

LA CROISSANCE CELLULAIRE ET
CONTRÔLE DE LA MORPHOGENÈSE

-C-

Le développement d'une plante exige d'une part une croissance des cellules produites par les méristèmes, d'autre part des contrôles s'exerçant à divers niveaux et responsables du port définitif de la plante.

Comment est assurée la croissance des cellules ?

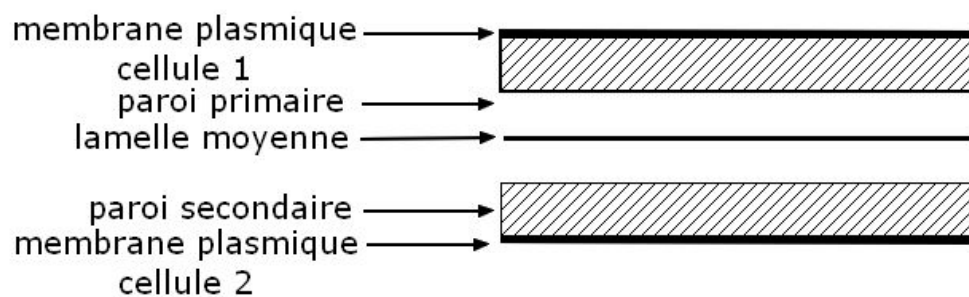
Quels types de contrôles s'exercent sur la morphogenèse ?

1. La croissance cellulaire.

L'une des caractéristiques des cellules végétales est qu'elles possèdent une paroi. La présence de cette paroi conditionne la croissance.

a) La paroi végétale n'a pas toujours la même structure.

La paroi d'une cellule végétale adulte est composée de plusieurs couches (Document 21)



La paroi comporte plusieurs parties mises successivement en place. Suite à la mitose, une cloison primitive s'édifie et sépare les 2 cellules filles (Voir B) : la lamelle moyenne.

La lamelle moyenne est composée principalement de composés pectiques, sans cellulose. Les pectines sont des polysaccharides adhésifs. Le rôle de cette lamelle moyenne est d'assurer l'adhésion entre les cellules. De chaque côté de la lamelle moyenne, chaque cellule fille en croissance élabore sa propre paroi. Il se forme dans un premier temps une paroi primaire extensible épaisse de 1 à 3 μm . La paroi primaire comporte un peu de cellulose, polymère de glucose formant des microfibrilles contenant des polysaccharides (pectines, hémicelluloses) et quelques protéines comme l'extensine (Document 22).

La paroi secondaire est principalement constituée de cellulose, elle forme une structure résistante, indéformable qui assure la protection de la cellule et le soutien de la cellule. On parle de paroi squelettique.

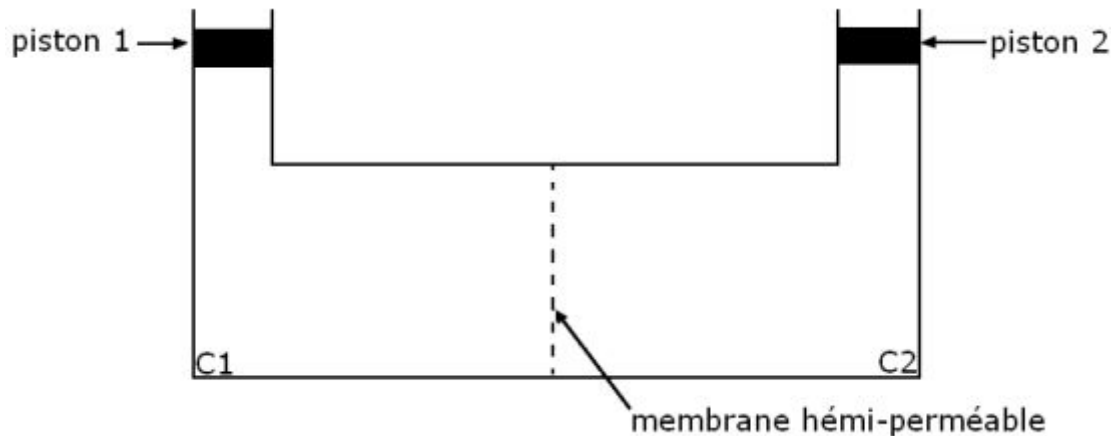
Toutes les cellules végétales possèdent une lamelle moyenne et une paroi primaire et cet ensemble est extensible. En revanche, seules les cellules adultes ont une paroi secondaire inextensible ce qui rend leur croissance impossible.

Comment les cellules peuvent –elles grandir ?

b) L'allongement des cellules = l'élongation cellulaire.

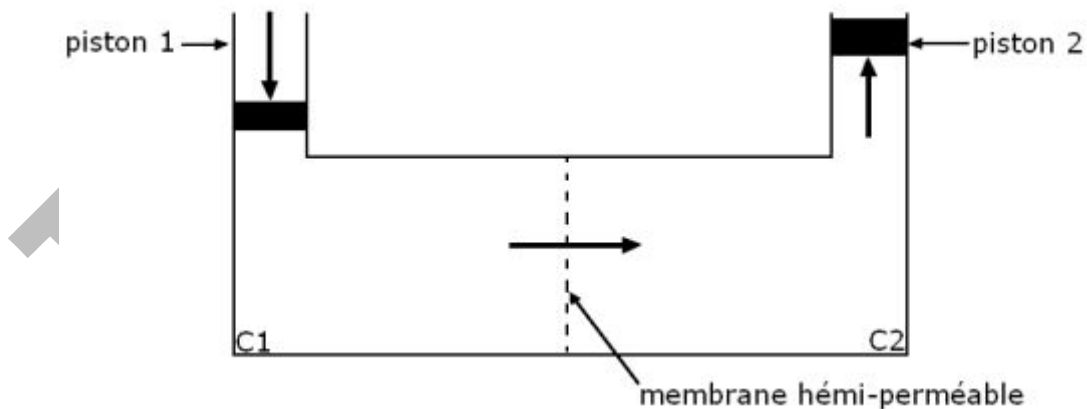
⇒ Approche expérimentale

Considérons dans un premier temps deux compartiments liquidiens C1 et C2, de volume V1 et V2. Ces 2 compartiments sont séparés par une membrane hémiperméable, c'est-à-dire perméable à l'eau, mais pas aux substances dissoutes. Les 2 compartiments sont, dans un premier temps, à l'équilibre.



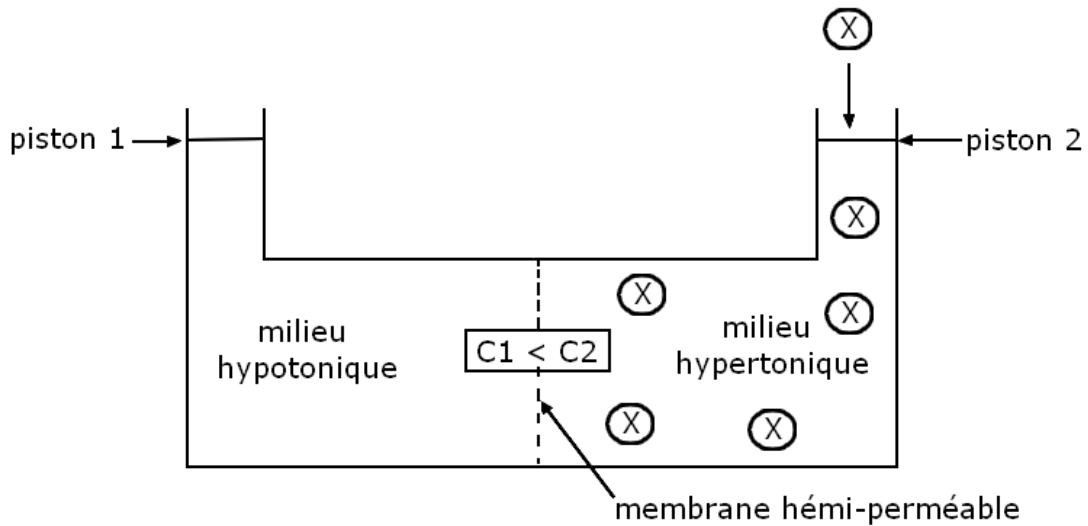
1^{ère} situation :

Avec le piston 1, on exerce une pression sur le compartiment 1. Le résultat est un passage d'eau du compartiment où règne la plus forte pression vers le compartiment où règne la plus faible pression. L'eau se déplace selon le gradient de pression. On aboutit à un nouvel état d'équilibre.



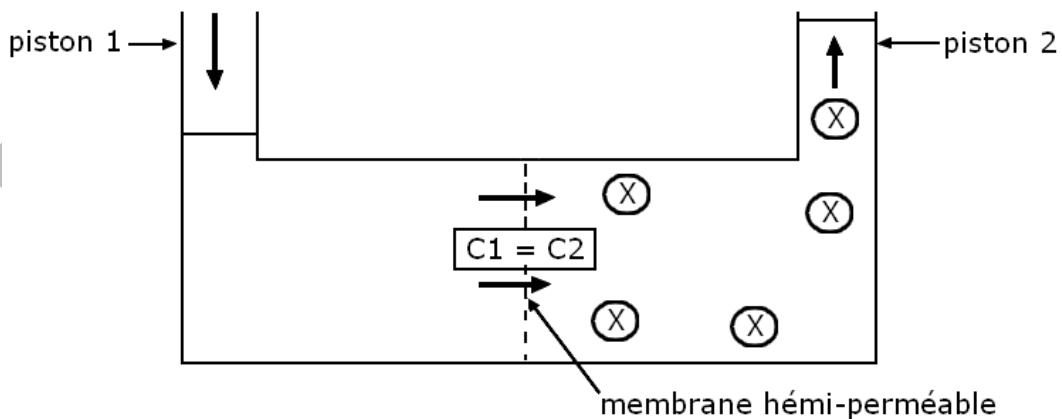
2nd situation :

On reprend le dispositif de départ. Les 2 compartiments ont le même volume et ils présentent la même concentration en substances dissoutes, on dit qu'ils sont isotoniques.



Puis on verse dans le compartiment 2 un solut  X qui ne peut traverser la membrane h mi-perm able. Le syst me est alors en d s quilibre : on dit que le compartiment 2 est plus concentr  en substances dissoutes est hypertonique, le compartiment 1 est hypotonique.

Pour que l' quilibre puisse s' tablir, il faudra revenir   une  galit  de concentration entre les 2 compartiments. Pour cela, le solut  ne pouvant pas traverser la membrane h mi-perm able, c'est le solvant, ici l'eau, qui va se d placer. Ce d placement d'eau s'effectue du compartiment le moins concentr  en solut  X (le C1) vers le compartiment le plus concentr  en X (C2) qui va  tre dilu . Un nouvel  quilibre est atteint.



Un d placement d'eau est observ  d'un compartiment hypotonique vers un compartiment hypertonique. Il s'agit d'un ph nom ne d'osmose.

Osiose : Passage d'un solvant, en g n ral l'eau, au travers d'une membrane h mi-perm able, d'une solution dilu e vers une solution concentr e ou d'eau pure vers une autre solution.

Lors de cette seconde situation, le déplacement d'eau observé rappelle celui qui a été vu dans la première situation. Ainsi la différence de concentration entre les 2 compartiments est à l'origine d'une différence de pression qui a poussé l'eau du compartiment 1 vers le compartiment 2. Cette pression est appelée pression osmotique.

Pression osmotique :

Elle se définit comme la pression minimum qu'il faut exercer pour empêcher le passage d'un solvant dans une solution séparée d'une solution moins concentrée par une membrane héli-perméable. La pression osmotique est proportionnelle à la concentration relative du soluté de part et d'autre de la membrane et à la température.

⇒ Application du principe à une cellule (Document 22).

1^{er} cas :

La cellule est placée dans un milieu qui lui est hypertonique, on observera un passage d'eau à travers la membrane plasmique, par osmose, du compartiment hypotonique (le cytoplasme) vers le compartiment hypertonique (le milieu extracellulaire). La cellule perd de l'eau, elle est alors dite plasmolysée.

Plasmolyse : Passage d'une partie de l'eau vers le milieu extérieur lorsque la cellule est placée dans un milieu hypertonique.

2^{ème} cas :

La cellule est placée dans un milieu hypotonique, il se produit une entrée d'eau dans la cellule. Le volume de la cellule augmente, on dit qu'elle est turgescente.

Turgescence : Etat d'une cellule gonflée par la pression interne élevée.

Quel est le rôle de l'osmose dans l'élongation des cellules végétales ?

⇒ Le rôle de l'osmose dans l'élongation des cellules végétales.

Nous avons vu que la paroi primaire est souple, déformable et extensible.

Dans une cellule qui grandit, de l'espace nouveau disponible se crée. Cet espace est en grande partie occupé par des vacuoles. Une vacuole est un compartiment de la cellule délimité par une membrane, le tonoplaste.

Les vacuoles contiennent un liquide riche en eau dans lequel de nombreuses substances sont dissoutes (ions minéraux, saccharose, AA, ...). Ces substances dissoutes créent un appel d'eau de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule. Il en résulte une pression appelée pression de turgescence.

Pression de turgescence : Pression exercée sur la paroi cellulaire par le liquide vacuolaire qui plaque le cytoplasme contre son enveloppe (Document 24).

Cette pression de turgescence produit la force nécessaire au gonflement de la cellule et est ainsi le « moteur » de l'allongement cellulaire. L'état physiologique normal d'une cellule végétale, en croissance ou pas, est l'état turgescent.

L'autre rôle de la paroi est d'empêcher la cellule d'éclater (voir Exercice 11).

Lorsque la cellule vieillit, la mise en place de la paroi secondaire non extensible arrête l'allongement cellulaire.

Comment est contrôlée l'élongation cellulaire ?

2. Le contrôle de l'élongation cellulaire : le rôle de l'auxine.

a) Mise en évidence de l'action des facteurs de croissance.

Nous allons mettre en évidence l'intervention de facteurs de croissance à partir d'expériences simples (Document 25).

Travaux de Darwin (1880)

Si l'on éclaire latéralement, et de manière asymétrique un jeune plant de graminées (blé, avoine ...), le coléoptile (gaine formant un manchon autour des 1ères feuilles embryonnaires en croissance subit une courbure). La pointe du coléoptile se trouve dirigée vers la source lumineuse. On dit qu'il présente un phototropisme positif.

Cette courbure ne s'observe pas si l'extrémité du coléoptile est sectionnée, pas plus que si l'extrémité du coléoptile est masquée par un capuchon opaque.

De ces expériences, on en conclut que l'extrémité du coléoptile se comporte comme une zone réceptrice de lumière.

Expériences de Boysen-Jensen (1910-1913)

Celui-ci montre qu'en remettant la pointe d'un coléoptile sur un coléoptile décapité, on restitue à ce dernier la sensibilité phototropique. Il constate aussi que la transmission du stimulus phototropique n'est pas interrompue par une couche de gélatine ni par l'interposition d'une lamelle de mica du côté éclairé (du côté de l'ombre, au contraire, elle arrête la transmission).

Expériences de Paàl (1919)

Il confirme les expériences de Boysen-Jensen. Il constate que si la pointe du coléoptile est mise non pas dans l'axe du coléoptile soumis à un éclairage uniforme : la dissymétrie causée par le décalage de la pointe du coléoptile s'est révélée équivalente à une dissymétrie d'éclairement.

Le stimulus ainsi produit peut gagner la région de courbure, même à travers une couche de gélatine mais non à travers une couche de beurre de cacao, ni au travers d'une lame de mica ou de platine.

- ⇒ La courbure phototropique est due à une substance de corrélation, et non pas à un phénomène électrique ; cette substance n'est pas liposoluble (car elle aurait franchi le beurre de cacao) mais hydrosoluble car elle n'est pas arrêtée par une couche de gélatine.

Expériences de Söding (1923-1925)

Les recherches précédentes concernaient la courbure phototropique. Söding a montré que les résultats de Paal pouvaient être transposés à la croissance linéaire dans un milieu isotrope.

Ainsi était établie l'existence d'une hormone de croissance sécrétée par la pointe et gagnant la zone d'élongation.

Went, en 1928, a extrait cette substance et mis au point son « test avoine » (Document 26) lui permettant de déceler et de doser les substances de croissance dans les tissus végétaux. Ce test a permis aux chimistes Kögl et Haagen-Smit (1931) de purifier la substance qu'ils nommèrent auxine (du grec auxesis, croissance). Ainsi l'auxine fut la première hormone végétale découverte.

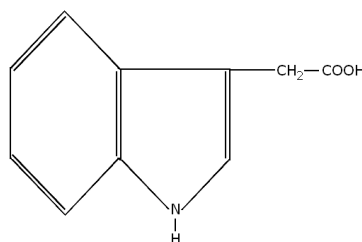
A l'heure actuelle, pour être considérée comme une hormone végétale, une substance doit remplir plusieurs fonctions :

- être fabriquée par la plante elle-même ;
- être active à trais faible dose ;
- véhiculer une information à ces cellules sensibles à son action, les cellules cibles, dont elle modifie le fonctionnement.

Après avoir agi, une hormone est ensuite dégradée.

b) L'auxine : nature chimique, lieux de synthèse et migration propriétés physiologiques.

On doit parler des auxines car il s'agit en fait d'un groupe de substances, la plus caractéristique étant l'Acide Indole-Acétique ou AIA (en français) ou IAA (en anglais).



La fabrication de l'auxine a lieu dans les apex des tiges, dans les méristèmes et les jeunes feuilles des bourgeons terminaux, à partir d'un AA, le tryptophane. Une fois fabriquée, l'hormone migre vers ses cellules cibles. Cette migration s'effectue beaucoup plus facilement des apex vers la base des organes qu'en sens inverse, on dit que le transport de l'auxine est polarisé.

L'auxine contrôle la croissance cellulaire en stimulant l'augmentation de taille des cellules (auxèse). Cette augmentation de taille est principalement due à l'élongation cellulaire. L'élongation des cellules en croissance a lieu pour des concentrations d'auxine qui varie de 10^{-7} à 10^{-5} g/mL.

L'auxine agit également, sur la différenciation cellulaire en provoquant la formation de racines latérales et de tissus conducteurs (rhizogenèse)

N.B. : Il existe des auxines de synthèse.

c) Une double action de l'auxine sur la croissance cellulaire.

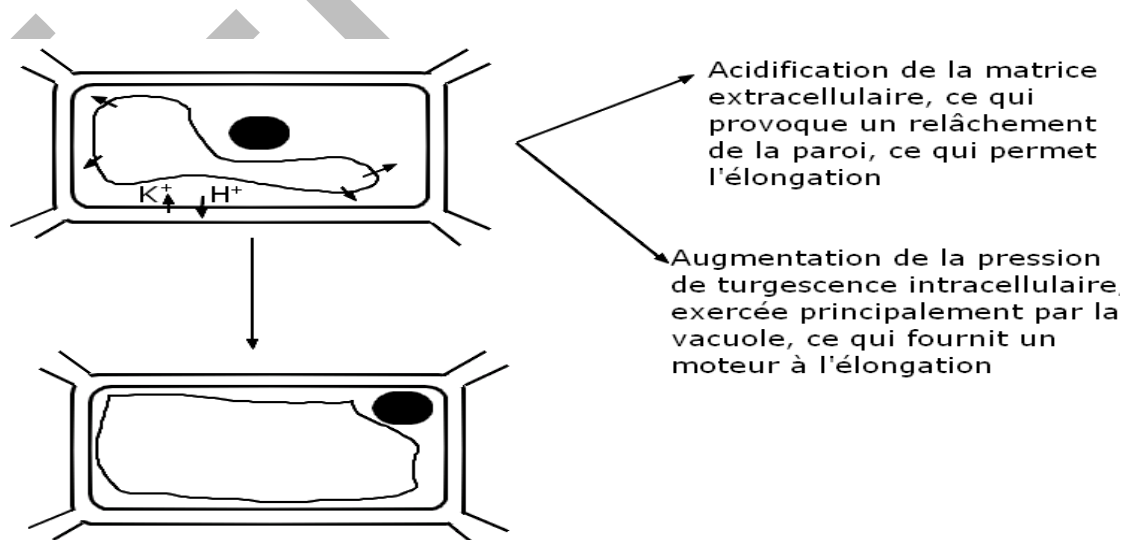
Comme toutes les hormones, l'auxine agit à distance, sur des cellules ou tissus cibles qui lui sont spécifiques. Ces cellules ou tissus cibles possèdent les récepteurs sur lesquels l'hormone pourra venir se fixer.

L'auxine stimule l'élongation de ses cellules cibles spécifiques et ceci par l'intermédiaire de 2 actions :

⇒ Action à court terme sur la plasticité de la paroi.

L'auxine stimule l'expulsion d'ions H^+ par la cellule, en échange d'ions K^+ . Ceci passe par une stimulation de l'activité de protéines enzymatiques membranaires, dont le rôle est d'assurer un échange H^+/K^+ .

La stimulation de cet échange ionique a 2 conséquences principales :



=> 1. Augmentation de la pression de turgescence
 2. Augmentation de la plasticité pariétale → **ELONGATION CELLULAIRE**

Le relâchement pariétal est dû à une diminution du pH, les liaisons hydrogène entre la cellulose et la pectine se rompent. Des enzymes de la paroi appelées glucanases agissent à pH acide pour rompre les liaisons covalentes. Tous les différents éléments de la paroi primaire ne sont plus cohésifs, la paroi se déforme : on parle de plasticité pariétale.

⇒ Action à plus long terme sur l'expression de gènes codant pour des protéines intervenant spécifiquement dans l'élongation cellulaire.

L'emploi de techniques récentes comme l'électrophorèse bidimensionnelle a montré que l'auxine stimule la synthèse d'ARN spécifiques. Ces ARN sont ensuite traduits en protéines enzymatiques nécessaires à la fabrication des composants de la paroi (voir schéma en fin de cours).

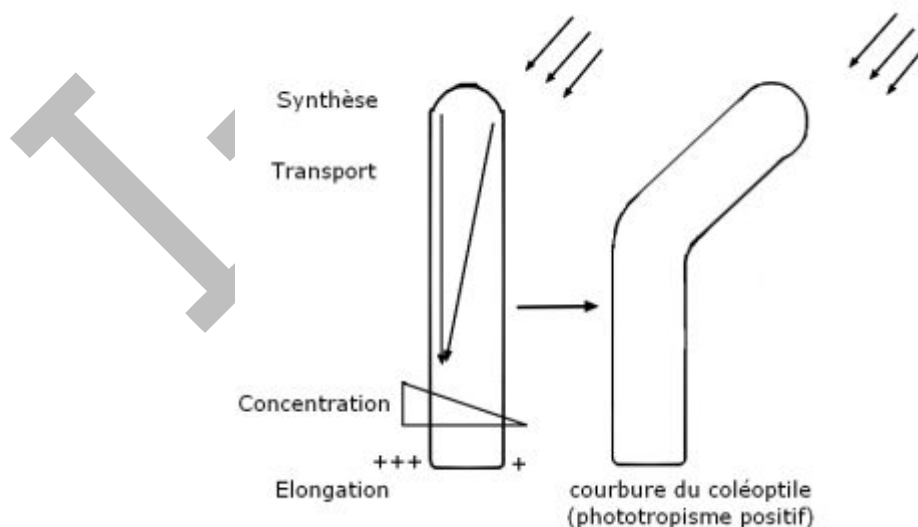
3) La participation des hormones à la morphogenèse végétale

a) La répartition de l'auxine modifie le développement.

⇒ L'influence de la lumière : le phototropisme.

Le phototropisme est dû à une différence de croissance entre la face éclairée et la face obscure, on peut supposer que la courbure provient d'une inégale distribution de l'auxine. Le Document 27 vérifie cette hypothèse : la face éclairée d'un coléoptile en éclairage latéral contient nettement moins d'auxine que la face sombre : 30% de l'auxine totale contre 70% après 3 heures d'exposition.

Il est donc compréhensible que la face sombre s'allonge davantage.



Les phénomènes se présentent de la même façon pour les tiges. Mais pour les racines, les phénomènes sont inversés, car en général toute élévation du taux de l'auxine entraîne une diminution de la croissance. C'est donc la face sombre qui se courbe le moins, le phototropisme est négatif.

Comment la lumière modifie-t-elle la répartition de l'auxine ?

L'hypothèse la plus simple serait d'admettre qu'il y a une photooxydation de l'auxine du côté la plus éclairée.

Elle est valable dans les conditions naturelles avec de très forts éclaircissements et des expositions prolongées à la lumière. Pour les éclaircissements plus faibles, la lumière provoque une migration de l'auxine vers les régions non éclairées de la plante (Document 28).

⇒ Auxine et dominance apicale

L'inhibition des bourgeons peut avoir différentes causes, mais la plus générale est celle exercée par le bourgeon apical ou dominance apicale.

La dominance apicale est en partie responsable du port des arbres lorsqu'elle est faible, toutes les branches se développent sensiblement de la même façon, lorsqu'elle est forte, le bourgeon apical se développe beaucoup plus que les autres et on assiste à un port « en flèche » dans le cas des Conifères.

Le fait que c'est le bourgeon apical qui est responsable de l'inhibition du bourgeon sous-jacent par une expérience de Thiman et Skoog de 1934 sur la Fève (Document 29).

En sectionnant le bourgeon apical, on lève l'inhibition, le bourgeon axillaire situé le plus près de la section se développe et prend le relais du bourgeon enlevé puis il exerce une dominance sur les bourgeons sous-jacents.

Plusieurs théories ont été avancées pour rendre compte de la dominance apicale et plus exactement de l'inhibition apicale. Le bourgeon apical sécrète de l'auxine qui est inhibitrice du développement des bourgeons, l'hypothèse est plausible car Thimann et Skoog ont montré (Document 29) que l'inhibition d'un bourgeon axillaire peut être rétablie par une application d'auxine.

Cette dominance apicale s'explique par le fait que le bourgeon terminal fabrique de l'auxine qui inhibe indirectement le développement des autres bourgeons. La section du bourgeon terminal modifie la répartition de l'auxine dans la plante et lève cette dominance.

L'auxine n'est pas la seule hormone végétale nécessaire à la croissance et au développement d'une plante. D'autres régulateurs de croissance interviennent.

b) L'influence d'autres régulateurs de croissance.

⇒ Les cytokinines.

La 1^{ère} cytokinine naturelle a été extraite en 1964 des semences de Maïs par Letham auquel on doit le terme de cytokinine en 1963. Depuis, plus de 30 cytokinines ont été identifiées et isolées. On peut citer la zéatine, la diméthylallyladénine (DMAA)

Les cytokinines sont produites par les racines, les fruits et les embryons en croissance. Elles stimulent la multiplication cellulaire (mèrese : augmentation du nombre de cellule par mitose), participent, de manière antagoniste à celle de l'auxine, à la dominance apicale, stimulent la germination et la floraison.

Elles tendent à inhiber la rhizogenèse.

N.B. : Il existe des cytokinines de synthèse comme la benzyladénine (BA)

⇒ Les Gibbérellines.

Elles tirent leur nom d'un champignon Ascomycètes parasite du riz, *Gibberella fujikuroi*, qui provoque chez son hôte du gigantisme. En 1955, Brian et ses collaborateurs ont isolé l'acide gibbérellique GA3 (les autres sont dénommées GA1, GA3, ...). A l'heure actuelle, on connaît plus de 70 gibbérellines.

Les Gibbérellines sont produites par les méristèmes des bourgeons terminaux. Elles stimulent l'élongation des tiges, la germination, la floraison et la fructification. Les gibbérellines lèvent la dormance des semences et des bourgeons.

⇒ L'acide Abscissique (ABA).

Il est produit par les bourgeons, les feuilles, les tiges. Il favorise l'abscission des feuilles et des fruits.

Il inhibe la croissance et le développement, c'est un antagoniste des gibbérellines. Il prolonge la dormance des bourgeons et des graines.

Le rôle biologique de l'acide abscissique est une sorte d'hormone de détresse qui conduirait la plante à prendre des dispositions de défense à l'égard des agressions comme la sécheresse ou l'arrivée de la mauvaise saison.

⇒ L'éthylène.

L'éthylène est produit par les fruits en cours de maturation. Des dégagements d'éthylène sont également observés sur des graines en germination. L'éthylène est produit par les feuilles en fin de vie. L'auxine stimule considérablement la

production d'éthylène. Le gel, les chocs, le découpage en tranches de tubercules de pomme de terre entraînent une augmentation de la production d'éthylène.

L'éthylène entraîne la maturation des fruits, l'abscission des fleurs, des fruits et des feuilles ; une inhibition de l'élongation des racines ; un ralentissement de la migration de l'auxine.

Ces divers régulateurs de croissance peuvent être utilisés dans le cadre de la production végétale.

c) L'organogenèse, une affaire d'équilibres hormonaux.

On peut, par exemple, dans le cadre de la production de plants in vitro, obtenir des massifs cellulaires indifférenciés à partir de tissus végétaux (on parle de cals pour ces massifs de cellules qui sont revenues à leur état méristématique).

A partir de ces cals, on peut provoquer un nouveau développement de plants de végétaux, qui auront la même information génétique que la plante sur laquelle le tissu a été prélevé.

Mais il faut contrôler les concentrations des facteurs de croissance utilisés. En effet, un équilibre des concentrations de cytokinine et d'auxine produit un cal. Si la concentration en auxine est supérieure à celle de cytokinine, la formation de racines est favorisée. Si c'est le contraire, la formation de tige est favorisée.

La mise en place des organes végétaux est donc contrôlée par les proportions des hormones végétales, en particulier auxine et cytokinine. L'organogenèse résulte d'équilibres hormonaux.

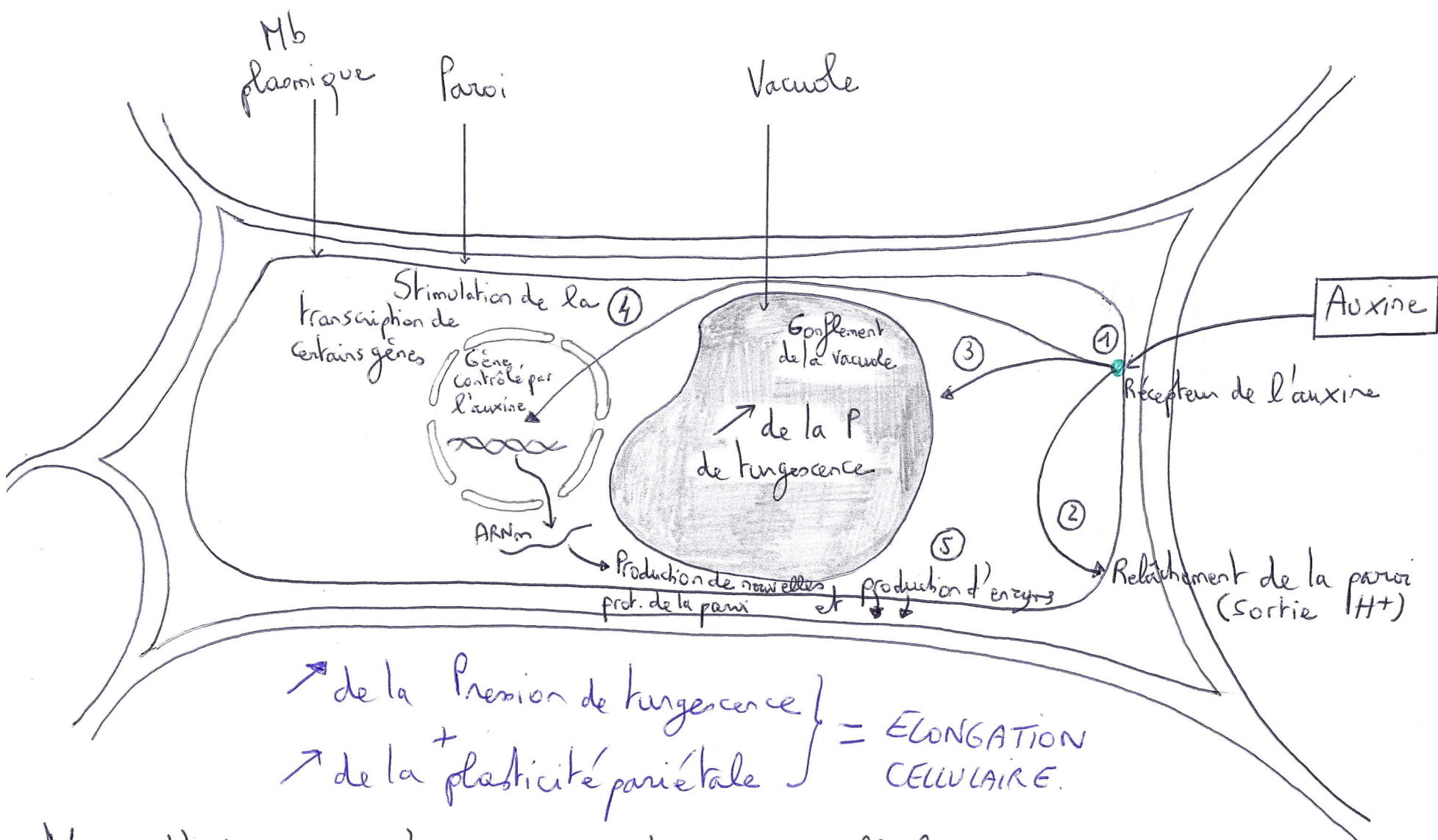
Conclusion :

Le déroulement de la morphogenèse végétale est compris depuis la connaissance des régulateurs de croissance et de leur mode d'action. Ainsi, on pourra mieux maîtriser les applications agronomiques.

(Pour le schéma en page 13 :

L'auxine se lie à un récepteur (1) ce qui déclenche une suite de réactions intracellulaires :

- effets à court terme : relâchement de la paroi (2) et augmentation de la pression de turgescence (3) ;
- effets à long terme : stimulation de la transcription (4), synthèse de nouvelles molécules qui s'intègrent à la paroi (5))



Mode d'action de l'auxine à l'échelle cellulaire

