des sépales, au lieu d'étamines et de carpelles.
mutation $ap2^-$			Mutation $ap2^-$: le gène <i>apetala 2</i> est muté ($ap2^-$). La protéine AP2 n'est pas fonctionnelle ; la protéine AG s'exprime dans les zones A et C. Les verticilles 1 et 2 portent respectivement des carpelles et des étamines, au lieu de sépales et de pétales.
mutation $ap3^-$			Mutation $ap3^-$: le gène <i>apetala 3</i> est muté ($ap3^-$). La protéine AP3 n'est pas fonctionnelle. Les verticilles 2 et 3 portent respectivement des sépales et carpelles, au lieu de pétales et d'étamines.
mutation $ap2^-, ag^-$			Mutation $ap2^-$ et ag^- : les gènes <i>agamous</i> et <i>apetala 2</i> sont tous deux mutés ($ag^-, ap2^-$). Aucune protéine n'est fonctionnelle dans les zones A et C. Les verticilles 1 et 4 portent des feuilles (F), les verticilles 2 et 3, des pièces intermédiaires entre pétales et étamines (Pe/Et).
mutation sup^-			Mutation sup^- : la mutation <i>superman</i> (sup^-) entraîne l'expression du gène AP3 dans les verticilles 2, 3 et 4 ; le verticille 4 porte alors des étamines au lieu de carpelles. Lorsque le gène sup n'est pas muté, il empêche l'expression du gène $ap3$ au niveau du verticille 4.

Figure N° 07 : Organogenèse florale d'*Arabidopsis thaliana*

Organogenèse florale d'«*Arabidopsis thaliana*». Dans la première colonne sont indiquées les mutations. La deuxième colonne montre l'expression des gènes dans les verticilles (1, 2, 3, 4); les rectangles correspondent aux zones A, B et C de la fleur. Lorsque le gène n'est pas muté, la protéine correspondante est fonctionnelle : elle est alors indiquée par son abréviation (AP3: produit du gène $ap3$; AP2: produit du gène

ap2; AG: produit du gène ag). Lorsque le gène est muté, la protéine n'est pas fonctionnelle et n'est pas représentée. Les gènes ap2 et ag s'excluent mutuellement (rectangle vide). Dans la colonne de droite figurent les phénotypes floraux réalisés.

3. Le concept d'architecture des végétaux.

Le concept de «modèle architectural», correspondant à l'ensemble des structures et des différenciations, élaborées successivement par l'individu, en expression de son potentiel génétique, et depuis le zygote jusqu'à l'apparition de la sexualité.

En effet pour l'appellation de «modèle » en montrant que différentes plantes peuvent avoir en commun les mêmes caractères architecturaux majeurs, typiques de ce «modèle », tout en se différenciant en fonction de leur originalité spécifique, par de nombreuses autres variations mineures.

3.1. Modes de croissance et de ramification, différenciation des axes, position de la sexualité, et notion de module.

3.1.1. Modes de croissance.

Nous nous intéresserons exclusivement à la croissance primaire (celle qui est à l'origine de la création des éléments constitutifs de la plante et donc responsable de sa topologie). La croissance secondaire due au fonctionnement d'un cambium.

La croissance primaire d'un axe feuillé s'effectue dans sa partie distale grâce à l'activité de son méristème apical (méristème primaire). Elle est le résultat de plusieurs composantes (*Champagnat et al., 1986a*) au cours desquels deux processus sont mis en jeu:

A .1 : L'organogenèse

Des divisions cellulaires mettent en place les tissus des futurs organes (tiges et feuilles).

L'unité de morphogenèse (définie par *Halle et Martin, 1968*) correspond à la série d'organes mis en place à l'état d'ébauches par un méristème au cours d'une phase ininterrompue d'organogenèse.

A .2 : L'allongement :

On observe, de façon quasi simultanée ou décalée dans le temps relativement à l'organogenèse, un allongement des cellules formées conduisant à l'allongement des entre-nœuds.

La portion d'axe qui se développe lors d'une phase d'allongement d'une durée donnée est appelée unité de croissance. Cette durée résulte en réalité d'un compromis entre un fonctionnement interne de la plante qui est observé et pris en compte par l'observateur en fonction de critères morphologiques déterminés (**mise en place homogène du point de vue qualitatif**) et une unité de temps définie par l'observateur en fonction de ses observations et du type de traitement qu'il compte réaliser sur ses observations. La croissance primaire peut être indéfinie ou définie et peut s'effectuer de façon continue ou rythmique.

B.1.- Croissance indéfinie

Un axe est dit à croissance indéfinie quand son méristème apical garde la possibilité de fonctionner indéfiniment.

B.2- Croissance définie

Un axe est dit à croissance définie lorsque son méristème apical se transforme et/ou cesse de fonctionner à un moment donné.

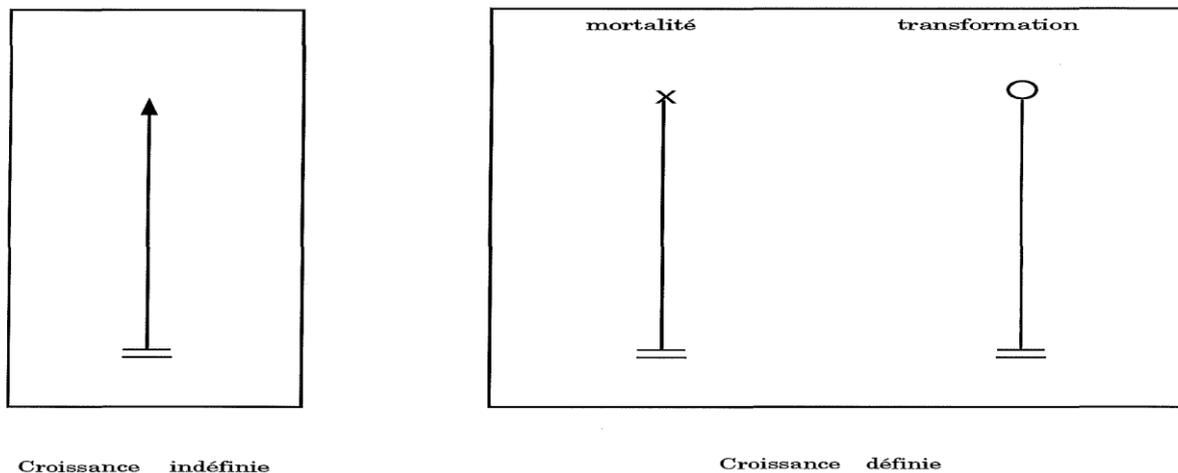


Illustration 1 : Les modes de croissance

B.3. : Croissance continue

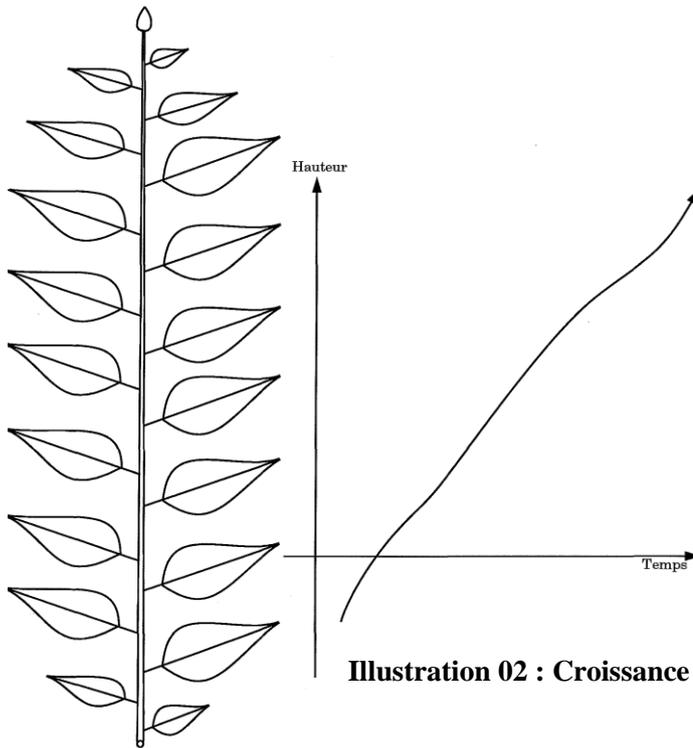


Illustration 02 : Croissance continue

La croissance d'un axe est continue quand ce dernier montre une absence totale de repos. Si l'on suppose qu'il existe un certain synchronisme entre organogénèse et allongement, il est alors possible d'expliquer un tel fonctionnement.

B.4 : Croissance rythmique

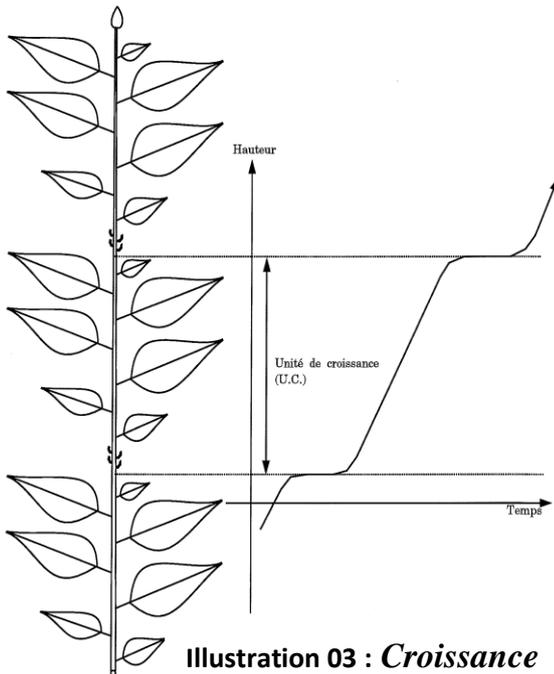


Illustration 03 : Croissance rythmique

La croissance d'un axe est rythmique lorsque le méristème de l'axe présente une alternance régulière de phases d'activité et de repos. Cette alternance se traduit par une succession de périodes d'allongement ou d'absence d'allongement de l'axe. Rappelons que la portion d'axe mise en place durant une période d'allongement s'appelle une unité de croissance.

3.1.2 : Les modes de ramification

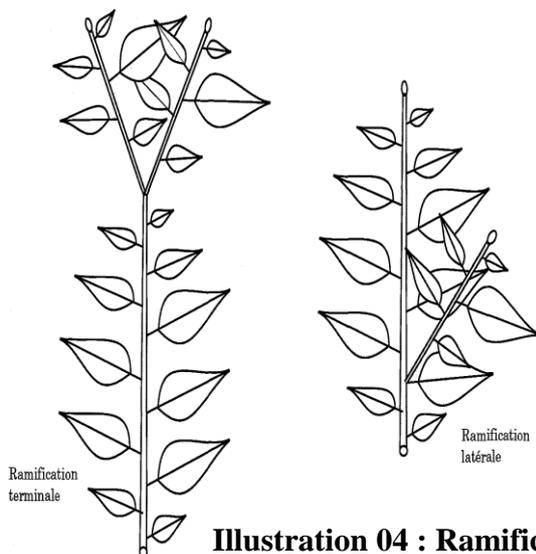
Certains végétaux sont constitués par un axe végétatif aérien unique (*Elaeis Guineensis*).

L'appareil aérien de la plupart d'entre-eux est cependant constitué de plusieurs axes feuillés dérivant les uns des autres par ramification.

A.1. Ramification terminale

Chez quelques plantes, la ramification est terminale. Le méristème apical se divise alors en plusieurs parties, égales ou inégales. Chaque partie est alors à l'origine d'un nouvel axe.

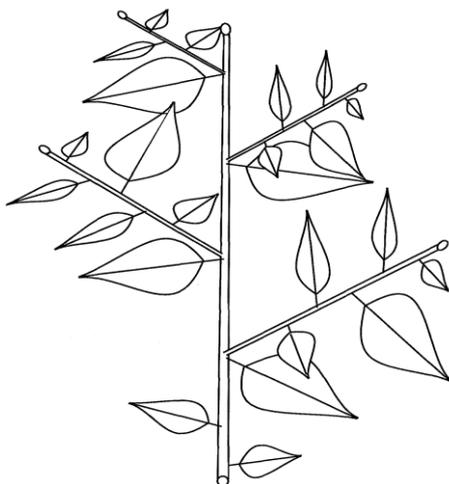
A.2. Ramification latérale



Chez la très grande majorité des plantes vasculaires, la ramification est latérale et le rameau se développe à partir d'un méristème axillé par un organe foliaire.

Illustration 04 : Ramification latérale

A.3 : Ramification monopodiale



Dans le cas d'une ramification latérale et d'un fonctionnement indéfini de l'ensemble des méristèmes d'un même système ramifié, nous avons affaire à une ramification monopodiale. Le système ramifié constitue alors un monopode. La ramification monopodiale peut être continue ou rythmique.

Illustration 5 ramification monopodiale

A.4 : Ramification sympodiale

Dans le cas d'un fonctionnement défini de l'ensemble des méristèmes d'un même système ramifié, les méristèmes apicaux meurent et les méristèmes latéraux assurent leur relais. Nous avons affaire à une ramification sympodiale.

Le système ramifié provenant de la répétition régulière de ce processus constitue alors un sympode.

Dans un système sympodiale, la plante se construit par une succession d'axes à croissance définie, qualitativement équivalents, que nous appelons modules.

Les caractéristiques d'un module sont celles d'un axe feuillé dont la croissance est définie par la transformation de son apex en inflorescence, en épine, en vrille, ou par la parenchymatisation de son méristème édificateur (*Prevost, 1978*).

La définition actuelle d'un module est celle d' "un axe feuillé qui réalise toute la séquence de différenciation, depuis l'initiation du méristème édificateur, jusqu'à la transformation de ce méristème en structure sexuelle" (*Halle, 1986*).

Dans certains cas, sympode et monopode coexistent sur la même plante.

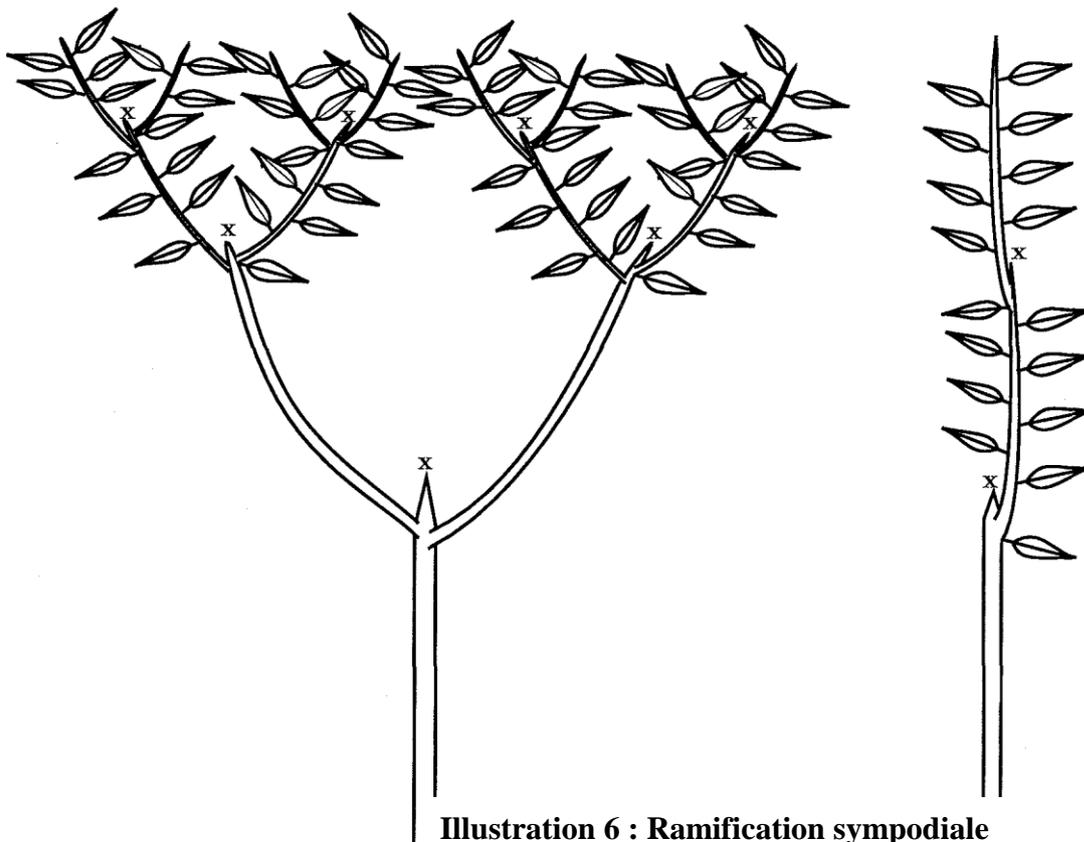


Illustration 6 : Ramification sympodiale

A.5. Ramification continue.

Si toutes les aisselles foliaires d'un axe porteur développent un rameau, la ramification est continue.

A.6. Ramification diffuse.

Lorsque l'axe porteur porte des rameaux irrégulièrement espacés qui naissent à partir de quelques méristèmes axillaires seulement, la ramification est diffuse.

A.7. Ramification rythmique.

Lorsque l'axe porteur porte des groupes de rameaux consécutifs séparés par des intervalles réguliers de feuilles non axillantes, la ramification est rythmique.

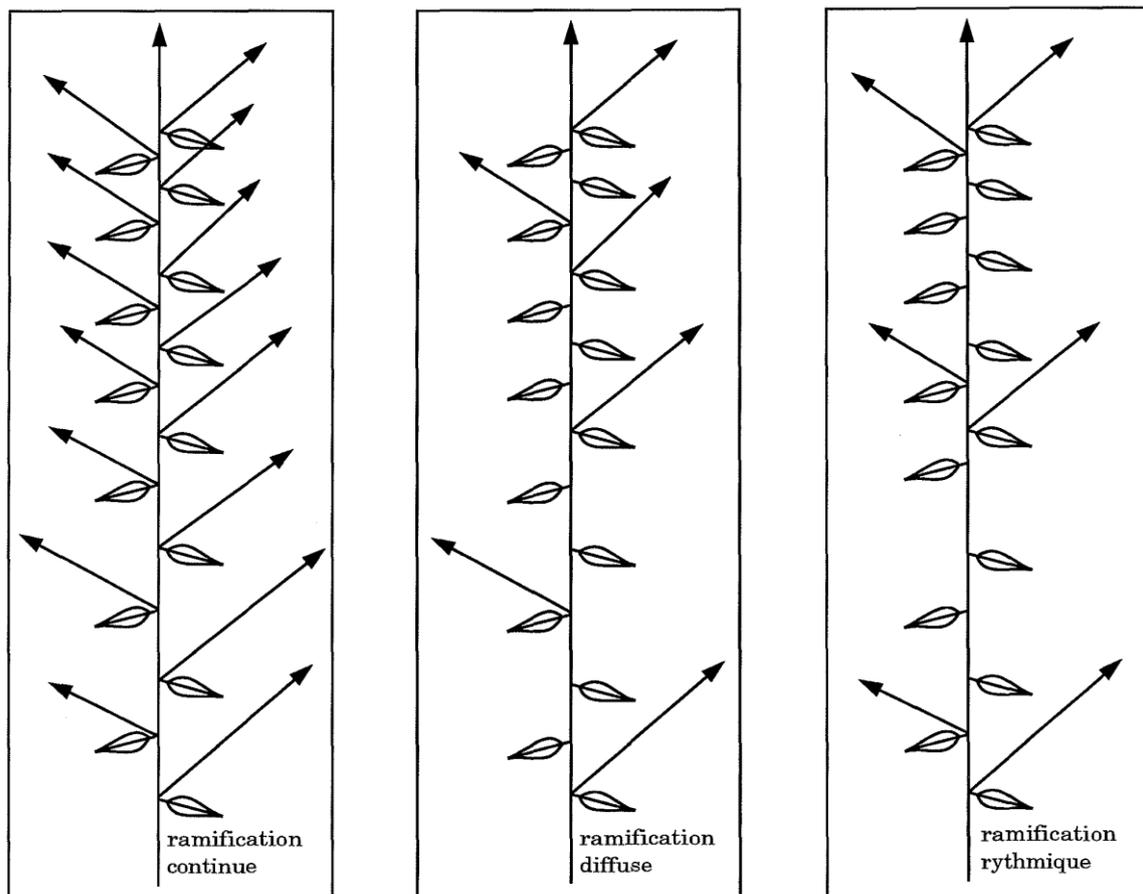


Illustration 7: Différents types de ramification

A.8-Ramification sylleptique

A.9- Ramification proleptique

Le moment d'élongation d'un rameau est une caractéristique fréquemment utilisée pour définir et préciser le mode de croissance d'un système ramifié.

"Lorsqu'un méristème latéral est formé, il peut soit se développer immédiatement, soit être en repos et fonctionner après une phase de latence plus ou moins longue."

(Edelin, C.1984).

Nous parlons respectivement de rameaux sylleptiques (immédiats) ou proleptique (différés ou retardés).

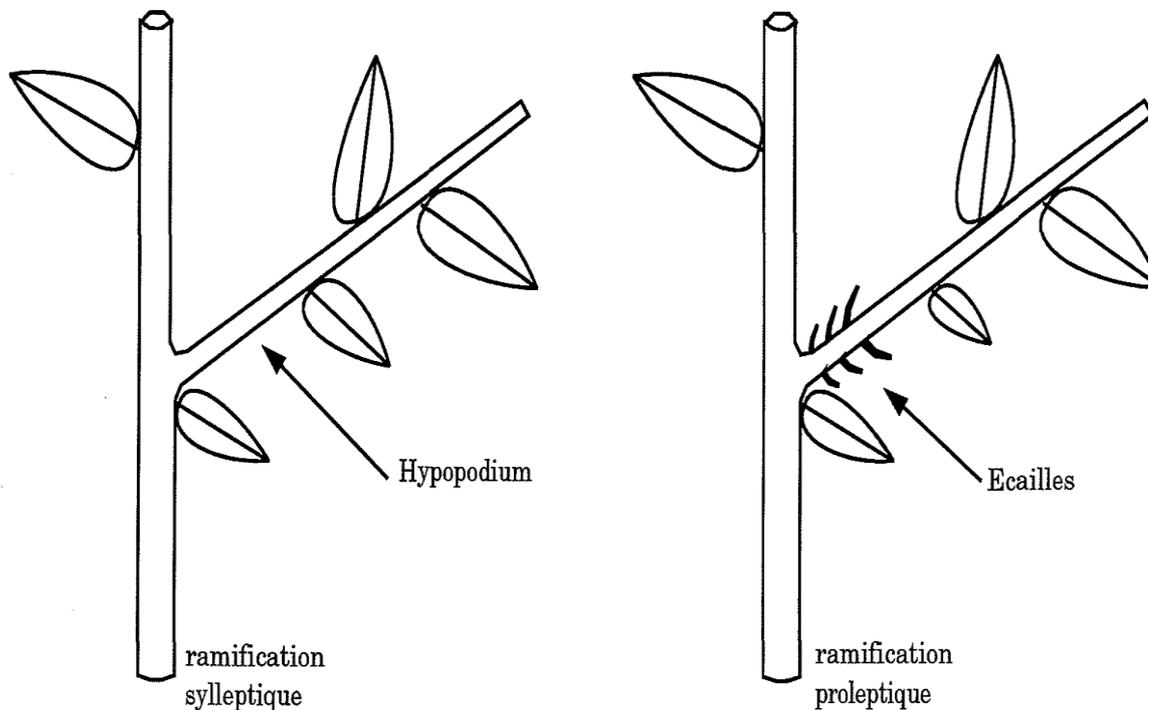


Illustration 8 : Syllepsie et Prolepsie

Le fonctionnement immédiat ou différé dans le temps des méristèmes latéraux s'accompagne très souvent de caractères morphologiques propres à chaque type d'axe:

- Un rameau sylleptique ne montre en général pas de cataphylles basales. Son premier entre-nœud (hypo podium) est long et les feuilles qu'il porte sont toutes assimilatrices.
- Un rameau proleptique issu d'un bourgeon latent possède généralement à sa base plusieurs cataphylles séparées par des entre-nœuds courts.

A.10 : L'ordre de ramification

La notion de numéro d'ordre de ramification est ici fondamentale. L'axe issu de la germination (axe épi cotyle) est appelé (par convention) axe **d'ordre 1**

(A1). S'il se ramifie, il porte des branches qui sont **d'ordre 2 (A2)**. Elles mêmes pourront porter des rameaux **d'ordre 3 (A3)** et ainsi de suite.

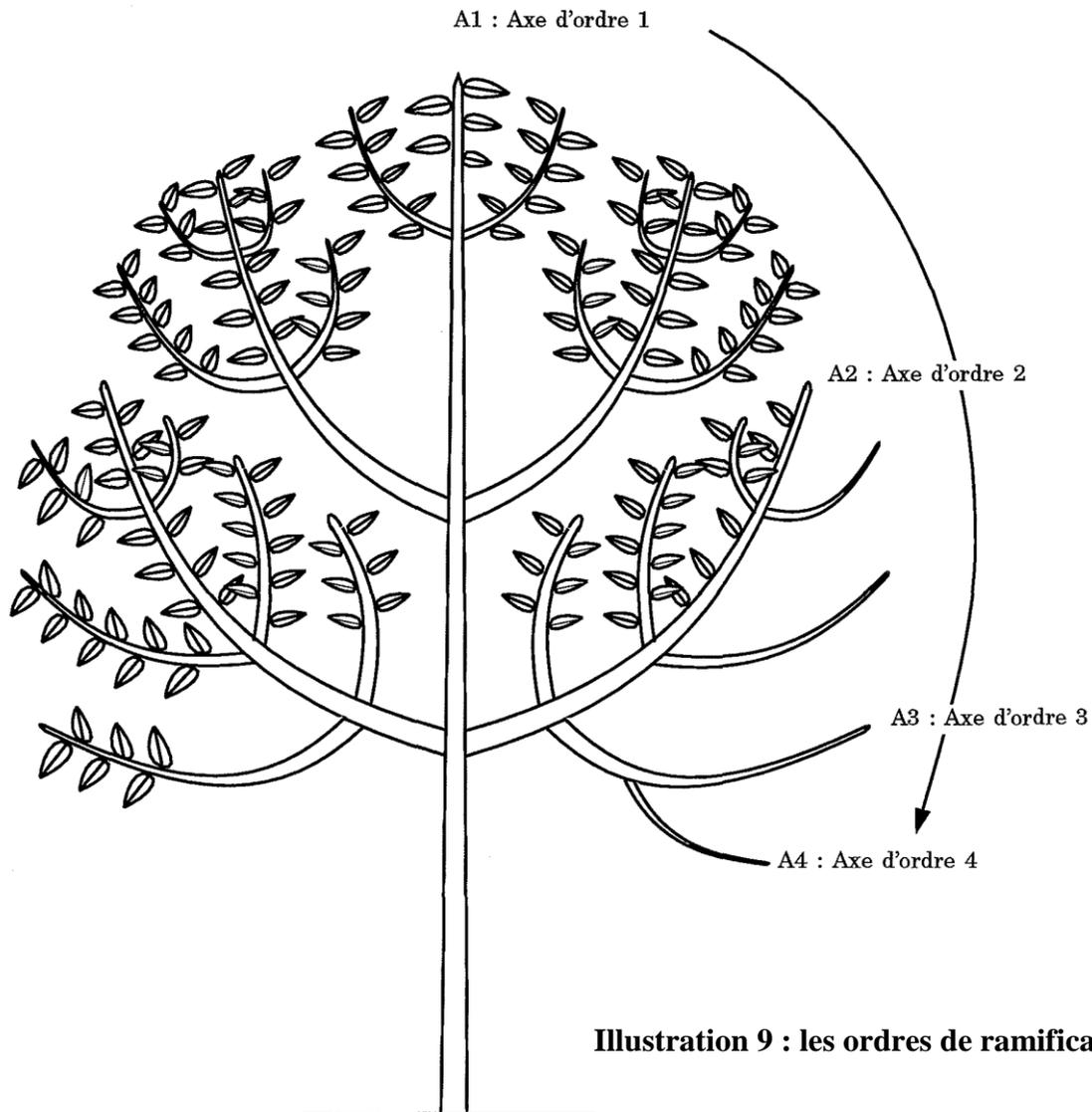


Illustration 9 : les ordres de ramification

3.1.3. La différenciation morphologique des axes

A.1. Axes orthotropes

A.2- Axes plagiotropes

Dans un système ramifié, tous les axes ne présentent pas les mêmes caractéristiques morphologiques. Il existe entre eux des différences, souvent en relation avec leur numéro d'ordre, dont les plus remarquables concernent leur direction de croissance. On distingue schématiquement des axes orthotropes et des axes plagiotropes.

Bien que la distinction entre ces deux types d'axes soit fondamentale en architecture, leur définition précise se heurte à une grande diversité d'expression et la plupart des auteurs (*Roux, 1966; Edelin, 1977,1984; Tomlinson, 1986*) s'accordent pour considérer l'orthotropie et la plagiotropie comme des syndromes de caractères.

Même s'il convient de garder présent à l'esprit que tous les intermédiaires existent, on peut considérer comme..."orthotrope un axe dont la direction de croissance est verticale et dont la disposition des organes latéraux, feuilles et ramifications, lui confère une symétrie radiale.

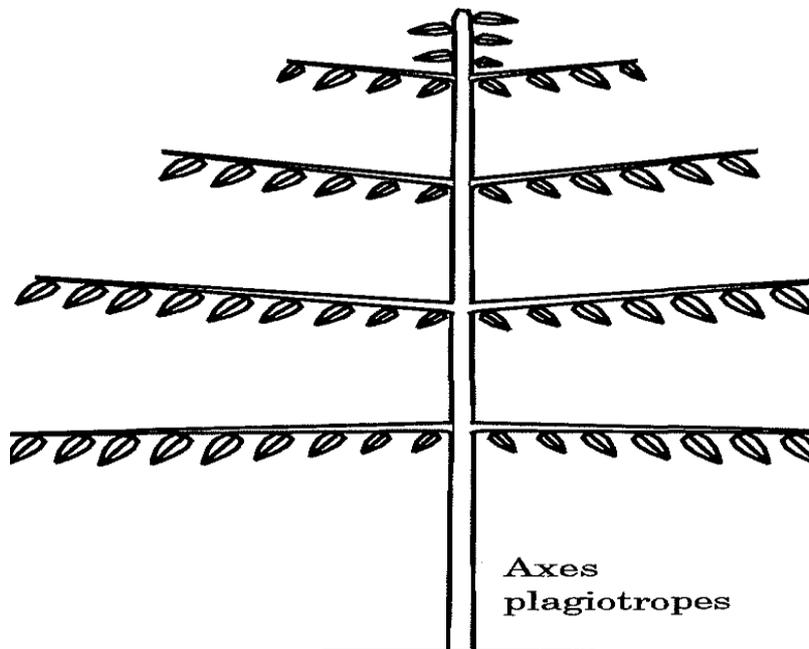


Illustration 10 : Orthotropie et Plagiotropie.

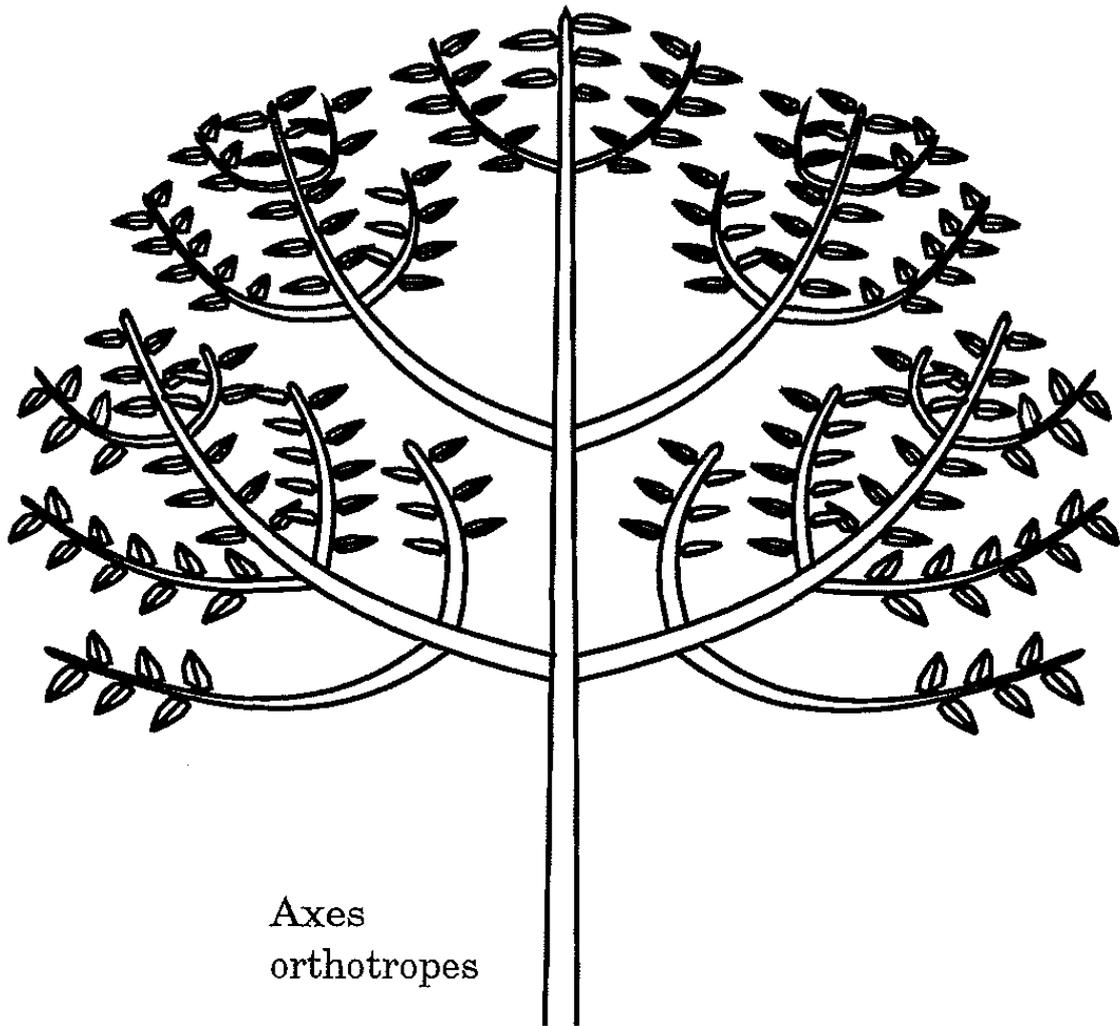


Illustration 10 : Orthotropie et Plagiotropie

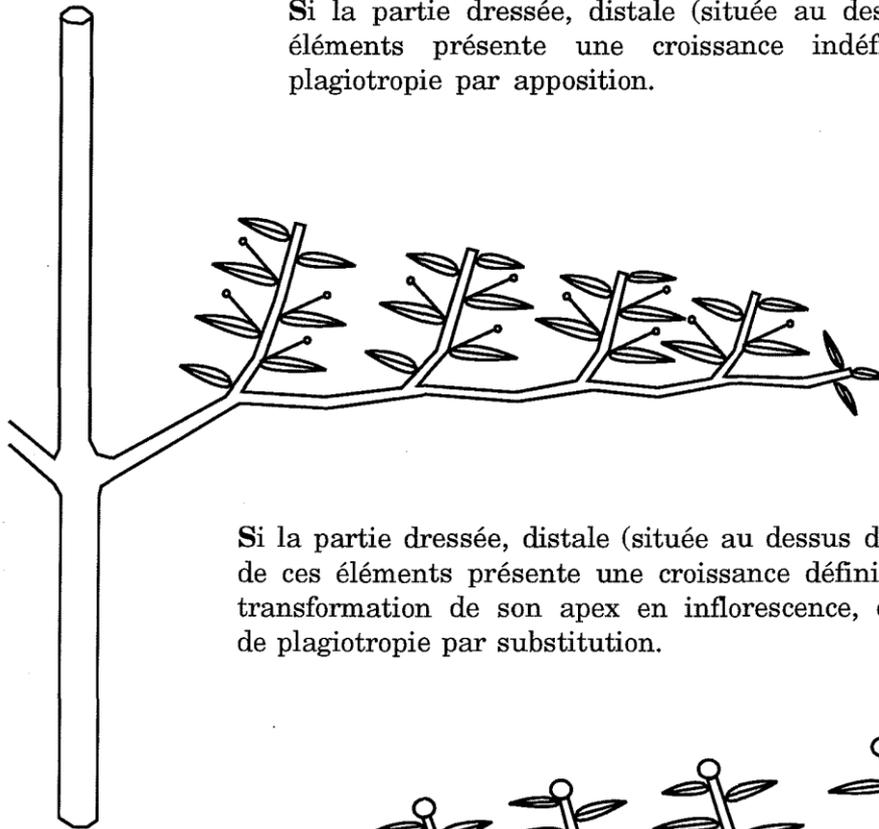
Un axe plagiotropie en revanche se développe dans un plan horizontal ou oblique et présente une nette dorsi-ventralité. L'axe orthotrope a généralement une phyllotaxie spiralée, tandis qu'elle est surtout distique sur l'axe plagiotropie." (*Edelin, 1984*). Il est intéressant de noter à ce niveau que la direction de croissance conditionne la phyllotaxie et par voie de conséquence la disposition des rameaux latéraux (géométrie des axes porteurs et portés).

A.3. Plagiotropie par apposition

A.4. Plagiotropie par substitution

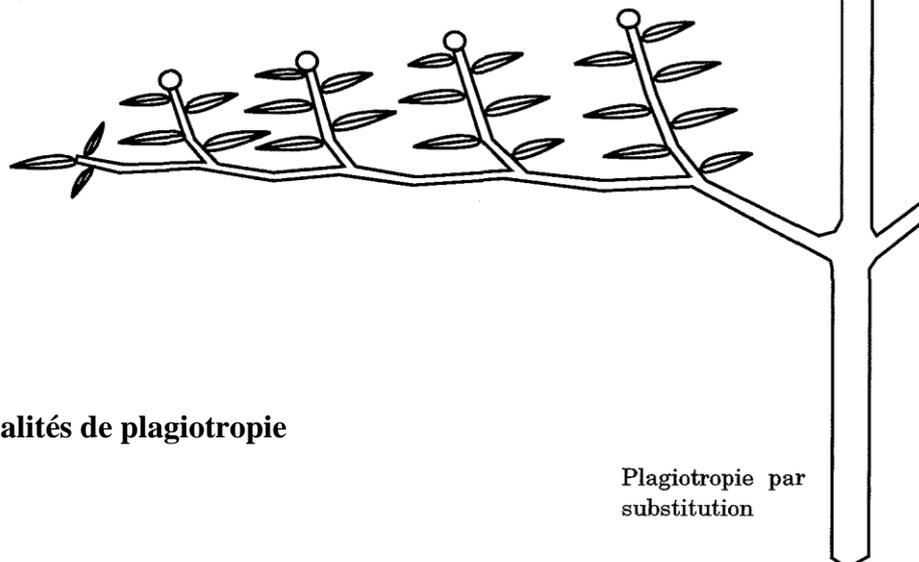
Deux types particuliers de plagiotropie méritent une attention spéciale du fait qu'ils interviennent dans la caractérisation de certains modèles architecturaux. Ils définissent des rameaux à croissance sympodiale chez lesquels l'horizontalité est obtenue par la juxtaposition des parties proximales horizontales de chaque élément du sympode.

Si la partie dressée, distale (située au dessus du relais) de ces éléments présente une croissance indéfinie, on parle de plagiotropie par apposition.



Plagiotropie par apposition

Si la partie dressée, distale (située au dessus du relais) de ces éléments présente une croissance définie par la transformation de son apex en inflorescence, on parle de plagiotropie par substitution.



Plagiotropie par substitution

Illustration 11: modalités de plagiotropie

3.1.4. Le positionnement de la sexualité et son mode

A.4.1. Sexualité latérale

A.4.2- Sexualité terminale.

En toute rigueur, une fleur est toujours terminale sur son axe porteur, puisque sa formation résulte de la transformation du méristème apical (*Barthelemy, 1988*).

Toutefois, les fleurs ou inflorescences peuvent provenir:

- Soit de la transformation du méristème végétatif apical d'un axe.
- Soit de la transformation des méristèmes végétatifs latéraux du même axe.

Si elles se forment à partir du méristème terminal, nous avons affaire à une sexualité terminale qui bloque définitivement la croissance végétative de l'axe porteur. Il ne pourra plus assurer la croissance primaire. Dans ce dernier cas, l'apparition d'un ou plusieurs relais de croissance permet d'assurer la pérennité de l'organisme en formant un sympode.

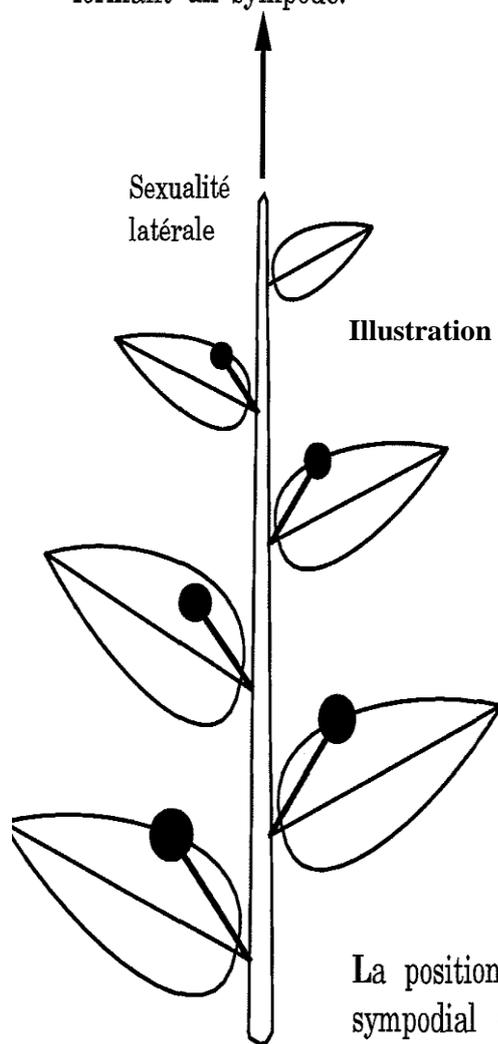
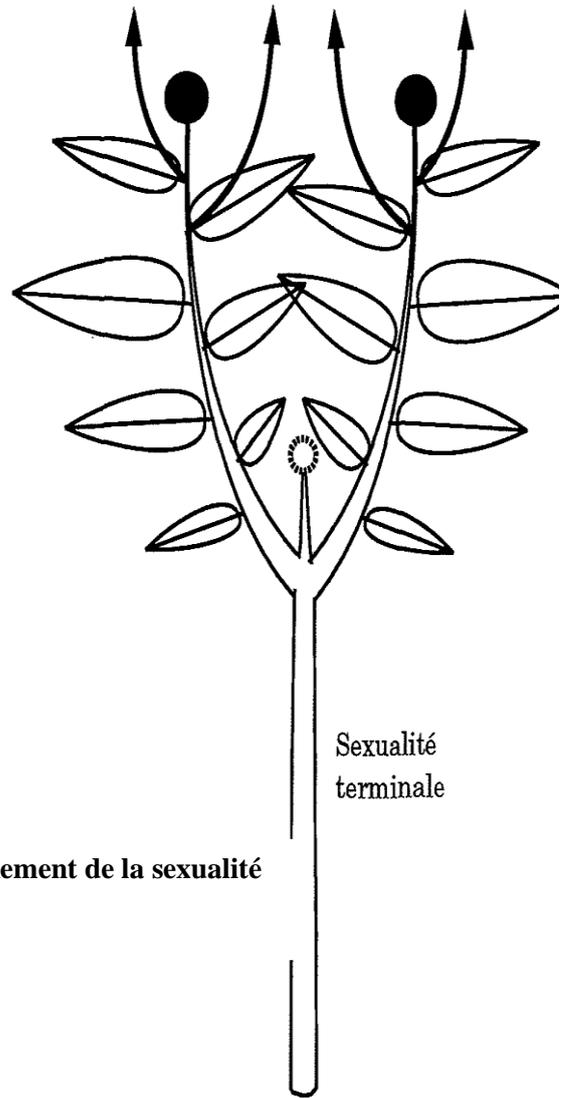


Illustration 12 : positionnement de la sexualité

En revanche, si elles proviennent des méristèmes latéraux, nous avons affaire à une sexualité latérale qui n'entrave ni la croissance primaire de l'axe porteur de l'axe florifère, ni le développement du végétal.

La position de la sexualité se trouve ainsi liée au caractère sympodial ou monopodial du futur système ramifié. Elle se répercute ainsi de façon prépondérante sur son architecture générale.

A.4.3. Caractères utilisés en analyse architecturale

Les modes de croissance	Les modes de ramification	La différenciation morphologique des axes	Le positionnement de la sexualité
Indéfinie - définie - Continue - rythmique	Terminale - /latérale - Monopodiale – sympodiale - Continue - diffuse - rythmique- Sylleptique - proleptique	Orthotropes - plagiotropes - Plagiotropie par: - apposition - substitution	Latérale - terminale

3.2. Concepts et modèles en architecture des plantes:

Chaque modèle est défini par une combinaison particulière des caractères architecturaux précédemment décrits.

Ces combinaisons concernent notamment:

- **L'absence ou la présence de ramification,**
- **Le mode de ramification,**
- **La différenciation morphologique des axes,**
- **La position de la sexualité.**

Le nombre théorique de combinaisons réalisable à partir de ces caractères est très élevé.

Néanmoins, pour l'ensemble des végétaux étudiés à ce jour, il semble n'exister que 23 combinaisons ou modèles architecturaux.

Les modèles architecturaux sont regroupés en 5 catégories (A à E) pour des raisons de logique et de commodité de présentation. Ces regroupements rendent compte d'un degré de différenciation de plus en plus poussé entre les axes qui les constituent, pas de leur phylogénie réelle.

(A) Les plantes à axes végétatifs non ramifiés

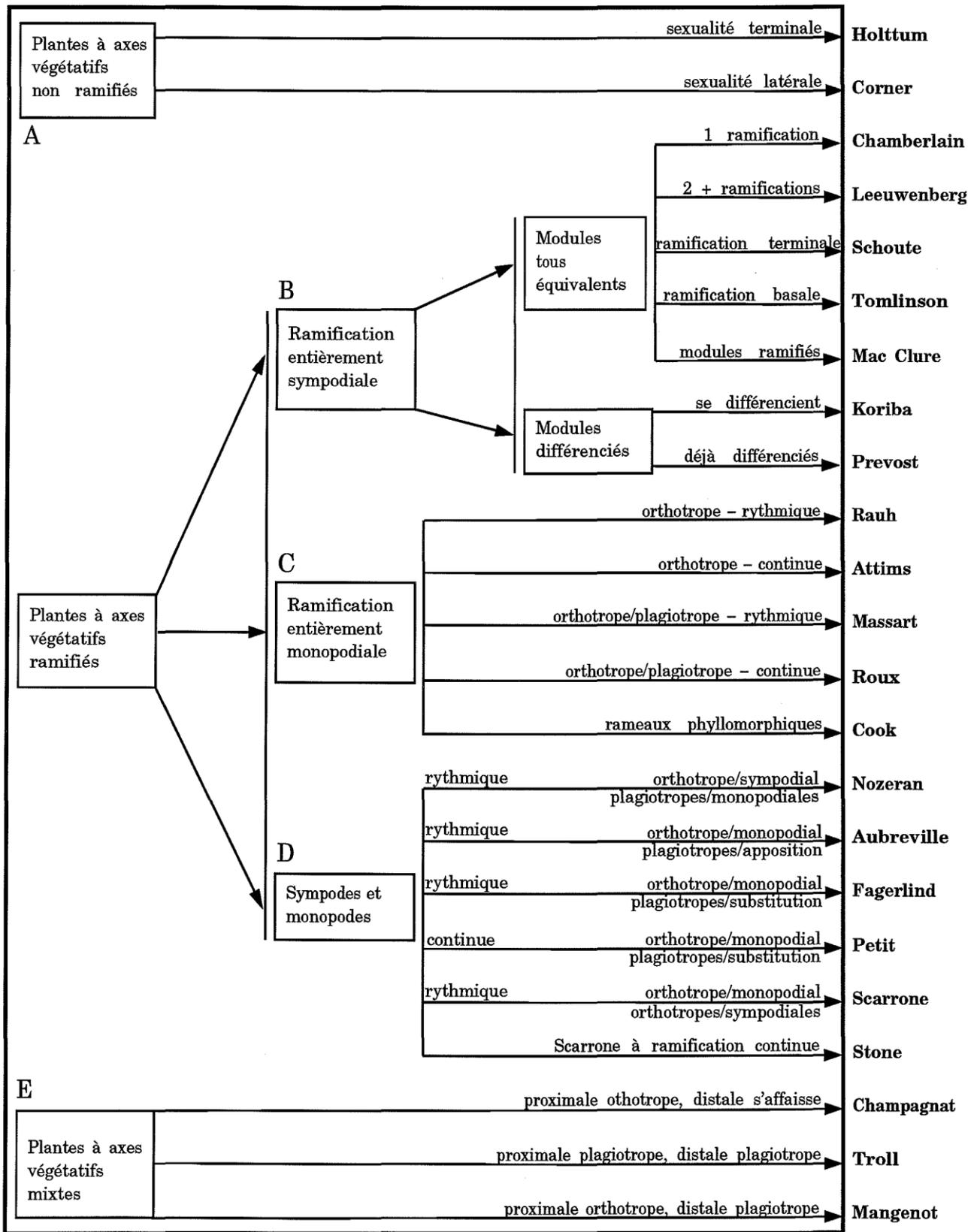
Les plantes à axes végétatifs ramifiés:

(B) Les plantes à ramification entièrement sympodiale

(C) Les plantes à ramification entièrement monopodiale

(D) Les plantes combinant sympode et monopode

(E) Les plantes à axes végétatifs mixtes



(A) Les plantes à axes végétatifs non ramifiés

L'axe végétatif est généralement de fort diamètre et porte des organes foliaires de grandes dimensions.

En revanche les inflorescences sont souvent abondamment ramifiées.

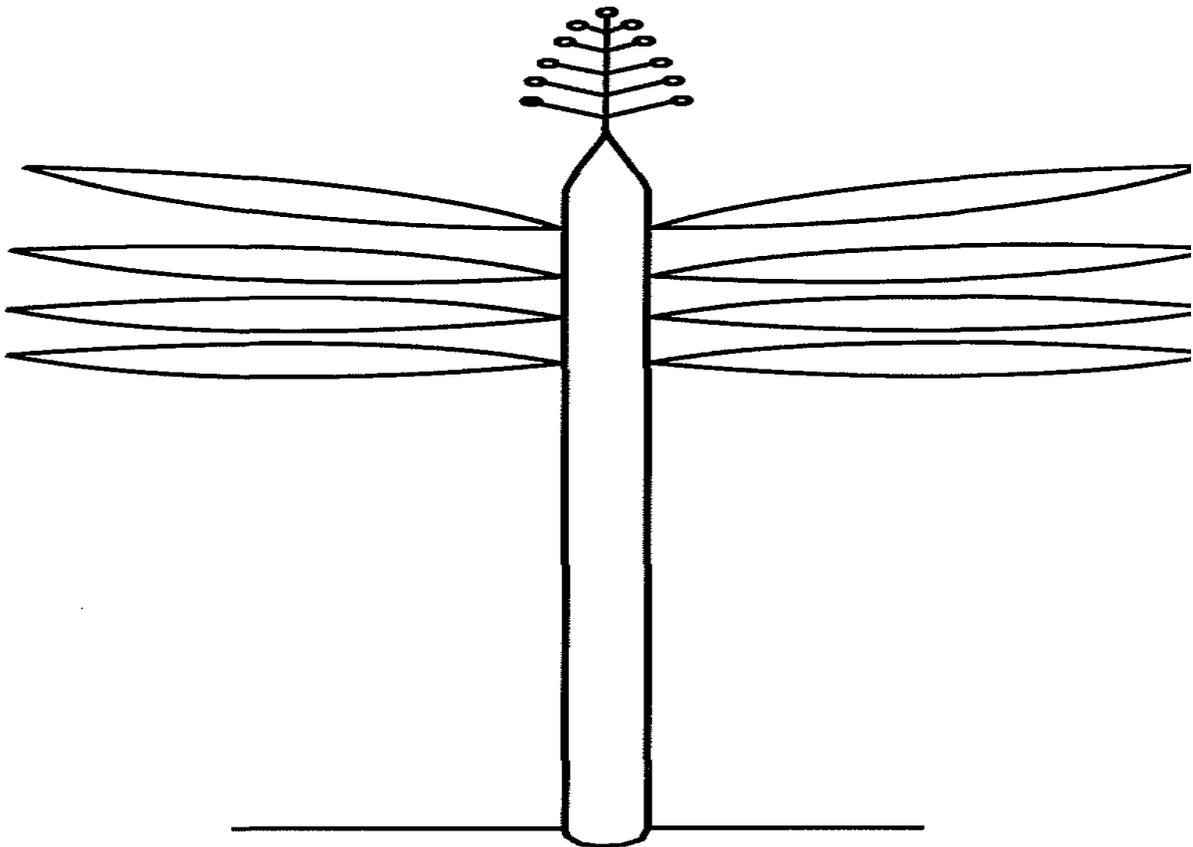
Suivant leur position, on distingue:

- **Le modèle de *Holttum***

C'est le modèle architectural le plus simple. Il regroupe les plantes possédant un seul axe feuillé (monocauls) à grandes feuilles. La sexualité est terminale. Ce type de sexualité bloque définitivement la croissance du tronc et provoque la mort de la plante.

Les plantes appartenant à ce modèle sont par définition monocarpiques.

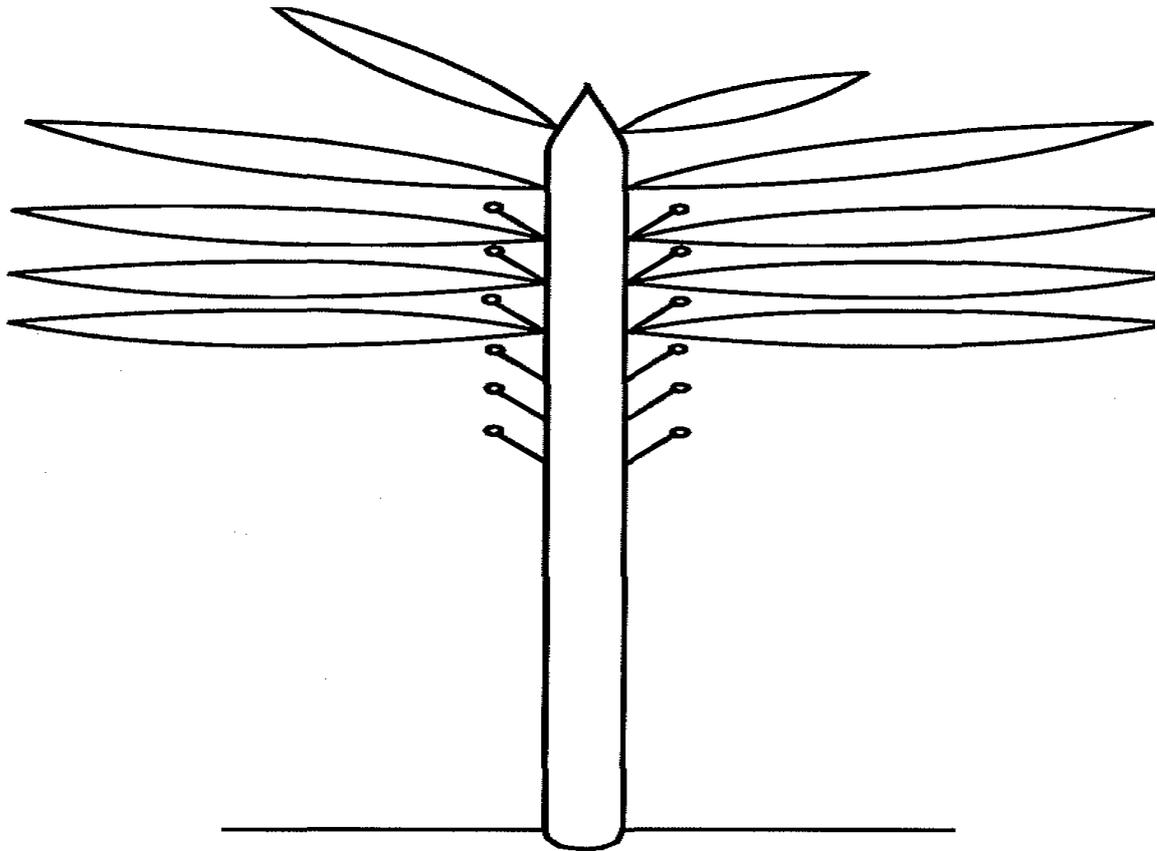
Ex: le Talipot, *Corypha umbraculifera* L. (ARECACEAE).



- **Le modèle de *Corner***

Il diffère du modèle de Holttum par la sexualité latérale. Dans ce cas, le développement latéral des inflorescences ne bloque pas la croissance potentiellement indéfinie de l'axe végétatif.

Ex: le Cocotier, *Cocos nucifera* L. (ARECACEAE).



Les plantes à axes végétatifs ramifiés.

Au nombre de 21, les modèles des plantes à axes végétatifs ramifiés peuvent être regroupés en quatre catégories.

B. La plante à ramification entièrement sympodiale.

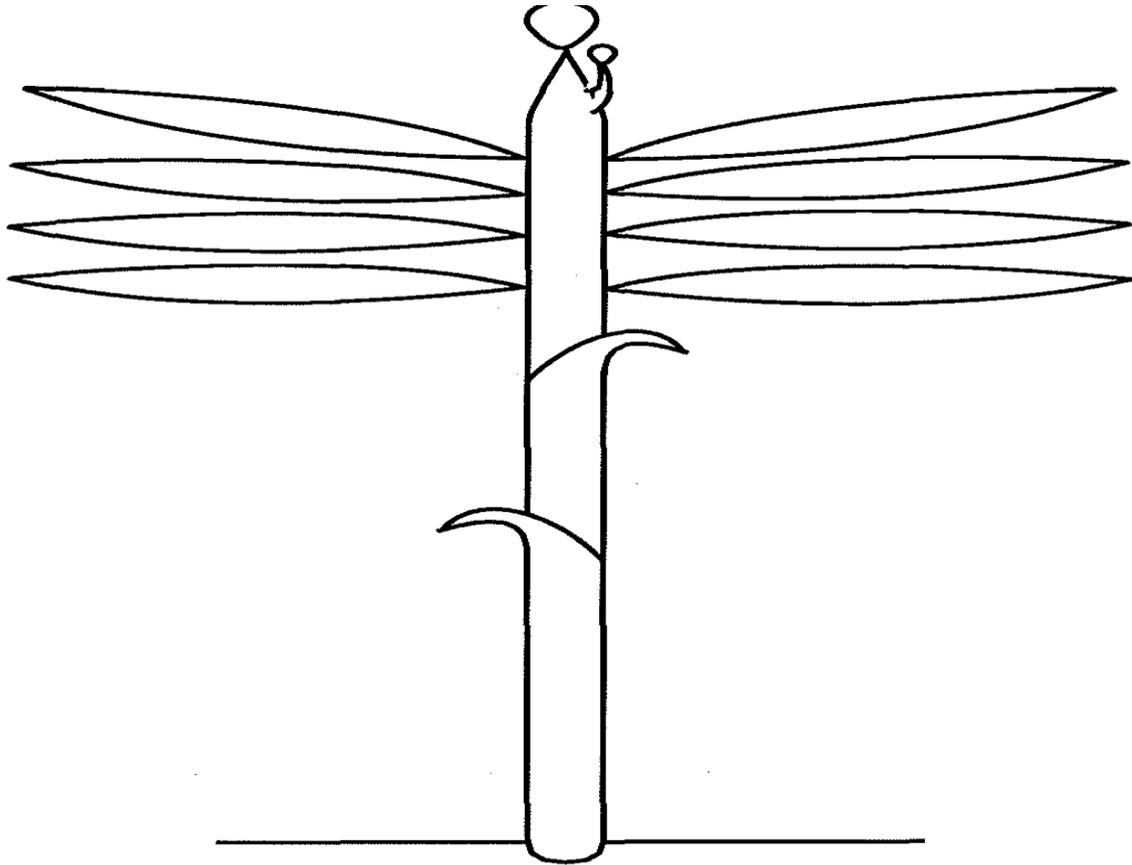
La construction est entièrement modulaire. Pour une même plante, les modules constitutifs sont tous équivalents ou de deux types. Dans ce dernier cas, les uns participent à la construction d'un tronc tandis que d'autres forment les branches latérales.

Parmi les plantes à modules tous équivalents on distingue:

- **Le modèle de *Chamberlain*.**

Il est caractérisé par une succession de modules qui finissent par former un tronc. La floraison de chaque module est terminale. La ramification est unique et s'opère sous la floraison de chaque module (sub-terminale).

La plante physionomiquement monocaule est donc en réalité un sympode linéaire monochasial formé par une succession verticale de modules équivalents.



Ex: l'Arum maculé, *Arum maculatum* L. (ARACEAE).

- **Le modèle de *Leeuwenberg*.**

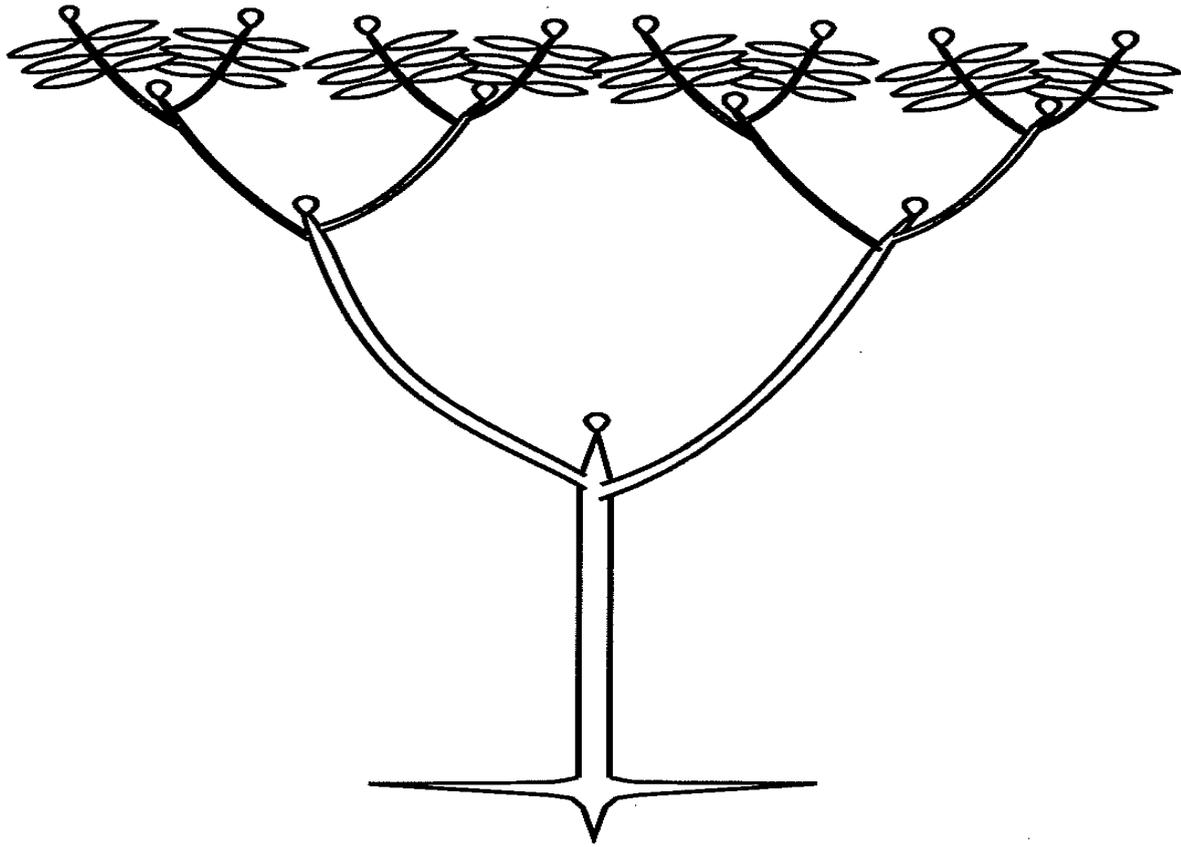
Il est caractérisé de la même manière que le modèle de Chamberlain mais présente au moins deux ramifications subterminales, la floraison est terminale.

La plante montre ainsi une succession de modules orthotropes qui dérivent les uns des autres en donnant chaque fois plusieurs relais équivalents. La plante exploite mieux l'espace en volume avec cette stratégie de développement.

Ex: le Laurier rose, *Nerium oleander* L. (APOCYNACEAE).

Le Frangipanier

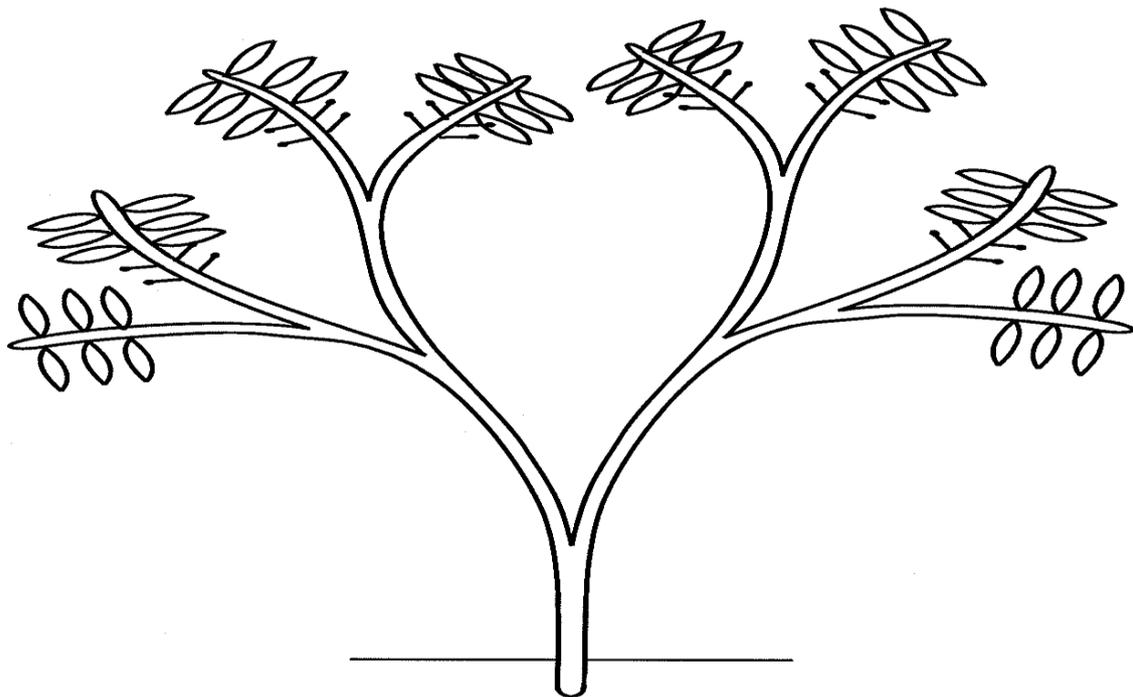
Le Faux-manioc



- **Le modèle de Schoute.**

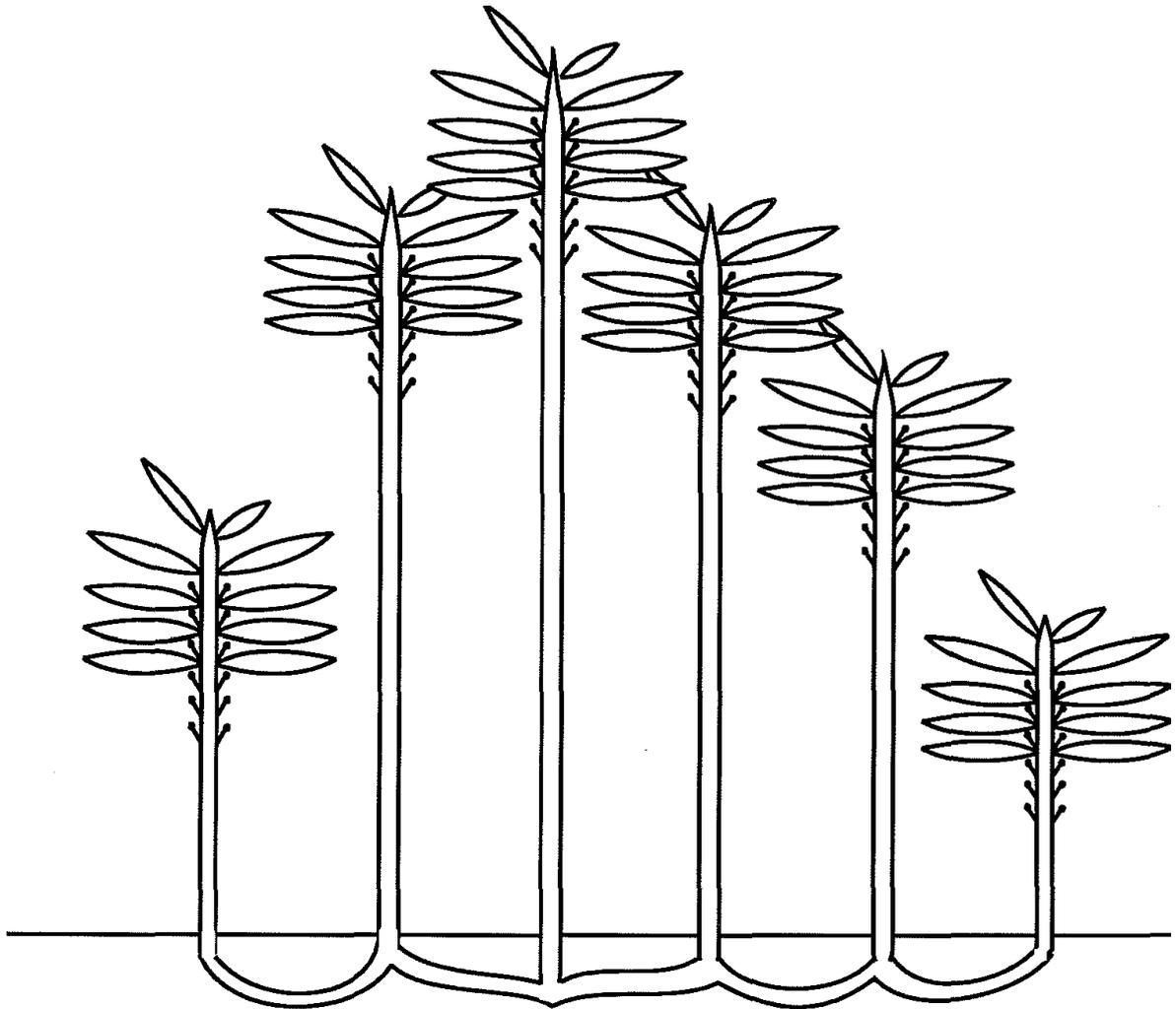
Il est rare chez les végétaux actuels. Il caractérise des plantes à ramification terminale par division du méristème apical (ramification dichotomique).

Ex: Le palmier Doum, *Hyphaene thebaïca* Mart. (ARECACEAE).



- **Le modèle de Tomlinson.**

Il est caractérisé par la répétition à la base d'un axe unique. Les modules orthotropes dérivent donc les uns des autres par ramification basale. Cette ramification peut être assimilée à une duplication totale (ou encore à une réitération totale, c.f. paragraphe x). La sexualité est terminale ou latérale.

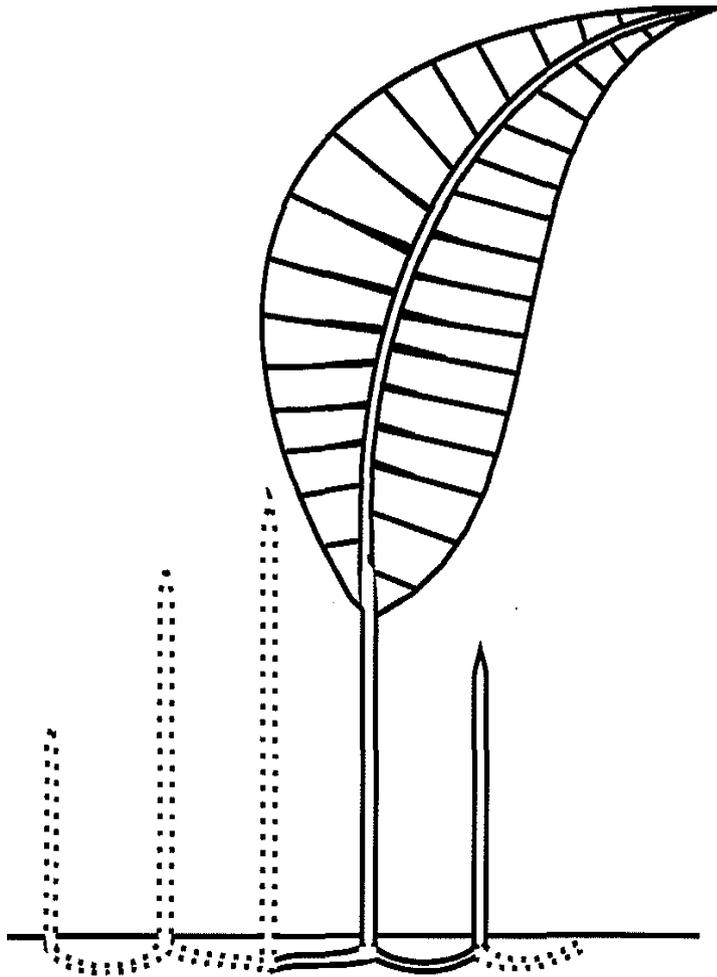


Ex: Le palmier Dattier, *Phoenix dactylifera* L. (ARECACEAE).

- **Le modèle de Mac Clare.**

Il peut être considéré comme une modalité d'expression du modèle de Tomlinson dont les modules sont ramifiés et à croissance définie.

Ex: la plupart des Bambous, (Bambusoideae-POACEAE).



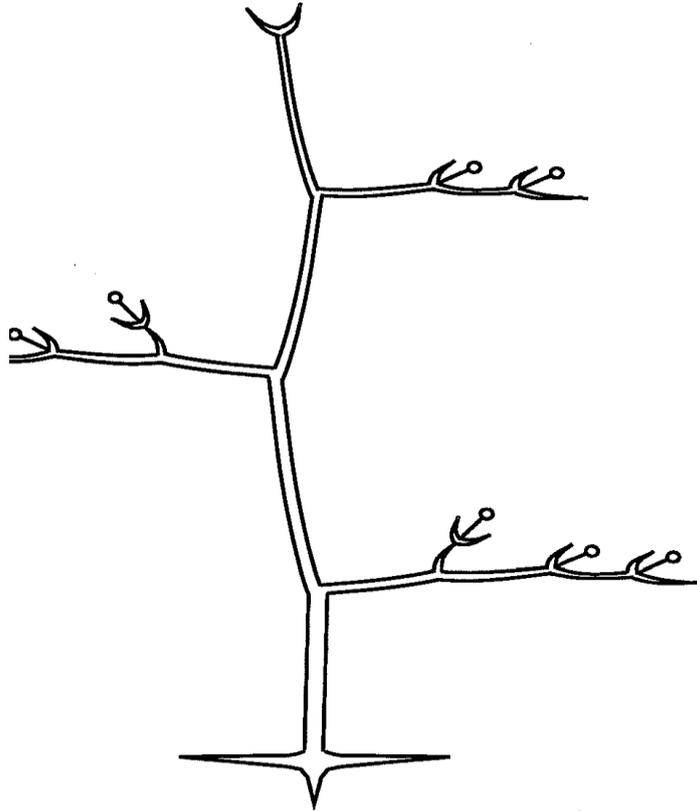
NB : Chez les plantes à modules différenciés, l'acquisition d'un tronc s'effectue suivant deux modalités. Elles caractérisent deux modèles architecturaux qui se rencontrent presque'exclusivement en régions tropicales.

- **Le modèle de *Koriba*.**

La construction est entièrement modulaire. La formation des modules relais en position subterminales est initialement identique à celle observée dans les modèles de Leeuwenberg mais très rapidement un relais se redresse et devient dominant.

Le processus se répète et la succession de ces modules privilégiés entraîne la formation d'un tronc.

Ex: le Balsa, *Ochroma lagopus* Swartz (BOMBACACEAE).

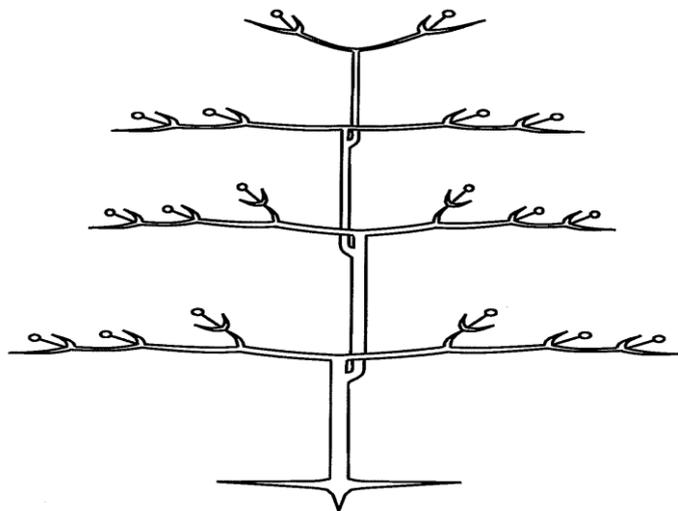


Le modèle de *Prevost*.

Les modules sont de deux types discernables dès leur formation. Les uns, proleptique, forment un tronc, tandis que les autres, sylleptiques, forment les branches.

Le tronc sympodiale est formé par une succession de modules orthotropes naissant sous les étages sub-terminaux de branches plagiotropes par substitution.

Ex: *Alstonia angustiloba* Miq. (APOCYNACEAE).

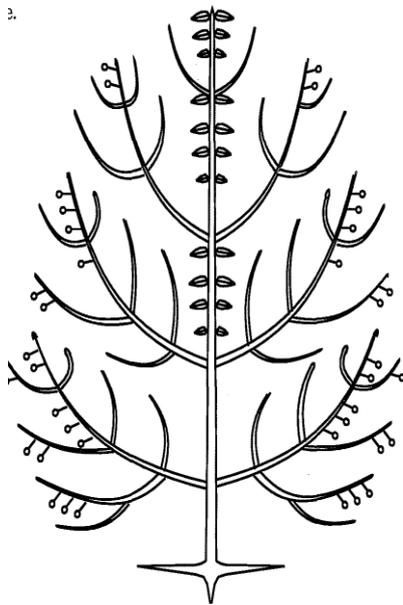


(C) Les plantes à ramification entièrement monopodiale

Les modèles de ce groupe forment un ensemble très homogène et à l'exception du modèle de Cook, sont particulièrement adaptés à la construction de grands arbres. La distinction entre tronc et branches est toujours nette mais reflète un degré de différenciation plus ou moins poussé.

Cinq modèles appartiennent à ce groupe.

- **Le modèle de *Rauh***



Le tronc et les branches sont orthotropes.

La croissance est rythmique.

La ramification est également rythmique.

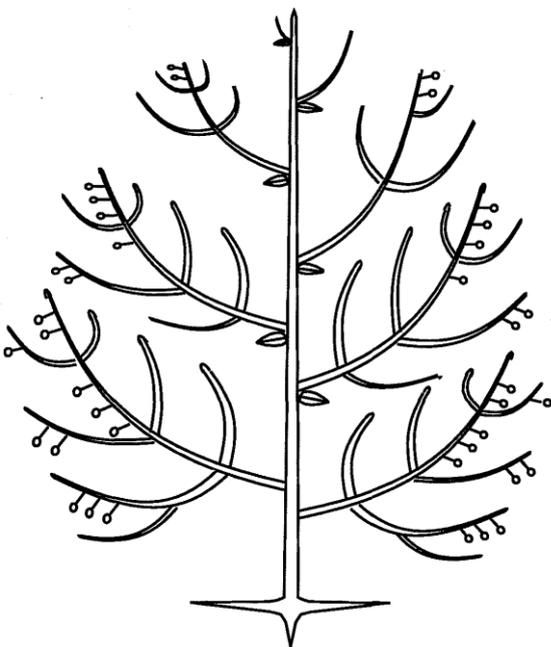
La sexualité latérale.

Ex: le Pin sylvestre, *Pinus sylvestris* L.

(PINACEAE).

Le Peuplier, le Chêne, le Cerisier.

- **Le modèle d'*Attims*.**



Le tronc et les branches sont orthotropes.

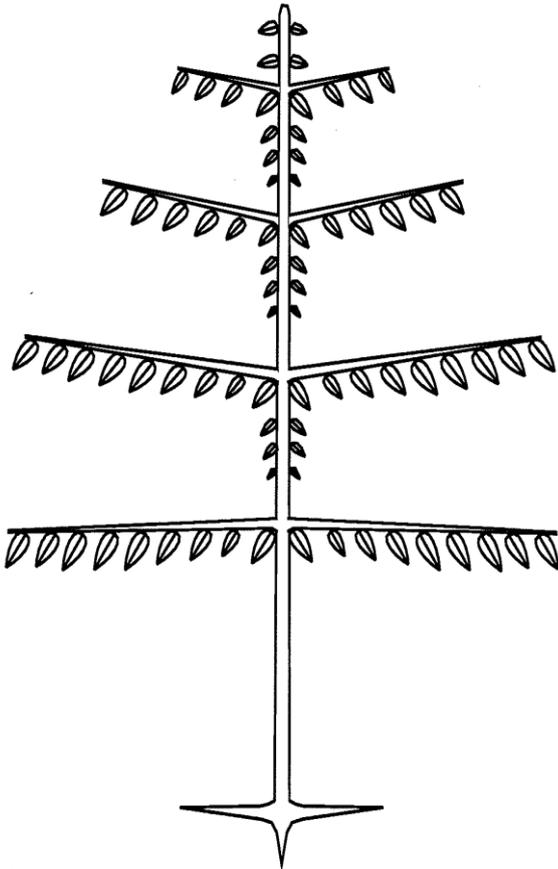
La ramification est continue ou diffuse

La sexualité toujours latérale.

Ex: les Palétuviers, *Rhizophora* spp.

(RHIZOPHORACEAE).

- Le modèle de *Massart*.



La croissance est rythmique.

Le tronc orthotrope forme des étages de branches plagiotropes.

Le système ramifié est monopodiale.

La sexualité peut être latérale ou terminale sur les branches.

Ex: l'If, *Taxus baccata* L. (TAXACEAE).

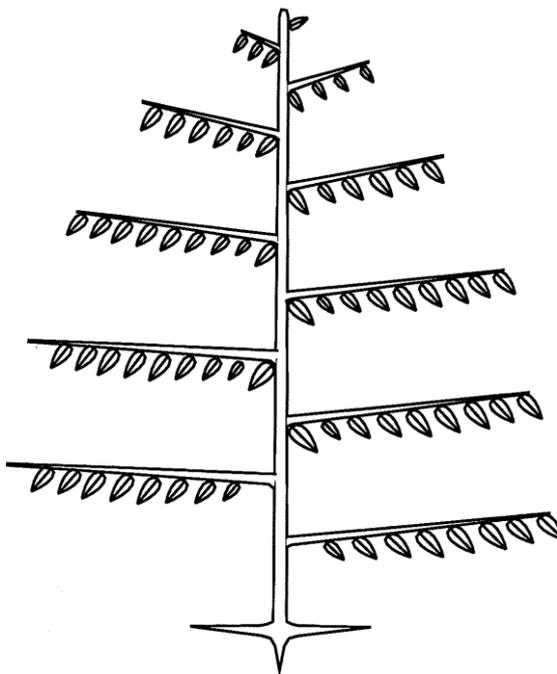
L'Épicéa.

Le Sapin.

Le Gingko.

Le Teck.

- Le modèle de *Roux*.



La croissance est continue.

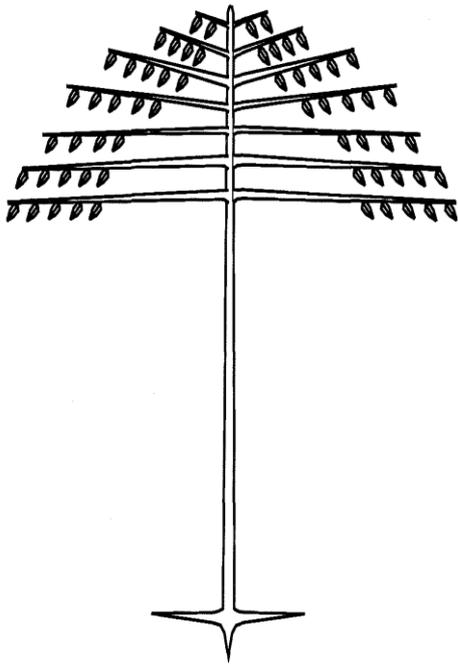
Le tronc orthotrope présente une ramification continue ou diffuse et forme des étages de branches plagiotropes

Le système ramifié est monopodiale.

La sexualité est essentiellement latérale.

Ex: le Caféier d'Arabie, *Coffea arabica* L. (RUBIACEAE).

- Le modèle de *Cook*.



Il correspond à une forme très spécialisée du précédent modèle de Roux.

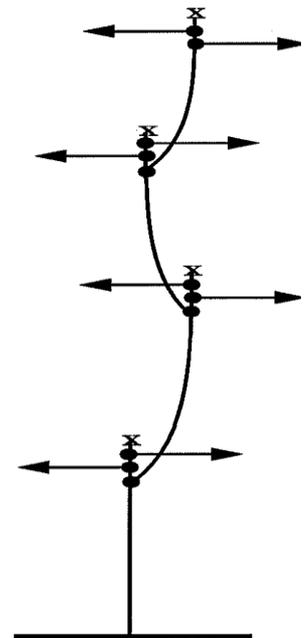
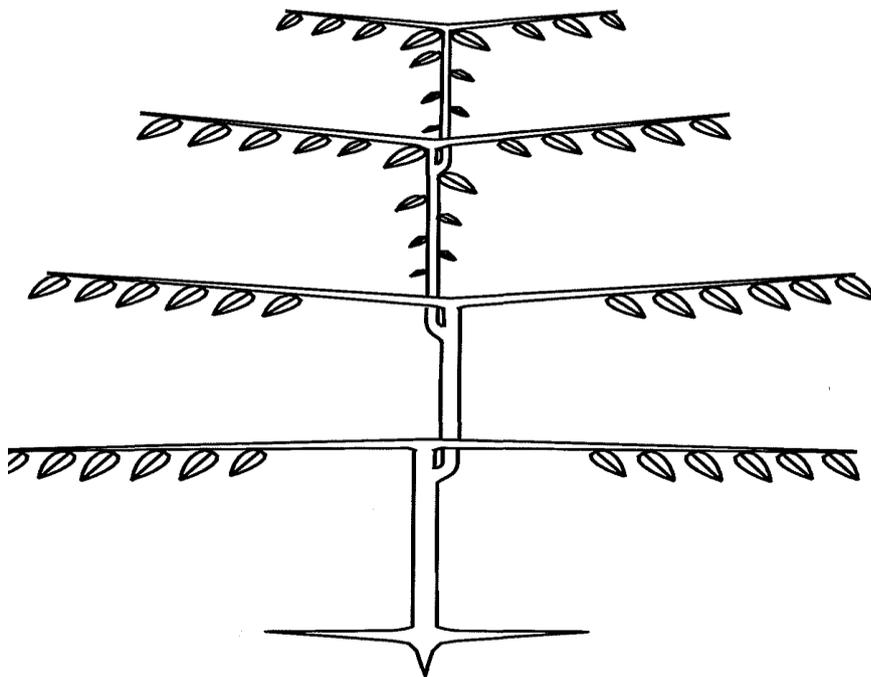
Les rameaux, dits phyllo morphiques, ont une croissance définie et tombent comme des feuilles après une durée de vie courte.

Ex: Plusieurs espèces du genre *Phyllanthus* L. (EUPHORBIACEAE).

(D) Les plantes combinant sympode et monopode

La ramification sympodiale peut affecter le tronc, ou plus fréquemment caractérise les branches latérales. On distingue:

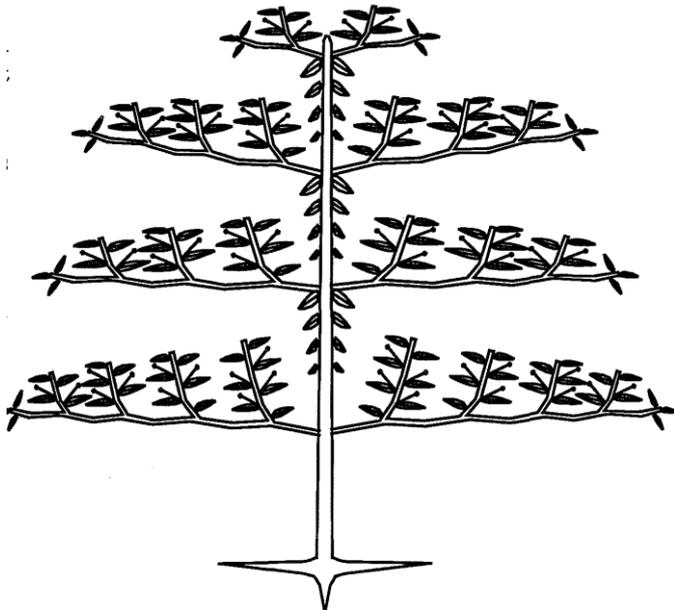
- Le modèle de *Nozeran*.



Le tronc, orthotrope, sympodiale, est formé par une succession de modules.
Ils portent chacun en position subterminales un étage de branches plagiotropes monopodiales.

Ex: le Cacaoyer, *Theobroma cacao* L. (STERCULIACEAE).

- **Le modèle d'Aubreville.**



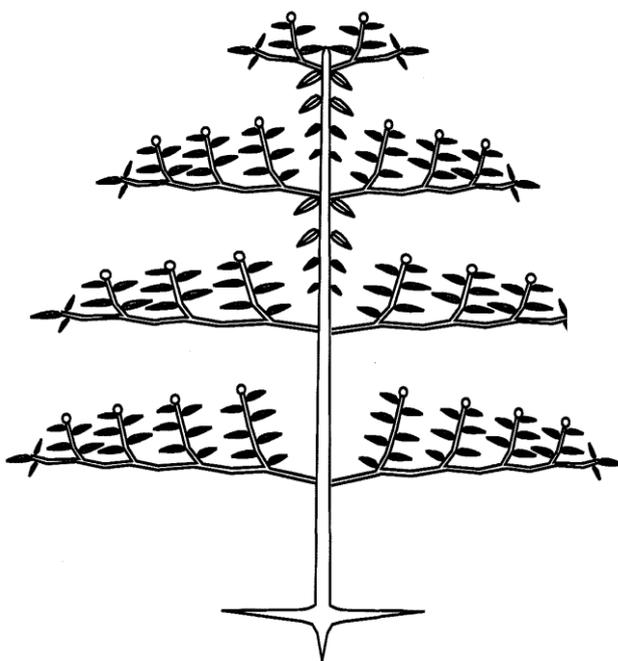
Croissance et ramification rythmiques.

Il porte des étages de branches plagiotropes par apposition.

La sexualité est latérale.

Ex: le Badamier, *Terminalia catappa* L. (COMBRETACEAE).

- **Le modèle de Fagerlind.**



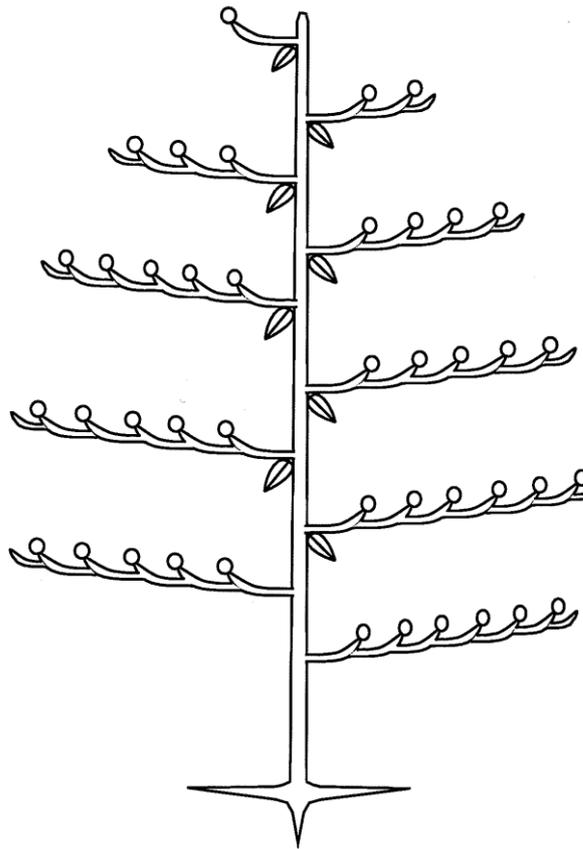
Le tronc est monopodial orthotrope à croissance et ramification rythmiques

Il porte des étages de branches plagiotropes par substitution.

La sexualité est terminale.

Ex: le Néflier du Japon, *Eriobotrya japonica* Lindl. (ROSACEAE).

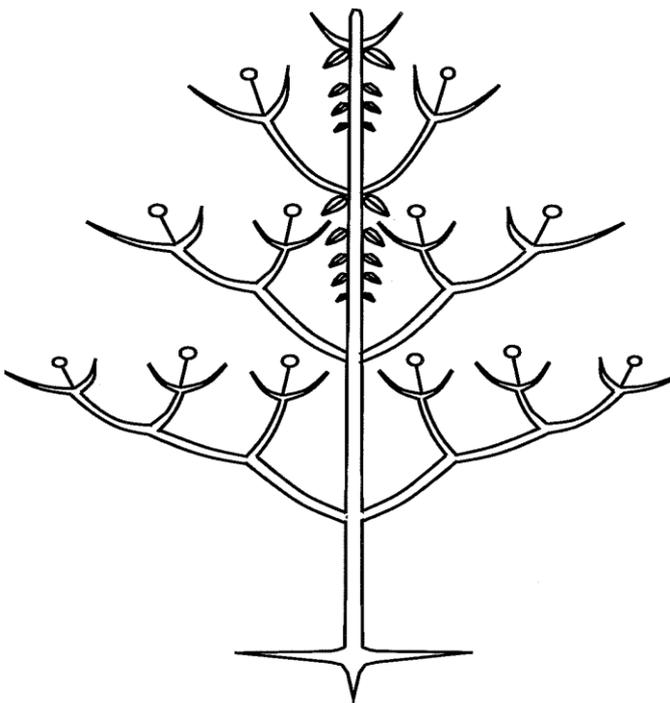
- Le modèle de *Petit*.



Le tronc monopodial orthotrope à croissance continue, présente une ramification continue ou diffuse et porte des branches plagiotropes par substitution.

Ex: le Cotonnier, *Gossypium hirsutum* L. (MALVACEAE).

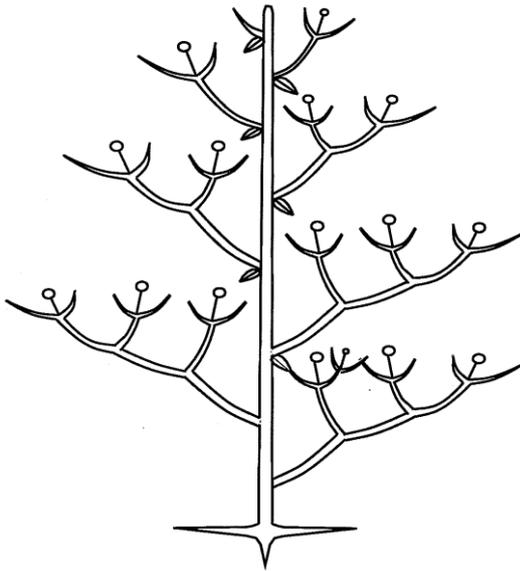
- Le modèle de Scarroneo



Le tronc est un monopode orthotrope qui porte des étages de branches orthotropes sympodiales à sexualité terminale.

Ex: le Manguier, *Mangifera indica* L. (ANACARDIACEAE).

- **Le modèle de *Stone*.**



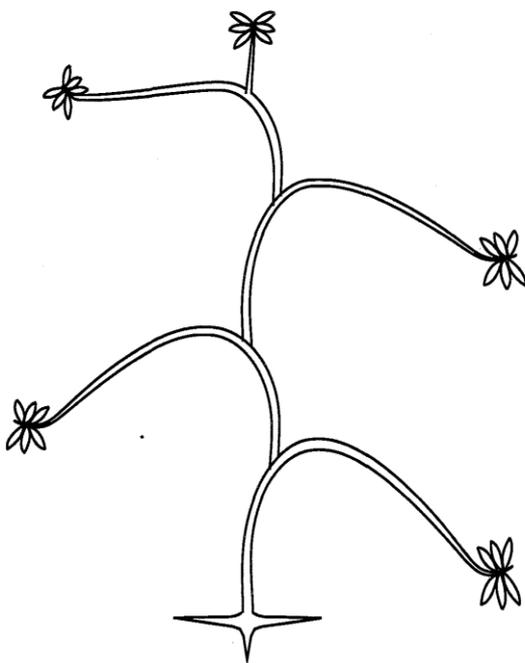
Il se distingue du précédent par une ramification continue ou diffuse0

**Ex: *Pandanus tectorius* Solando.
(PANDANACEAE).**

(E) Les plantes à axes végétatifs mixtes

Sont qualifiés de mixtes des axes dont la partie proximale et la partie distale ont des orientations différentes. La plante s'édifie généralement par un empilement sympodial d'axes mixtes.

- **Le modèle de *Champagnat*.**

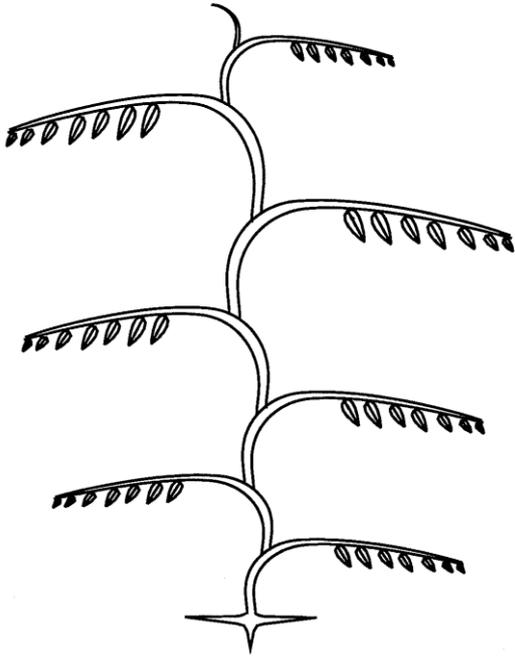


Il caractérise des plantes formées d'axes orthotropes qui s'affaissent dans leur partie distale.

Les relais de croissance apparaissent généralement dans la zone de courbure. Ba partie distale de ces axes forme les branches tandis que la succession des parties proximales peut former un tronc.

**Ex: Le Sureau noir, *Sambucus nigra* L.
(CAPRIFOLIACEAE).**

- Le modèle de *Troll*.

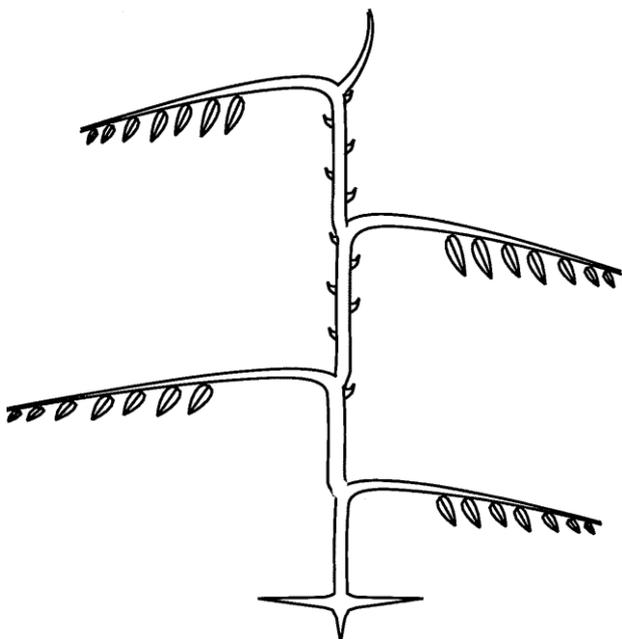


Tous les axes sont plagiotropes.

L'acquisition d'un tronc peut s'effectuer par la superposition de ces axes, par le redressement progressif de leur partie proximale ou par une combinaison de ces deux modalités.

Ex: Le Micocoulier, *Celtis australis* L. (ULMACEAE).

- Le modèle de *Mangenot*.



Il se construit par la superposition indéfinie d'axes mixtes très spécialisés dont la partie proximale orthotrope est suivie d'une partie distale plagiotrope.

Ex: *Strychnos* spp. (LOGANIACEAE).

Remarques importantes.

1. Les modèles architecturaux correspondent à des modes de croissance génétiquement déterminés.
2. Les facteurs du milieu influent généralement sur les aspects quantitatifs de l'architecture.
3. Lorsqu'ils provoquent des modifications qualitatives de l'architecture il s'agit alors de conditions environnementales extrêmes dont l'effet entraîne souvent un appauvrissement de la structure.
4. Une même plante peut changer de modèle architectural au cours de son développement.
5. des modèles différents peuvent être représentés par des espèces très proches systématiquement.
6. des "mutations" peuvent entraîner au sein d'une même espèce, le passage d'un modèle à un autre.

Au cours de l'ontogenèse ou de la phylogenèse, il est ainsi possible de passer progressivement d'un modèle à un autre.

Ainsi les modèles architecturaux représentent des formes statistiquement les plus probables pouvant apparaître au sein d'un même continuum architectural.

3.2.1. Le diagramme architectural

Le modèle architectural définit une stratégie de croissance d'une plante. Son identification s'effectue à partir de caractères trop généraux pour définir l'architecture exacte des individus d'une même espèce et la différencier de celle des individus d'une autre espèce.

"Le diagramme architectural est l'expression spécifique du modèle." (*Edelin, 1977*). Résultant d'une analyse plus fine que celle nécessaire à la détermination du modèle architectural d'une plante, le diagramme architectural est basé sur la diagnose complète de toutes les catégories d'axes végétatifs d'une espèce.

Au cours de son développement la plante met en place des axes suivant une séquence morphogénétique précise. Ces différents axes peuvent être groupés en catégories, dont

chacune correspond à un état de différenciation des méristèmes. Leurs propriétés sont reliées à leur numéro d'ordre.

Quels que soient la complexité d'une plante et le numéro d'ordre ultime qu'elle atteint au cours de son développement, le nombre de catégories d'axes (de numéros d'ordre) permettant de définir le diagramme des individus d'une même espèce est fini et petit. Pour chaque catégorie d'axes, outre les caractères architecturaux déjà décrits, sont notées toutes les caractéristiques botaniques pouvant servir à leur identification précise et dont la liste est illimitée:

- 1. Direction de croissance et géométrie.**
- 2. Phyllotaxie, forme et taille des feuilles.**
- 3. Présence ou absence de lignification.**
- 4. Caducité.**
- 5. Présence (et positionnement) ou absence de sexualité.**

L'ensemble de ces résultats peut être figuré sous forme de tableau qui, accompagné d'un schéma proche de celui représentant le modèle architectural et incluant les caractéristiques de chaque axe, constitue la diagramme architectural.

Ainsi le diagramme architectural représente l'unité élémentaire fondamentale architecturale et fonctionnelle d'une espèce. C'est l'expression directe de son architecture élémentaire.

3.2.2. La réitération

La réitération est un processus morphogénétique par lequel la plante duplique totalement ou partiellement son architecture (*Oldeman, 1972, 1974*). Le résultat de ce processus est un *complexe réitéré*.

D'un individu unique, formant une entité architecturale à l'état jeune, on passe donc progressivement à une colonie d'individus architecturalement identiques chez l'arbre adulte.

A. Réitération totale-réitération partielle.

La réitération peut dupliquer la totalité du diagramme architectural d'une plante. Il s'agit alors d'une réitération totale.

Elle aboutit à la formation d'un complexe réitéré total, identique au modèle initial.

Lorsque la plante ne duplique pas entièrement le diagramme, la duplication n'affecte que les numéros d'ordre périphériques.

Il s'agit d'une réitération partielle qui édifie un complexe réitéré partiel.

B. Réitération proleptique-réitération sylleptique

Lorsque la plante est jeune, elle se développe conformément à son modèle initial de croissance.

Parmi les méristèmes formés, certains interviennent directement dans la formation des rameaux séquentiels tandis que d'autres entrent en dormance de façon plus ou moins prolongée.

A partir d'un certain degré de maturation de la plante conforme à son architecture de base, ces bourgeons dormants peuvent être réactivés.

Des complexes réitérés naissent alors à partir de méristèmes latents ou néoformés.

On parle de réitération proleptique.

- Réitération adaptative

Dans le cas où la réitération se manifeste sans traumatisme pour origine, on parle de réitération adaptative.

Elle est particulièrement spectaculaire chez les arbres où elle détermine la mise en place de la cime (Edelin, 1977, 1981, 1984, 1986).

Il s'agit d'un processus de duplication qui intervient au cours du développement normal de l'arbre à partir d'un certain seuil de différenciation et s'exprime de façon spécifique en fonction de chaque espèce..

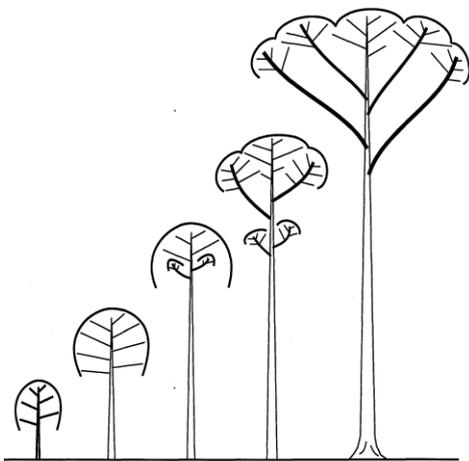


Illustration : La réitération adaptative proleptique.

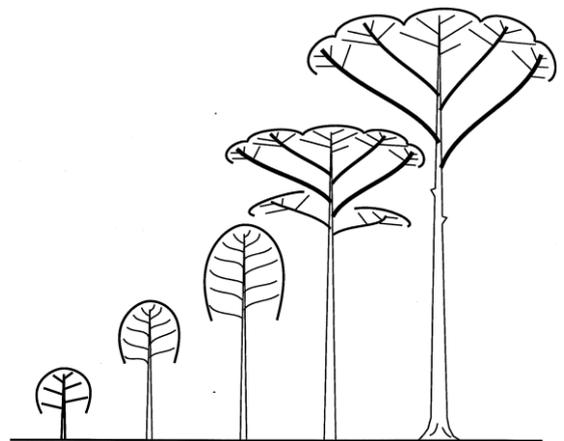


Illustration: la réitération adaptative sylleptique

Remarque : La réitération adaptative peut être proleptique ou sylleptique. Elle peut également être totale ou partielle.

Réitération traumatique

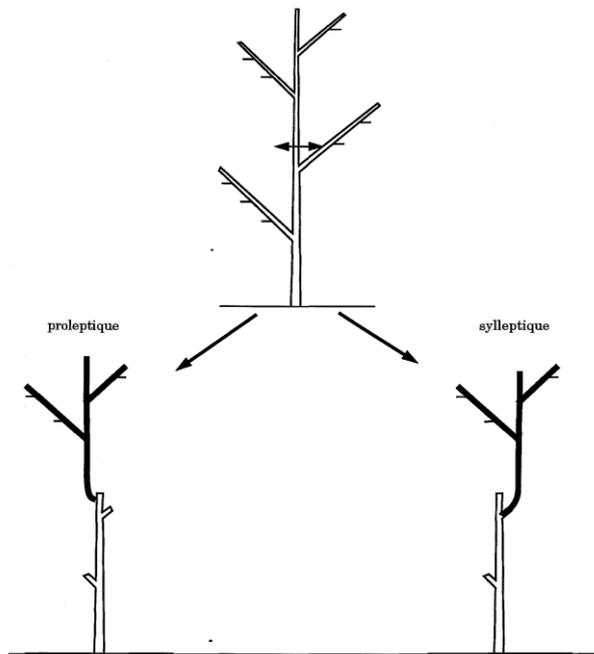


Illustration: Réitération traumatique

Si la réitération se manifeste à la suite d'un traumatisme, on parle de réitération traumatique.

Il s'agit d'un processus qui régénère la partie blessée et peut intervenir à tout moment au cours du développement d'une plante en dehors de sa croissance "normale".

Le déclenchement de la réitération traumatique a pour origine la suppression d'une dominance apicale qui se traduit par le développement de bourgeons latents ou la dédifférenciation du méristème apical d'axes sous-jacents.

La réitération traumatique peut être proleptique ou sylleptique.

La réitération peut également être totale ou partielle.

Remarques importantes

La réitération permet d'accroître la ramification d'un organisme, mais ne s'exprime pleinement que si les conditions écologiques sont favorables à la croissance.

L'apparition de la réitération adaptative totale traduit la diminution progressive du pouvoir organisateur du tronc (disparition lente de la dominance apicale).

De la germination à la mort, le développement d'une plante apparaît comme l'expression d'une suite régulière et ordonnée de fonctionnement méristématique au sein d'une séquence précise d'événements.

A chaque étape de cette séquence, des caractères morphologiques et physiologiques apparaissent tandis que d'autres sont peu à peu masqués. La croissance d'une plante est le reflet d'un véritable "mouvement morphogénétique" au sens de *Nozeran (1978a)*.

Au cours de la vie de l'organisme, il peut donc exister de nombreux retours en arrière.

La réitération est l'une des plus évidentes manifestations de ce mouvement morphogénétique cyclique.

4. **Abscission -Sénescence**

4.1. **Abscission**

L'*abscission* est un terme utilisé dans plusieurs domaines de la biologie pour désigner l'effusion de différentes parties de l'organisme. En botanique, l'abscission désigne un processus physiologique entraînant la séparation d'organes végétaux tels que le pétiole, les bourgeons, les fleurs et fruits, à la suite de la formation d'une assise de suber à leur base.

En botanique, l'abscission s'oppose directement au phénomène de marcescence (brassin stéroïde). Le processus physiologique de l'abscission se termine par la chute des feuilles, des fleurs, des fruits et parfois des rameaux d'une plante. Il est déclenché par une augmentation de la teneur en éthylène ($H_2C=CH_2$) dans les tissus. Au niveau de la zone de contact entre l'axe et le pétiole ou le pédoncule, des cellules se différencient: elles s'imprègnent de subérine et la couche moyenne s'hydrolyse, ce qui conduit à l'apparition d'une zone annulaire fragile qui sera le site de rupture du pétiole ou du pédoncule.



Photo N° 03 : Indications des diverses zones d'abscission des hypanthes des fruits d'une nectarine

Dans les végétaux, l'abscission d'une partie permet soit de jeter un membre qui n'est plus nécessaire, comme une feuille pendant l'automne, ou une fleur qui survit à la fécondation, soit à des fins de reproduction. La plupart des plantes feuillues perdent leurs feuilles par abscission avant l'hiver, alors que les plantes persistantes abscissent en permanence leurs feuilles. Une autre forme d'abscission est la chute des fruits, quand une plante se sépare d'un fruit encore immature, afin de conserver les ressources nécessaires pour porter d'autres fruits à leur maturité. Si une feuille est endommagée, une plante peut également s'en séparer pour conserver l'eau ou l'efficacité photosynthétique, selon les "coûts" à la plante dans son ensemble. La couche d'abscission est de couleur vert-grisâtre.

L'abscission peut également se produire dans les feuilles prématurées comme un moyen de défense de la plante. L'abscission des feuilles prématurées se produit en réponse à une infestation par des pucerons responsables de la galle. Par abscission des feuilles qui servent d'hôtes à la galle des pucerons, les plantes diminuent massivement la population de ravageurs, comme 98% des pucerons. L'abscission est sélective, et la possibilité de laisser tomber les feuilles augmente lorsque le nombre de galles augmente. Une feuille avec trois ou plus de pucerons de la galle était quatre fois plus susceptibles d'être "éjectée" qu'une feuille avec un seul puceron, et 20 fois plus susceptibles de tomber qu'une feuille saine.

- La sénescence



Photo N° 04 : Plant de bourrache en décomposition (sénescence) à la fin de son cycle.

- Chez les **plantes annuelles**, les réserves énergétiques constituées pendant la croissance de la plante sont consacrées à la formation des graines qui serviront à préserver l'espèce. Une fois les graines formées et dispersées, la plante entière meure. On parle de sénescence.

- Chez les plantes, la sénescence peut cependant ne pas toucher toute la plante mais seulement une partie comme les feuilles ou les fruits. Cette dégénérescence des feuilles, des fleurs, des fruits arrive à des temps précis. Elle peut par exemple être fonction des saisons. La sénescence chez les plantes c'est donc tout simplement par exemple:

- Les **fruits** qui mûrissent. Leur couleur change dû d'une part à la diminution de la chlorophylle, d'autre part à l'augmentation des pigments jaunes, oranges et rouges. Des sucres sont libérés, le fruit se détériore et libère les graines. Les bactéries et les champignons participent ensuite à sa décomposition.
- Les **fruits** qui tombent des arbres. Quand elles sont mûres, les pommes, les poires, les noisettes tombent des arbres.
- Les **feuilles** qui tombent des arbres. Les feuilles jaunissent tombent en groupe dans le cas des arbres caduc. Pour les autres, elles tombent individuellement, une par une.
- **Les causes de la sénescence chez les plantes et les arbres.**

La sénescence des feuilles, par exemple, peut être due, en dehors du vieillissement naturel, à de nombreux facteurs environnementaux comme:

- la température,
- la sécheresse,
- le défaut en approvisionnement en éléments nutritifs,
- l'attaque d'agents pathogènes
- les variations d'éclairement

Comme dans le cas de la croissance, le vieillissement est contrôlé par des hormones. Ces hormones répondent à des stimuli extérieurs (climat,...) et contrôlent le moment où les fruits muriront et pourriront, les feuilles tomberont,... Ces signaux environnementaux externes, comme les changements saisonniers (température ou de longueur de jour) et internes (biochimique), induisent plus ou moins 2 catégories d'hormones, celles qui les protègent de la sénescence (auxine, cytokine, gibbérelline) et celle qui l'induit (gaz éthylène, acide abscissique).

Références Bibliographique.

1. Quelques aspects physiques du développement végétal. Physique :Francis Corson .
Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2008. Français.
2. *Encyclopædia Universalis* [en ligne], URL : <http://www.universalis.fr/encyclopedie>.
3. *L'architecture des plantes* – Morphologie : Unité de modélisation des Plantes.
CIRAD / GERDAT-
4. La Gazette des Plantes : Propulsé par WordPress.com.
5. Plantes et botanique.