

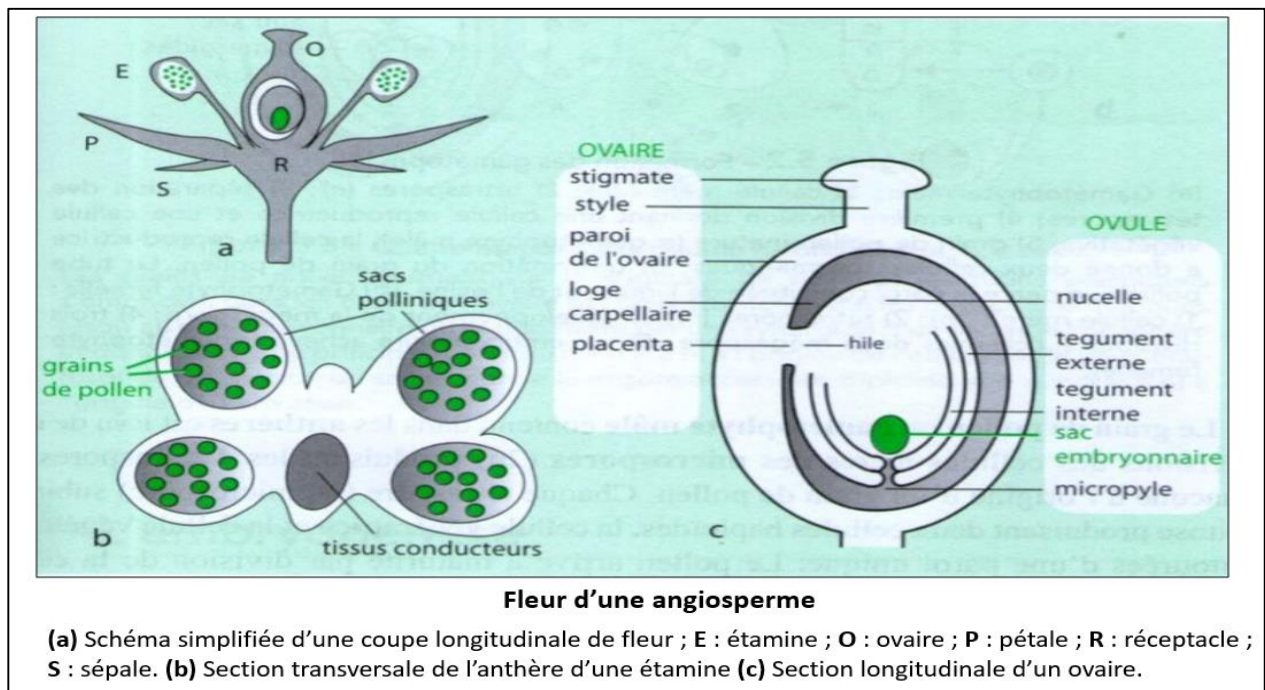
2^{ème} Partie : Développement

I. Formation de la graine

La graine est un organe reproducteur qui se développe à partir d'un ovule, généralement après fécondation. Les ovules sont produits tant par les angiospermes (plantes à floraison vraie) que par les gymnospermes (qui comprennent les conifères). La graine procure à l'embryon un environnement favorable à son développement et le protège en attendant la germination. La croissance de la jeune plantule est en grande partie déterminée par le stock de réserves contenues dans la graine et sa capacité de réponse à l'environnement extérieur.

Double fécondation chez les angiospermes

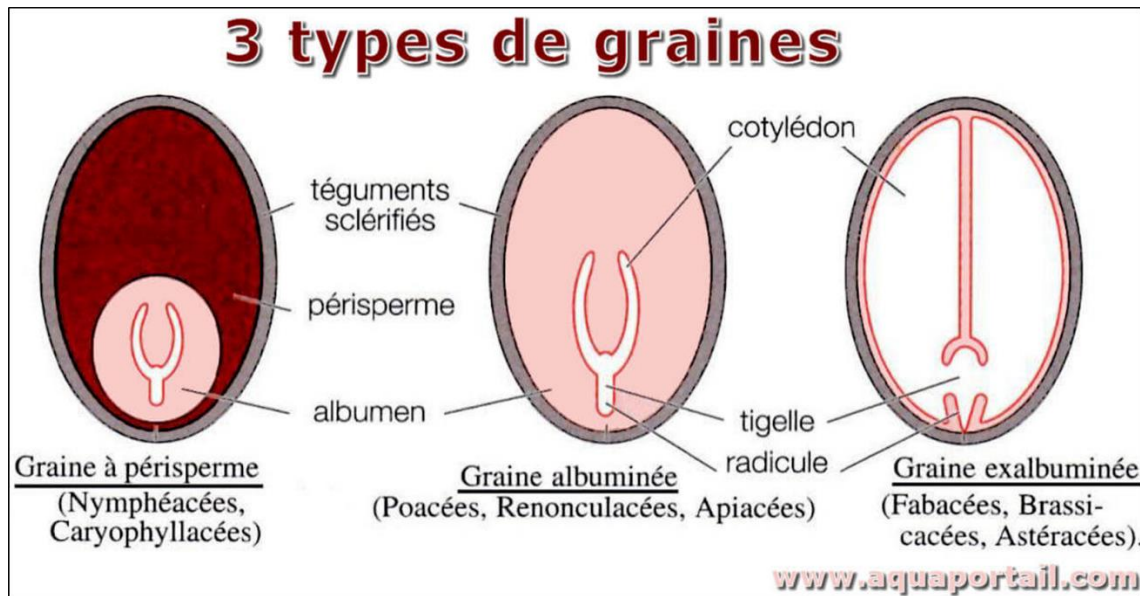
Les Angiospermes, les plantes à fleurs sont caractérisés par une « double fécondation ». Un des gamètes mâles va fusionner avec l'oosphère pour donner un œuf diploïde qui se divise et donne l'embryon. La fusion du deuxième gamète avec les noyaux polaires donnera naissance à un tissu de réserves triploïde (1n chromosomes paternels + 2n chromosomes maternels) qui est l'albumen. L'albumen envahit toute la cavité de l'ovule, c'est un tissu riche en substances de réserves, aux dépens duquel l'embryon va se développer.



Types des graines :

La graine se compose d'un tégument (simple ou double) et d'une amande formée de l'embryon et de tissus de réserves constituant l'albumen. La partie essentielle de l'amande est l'embryon. Celui-ci comprend une radicule, que prolonge une tigelle portant les cotylédons. Selon la présence ou non d'albumen dans les graines, celles-ci se classent en **03** catégories :

1. **Les graine à périsperme** : Albumen très peu développé avec autour le périsperme (reste du nucelle qui n'a pas été digéré et qui sert de réserve). Le lieu de réserve est le périsperme
2. **Les graines albuminées** : Disparition du nucelle, cotylédons minces dans un albumen développé servant de réserve.
3. **Les graines exalbuminées** : le nucelle a été digéré par l'albumen, qui sera digéré pour former l'embryon et les cotylédons qui renferment les matières de réserves, comme chez le pois ou le haricot.



La maturation de la graine s'accompagne généralement d'une diminution importante et régulière de la teneur en eau. La perte en eau peut atteindre jusqu'à 95% de la matière fraîche, ce qui va se traduire par l'arrêt des activités métaboliques (le passage en vie ralentie)

La déshydratation de la graine s'accompagne à son début d'une synthèse intense et transitoire d'acide abscissique (ABA) qui est reconnu responsable de la mise en place de la tolérance à la dessiccation et de la dormance lors du développement de la graine sur la plante-mère.

Longévité des semences

Selon la durée de vie des semences dans les conditions naturelles, on les classe en trois catégories :

- **les semences macrobiontiques** survivent plus de 15 ans
- **les semences mésobiontiques** restent vivantes pendant 3 à 15 ans. C'est la grande majorité des espèces. Le blé est un bon exemple.
- **les semences microbiontiques** ne survivent pas plus de 3 ans. Beaucoup d'entre elles ne supportent pas la dessiccation. De nombreuses espèces tropicales ou subtropicales font partie de ce groupe.

La dormance

Les graines restent dans un état de dormance – un blocage temporaire de leur croissance, un arrêt momentané du développement– tant que les conditions environnementales ne sont pas idéales pour germer, et des fois même si elles sont placées dans de bonnes conditions de germination, elles ne germent pas, ce qui est dû à plusieurs types de dormances dont les plus importants sont l'inhibition tégumentaire et la dormance embryonnaire.

Les types de dormance

1. Les inhibitions tégumentaires

Les enveloppes séminales qui entourent l'embryon constituent des obstacles plus ou moins efficaces au passage de l'eau ou de l'oxygène et leur action sur la germination peut être très importante.

L'imperméabilité à l'eau : Il existe des semences qui ne peuvent pas germer parce que leurs enveloppes ne laissent absolument pas passer l'eau. En milieu humide, ces semences ne gonflent pas, restent sèches et résistent à l'écrasement. C'est pourquoi elles sont appelées semences dures. Les espèces à semences dures sont couramment rencontrées chez les Légumineuses (Césalpiniées, Mimosacées et Papilionacées).

L'imperméabilité à l'oxygène : Cela est dû au fait que les téguments sont peu perméables à l'oxygène.

Inhibiteur chimique : Les enveloppes (téguments de la graine ou péricarpe) contiennent très fréquemment des inhibiteurs de germination ou de croissance, comme l'acide cyanhydrique, l'ammoniac, l'éthylène et d'autres dérivés soufrés, l'acide abscissique ainsi que les phénols.

2. Dormance embryonnaire

Une dormance embryonnaire a par définition son origine dans l'embryon lui-même, c'est-à-dire qu'elle n'est pas levée par un traitement sur les enveloppes et qu'elle se manifeste même si l'embryon est isolé.

Dormance primaire : Elle s'installe lors de la maturation de la graine et empêche la sortie de la radicule.

A cet égard, on peut citer :

Les dormances photolabiles qui sont levées par la lumière

Les dormances scotolabiles qui sont levées par l'obscurité.

Les dormances xérolabiles se lèvent par séjour prolongé en atmosphère sèche

Les dormances psychrolabiles sont par contre levées par le froid humide.

Dormance secondaire ou induite : Après la levée de dormance, généralement la germination se poursuit sans problèmes, et des fois il peut persister ou s'installer une dormance secondaire, qui nécessitera une nouvelle levée de dormance. Ainsi il subsiste parfois une dormance de l'épicotyle (ou de la gemmule) ce qui empêche la germination, il faut alors parfois deux hivers successifs pour lever la dormance secondaire.

II. La germination

La germination est définie comme des événements qui vont de la graine sèche à la percée radiculaire : cela commence par la prise d'eau ou imbibition qui permet l'activation métabolique et se termine par la sortie de la radicule hors des téguments de la graine.

La germination des graines exige donc des conditions favorables – externes qui sont la disponibilité en eau, en oxygène et une température optimale – et internes, la levée des dormances.

La germination comprend trois phases successives ; la phase d'imbibition, la phase de germination stricto sensu et la phase de croissance. Jusqu'à la fin de la phase de germination stricto sensu, la semence peut être déshydratée sans être tuée, mais lorsque la radicule a commencé sa croissance, la déshydratation est fatale.

1. Phase d'imbibition

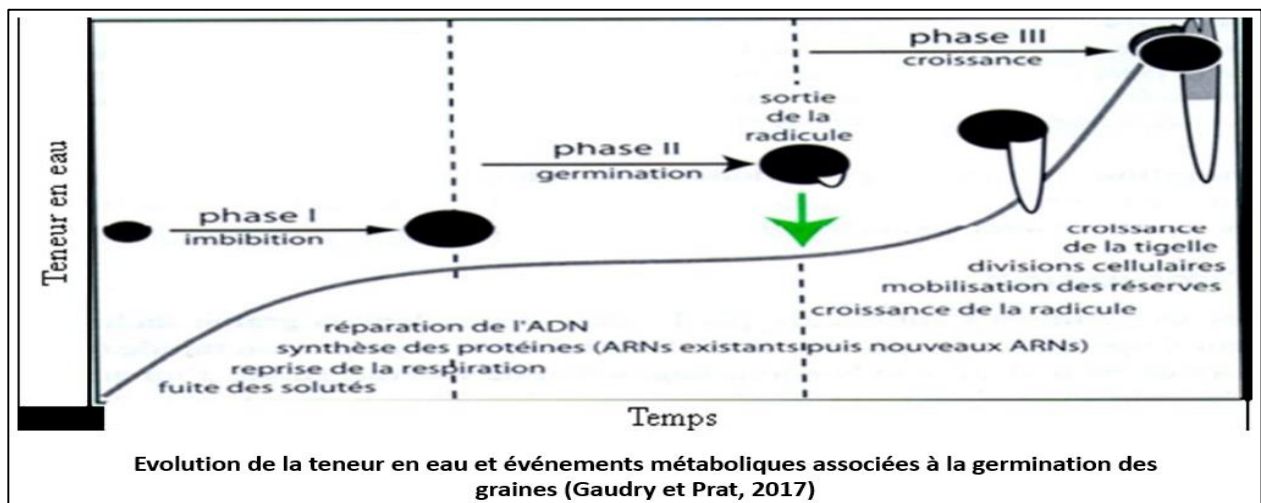
Le processus germinatif commence par l'entrée d'eau dans la graine sèche, une réhydratation rapide pendant quelques heures amène à un changement morphologique exprimé par l'augmentation du volume de la graine. L'influx d'eau conduit alors à l'activation du métabolisme de la graine et la reprise de la respiration. Les mitochondries présentes dans les graines possèdent des enzymes encore fonctionnelles capables d'assurer une alimentation en ATP suffisante au déroulement du métabolisme. De plus, les synthèses protéiques sont facilitées par une accumulation des ARNm et le recrutement des ribosomes dans les premières minutes de l'imbibition.

2. Phase de germination au sens strict

Cette phase dure quelques jours à quelques mois, elle dépend de l'état de dormance des graines. La teneur en eau est quasi stationnaire, tous les mécanismes engagés en phase 1 continuent à fonctionner et la synthèse de protéines s'active. Cette phase prépare la croissance cellulaire qui permettra l'allongement de l'axe embryonnaire. L'ADN est réparé.

3. Phase de croissance radiculaire

Elle commence par la percée de la radicule hors des téguments de la graine. Ceci représente l'accomplissement de la germination. La radicule s'engage alors dans une croissance rapide, l'activité respiratoire augmente à nouveau et la teneur en eau atteint son maximum lors de l'émergence des parties aériennes. Les événements métaboliques concernent essentiellement la dégradation des réserves, puis progressivement, l'autotrophie s'établit.



Conditions de la germination

A. Conditions internes

- La maturité : enveloppes séminales et amande (albumen et embryon) soient complètement différenciées morphologiquement.

- La longévité des semences, durée pendant laquelle elles restent vivantes et gardent leur pouvoir germinatif.

B. Conditions externes

- L'eau est indispensable et doit être apportée à l'état liquide. Les semences peuvent fixer un peu de vapeur d'eau, mais jamais en quantité suffisante pour assurer la germination. Un excès d'eau est souvent néfaste, raison pour laquelle les semences ne germent généralement pas quand elles sont complètement immergées à l'exception des plantes aquatiques.

- L'oxygène est indispensable à la germination, cela nécessite la présence de l'aération des sols. En fait les taux d'O₂ exigés par les embryons sont faibles, pour la majorité des espèces 2 à 5% de ce gaz sont le plus souvent suffisants.

- La température intervient directement, en agissant sur la vitesse des réactions métaboliques mais parfois interfère avec l'oxygène, en effet, la solubilité de l'oxygène diminue quand la température s'élève (cas du pommier). Les espèces de climats tempérés germent facilement à des températures basses voire 0°C. Au contraire, les espèces tropicales exigent des températures nettement plus élevées, elles sont incapables de germer au-dessous de 20 à 25°C. La température optimale correspond à celle qui permet d'avoir rapidement le plus fort pourcentage de germination.

- La lumière qui est favorable à la germination de la plupart des semences qui sont alors dites à photosensibilité positive. D'autres ne germent qu'à l'obscurité, elles sont à photosensibilité négative. D'autres enfin sont non photosensibles, beaucoup d'espèces représentent ce dernier groupe (la plupart des légumineuses, la tomate, la courge..etc.)

Les deux types de germinations

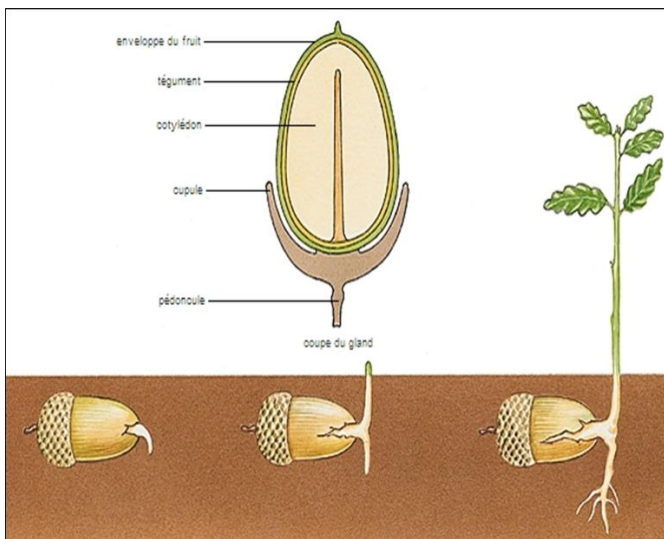
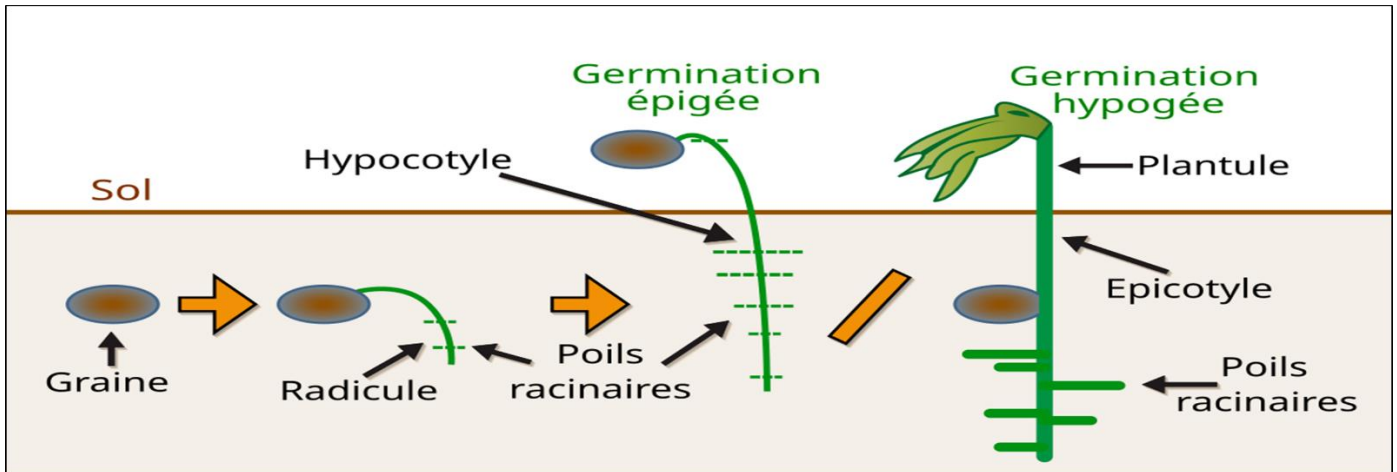
Il existe deux types de germination : **Hypogée** et **épigée**.

Lors de la germination hypogée le cotylédon reste dans le sol (exemple des pois) tandis que lors de la germination épigée le cotylédon sort du sol (exemple des haricots).

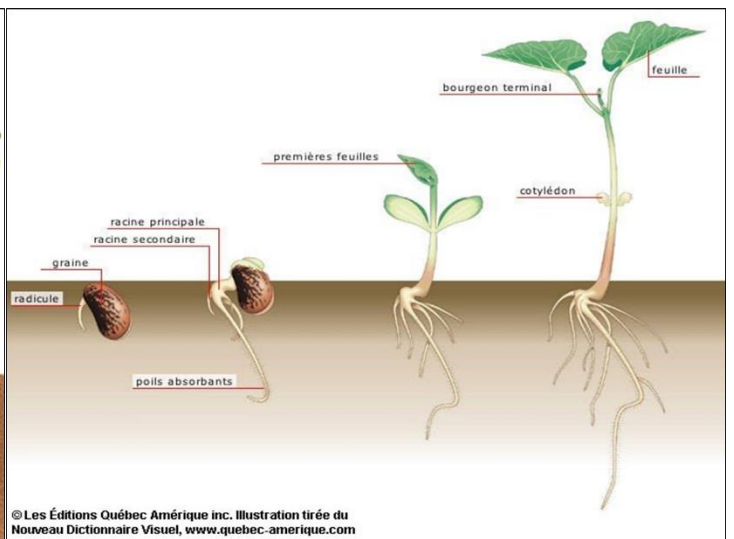
Les cotylédons ont deux rôles successifs :

- Tissu nutritif ou de réserve : la future plantule utilise ces réserves pour percer les téguments.

- Tissu assimilateur : enrichissement en chlorophylle pour la photosynthèse et, on parle de feuilles cotylédonaires.



Germination hypogée



Germination épigée

III. La croissance

La croissance au sens strict, est un phénomène quantitatif qui correspond à l'augmentation des dimensions (de taille, de masse et de volume). D'autres modifications d'ordre qualitatives, qualifiées par le terme différenciation, qui se traduisent par l'acquisition de propriétés nouvelles, morphologiques et fonctionnelles. Ces deux séries de modifications (quantitatives et qualitatives) sont impliquées dans le phénomène de développement ou croissance au sens large.

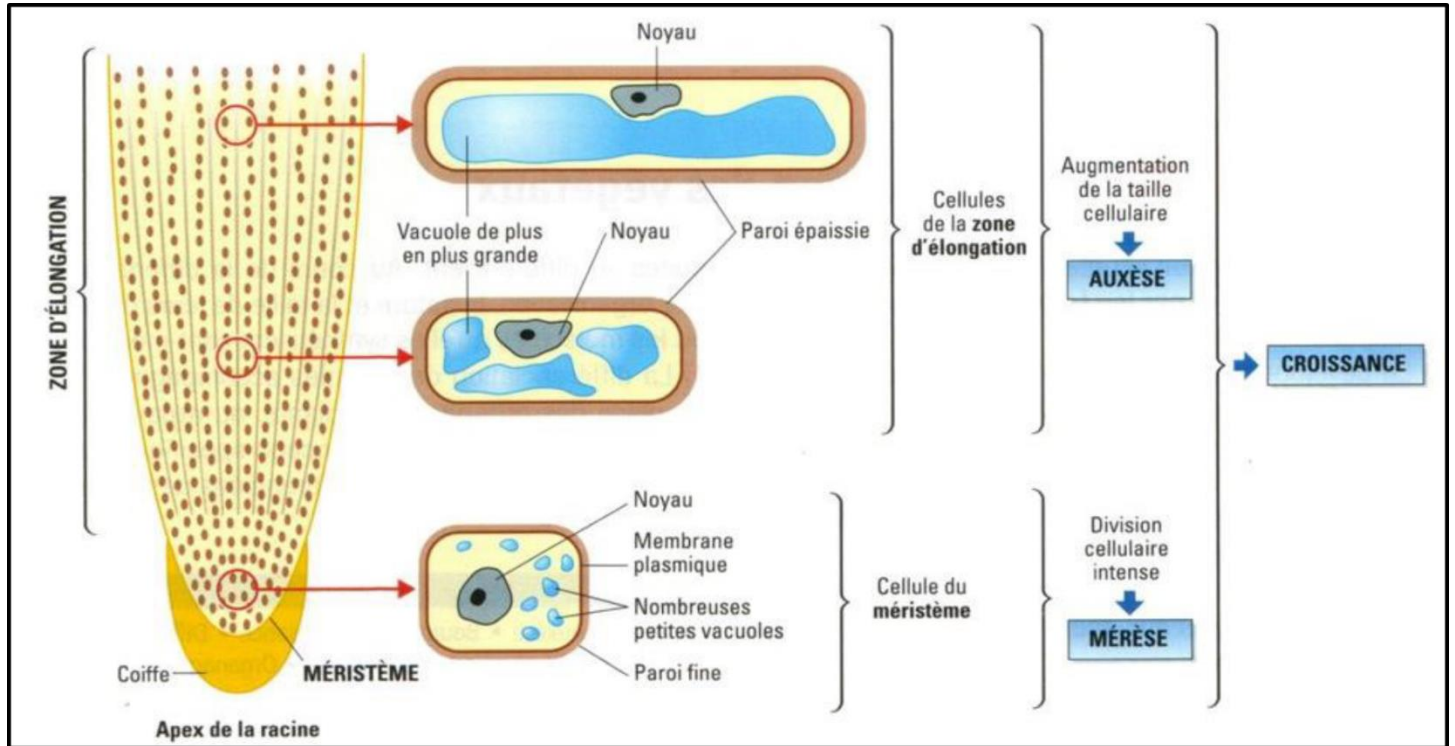
Mérèse, auxèse et différenciation

La mérèse ou prolifération cellulaire, s'opère dans des régions localisées, les méristèmes primaires, qui assurent la croissance en longueur. Désignés par ses deux types : apical (situé à l'apex des racines, dans les bourgeons apicaux à l'extrémité des tiges et rameaux) et axillaire (situé à l'aisselle des feuilles) et les méristèmes secondaires, qui assurent la croissance en épaisseur, se développent dans les organes plus âgés. Représentés par deux zones génératrices libéro-ligneuse, le cambium et subéro-phellodermique.

L'auxèse, se traduit le plus souvent par une élongation des cellules du fait de la présence de la paroi pecto-cellulosique.

La différenciation cellulaire, c'est le processus qui permet aux cellules d'acquérir des fonctions physiologiques particulières, différentes selon le tissu dans lequel elles se trouvent.

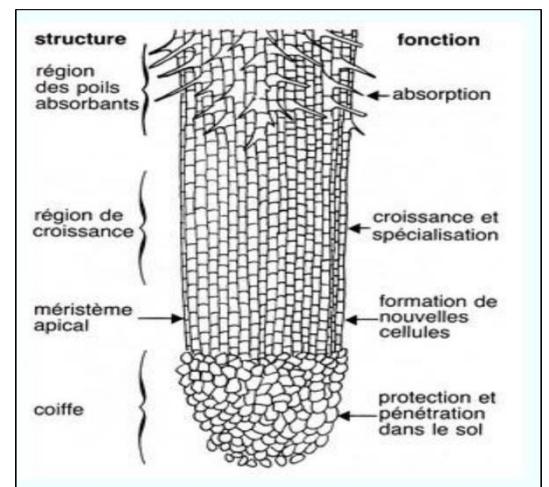
La différenciation correspond au changement qualitatif progressif des cellules dans le sens d'une spécialisation pour former les organelles et produits cellulaires.



Mérèse et auxèse

Croissance des différentes parties de la plante :

Rhizogénèse : assurée par le méristème apical localisé sous la coiffe. Les cellules qui en dérivent s'allongent dans la zone d'élongation, située à quelques centimètres en arrière de l'apex. C'est dans cette zone que se différencient les tissus.

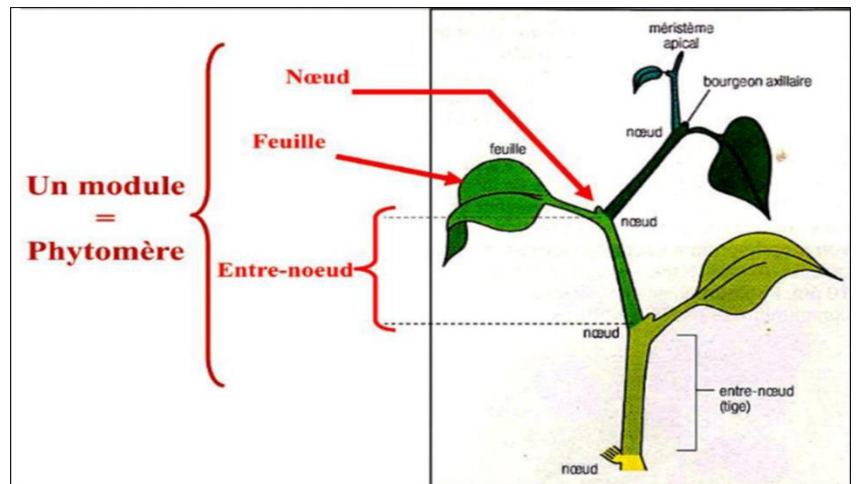


Rhizogénèse

Caulogénèse : Pendant la formation de la graine, l'embryon porte une petite tige (tigelle) pourvue d'une ébauche de bourgeon terminal (gemme), ainsi qu'une racicule, responsable de l'apparition de la partie racinaire.

La tige : La tige est constituée d'un empilement d'unité appelé **phytomère**, ces unités sont formées d'entre-nœuds et de nœuds (départ des feuilles). On retrouve un bourgeon axillaire à la base de chaque feuille.

L'organisation des parties aériennes dépend du fonctionnement des bourgeons, en effet, chez les plantes pérennes, l'activité des bourgeons se fait tout au long de la vie de la plante. En ce qui concerne le bourgeon apical, il éclot chaque printemps assurant la croissance et la ramification de la tige.



L'édification de la partie aérienne

La feuille : Les feuilles sont insérées au niveau des nœuds qui comportent un bourgeon axillaire. C'est à partir de celui-ci que se développent les ramifications latérales. L'édification des feuilles et des segments foliaires correspondants revient essentiellement à la zone périphérique (ZP) du bourgeon. Elle implique des changements dans la fréquence et la polarité des divisions cellulaires.

Facteurs de la croissance : Les phytohormones

Les hormones végétales, encore appelées phytohormones, sont des substances organiques naturelles qui influencent l'ensemble des processus physiologiques de croissance, de différenciation et de développement des plantes et leur confèrent leur capacité d'adaptation aux variations de conditions de l'environnement. Les phytohormones contrôlent et coordonnent aussi bien l'apparition que la croissance et la différenciation des organes nouvellement formés. Les deux mécanismes cellulaires responsables de la croissance sont la division cellulaire et l'élongation. Ces deux mécanismes sont très étroitement contrôlés par l'action combinée de plusieurs phytohormones dites de croissance dont l'auxine, les cytokinines, les gibbérellines et les brassinostéroïdes.

D'autres phytohormones comme l'acide abscissique, l'acide jasmonique, l'éthylène ou encore l'acide salicylique sont plus souvent classées comme phytohormones de stress au regard de leurs actions dans les réponses aux contraintes biotiques ou abiotiques. Ces hormones peuvent néanmoins être impliquées dans le contrôle d'étapes essentielles de développement comme la maturation des fruits pour l'éthylène ou le développement du pollen pour le jasmonate...

Présentation générale des phytohormones :

Les auxines : L'auxine est synthétisée principalement dans les jeunes feuilles et est activement transportée vers les autres tissus de la plante pour en coordonner la croissance et faciliter les réponses aux variations de l'environnement.

– activent l'élongation des coléoptiles et des tiges, favorisent le phototropisme et le géotropisme,

– jouent un rôle important dans l'initiation et la formation de la racine principale, des racines latérales et des racines adventives.

La production des auxines est inhibée par la déficience en zinc et en phosphore

Les cytokinines : Les cytokinines sont produites préférentiellement dans la racine d'où elles migrent vers les différents organes. Les cytokinines favorisent la division et la croissance cellulaires.

– jouent un rôle important dans la germination, favorisent la division, activent l'initiation des feuilles, des tiges,

– favorisent l'extension des feuilles et des cotylédons ainsi que le transport des nutriments.

– inhibent la sénescence des feuilles et permettent la levée de la dormance des graines.

Le stress hydrique, les hautes températures et les conditions d'hydromorphie inhibent la production des cytokinines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes.

•**Les gibbérellines :** Les gibbérellines affectent :

- l'induction de la germination à travers la production d'enzymes ;

- l'induction de la floraison ;

- La croissance des tiges (élongation des entrenœuds), des pousses et des fruits ;

- Le fonctionnement des méristèmes.

Les Hormones de stress :

L'éthylène :

– Favorise la maturation des fruits, la sénescence des feuilles et la chute des organes

– inhibe la division cellulaire ainsi que le géotropisme des tiges et des racines.

La production de l'éthylène est stimulée par la maturation des fruits, la sénescence des feuilles et des fleurs, le stress hydrique. Elle est inhibée par la lumière et par des conditions d'anaérobiose. La synthèse se déroule au niveau des méristèmes, des jeunes feuilles et de l'embryon.

L'acide abscissique :

– favorise la fermeture des stomates, la sénescence des feuilles, la dormance des bourgeons, et la formation des tubercules et des racines adventives,

– inhibe la germination des semences, la croissance des bourgeons axillaires, l'élongation des tiges et des racines, et l'initiation florale.

Le stress hydrique, l'excès d'eau, la déficience en éléments minéraux et la salinité augmentent la production de l'acide abscissique.

IV. Floraison

La floraison est le processus biologique de développement des fleurs. Elle est contrôlée par des facteurs externes environnementaux (lumière, humidité, température) et des facteurs endogènes (génétique, phytohormone, âge..).

Il existe des plantes :

Annuelles : qui donnent une floraison puis meurent

Bisannuelles : qui fleurissent une année sur deux

Vivaces ou pluriannuelles : qui fleurissent chaque année

Les pièces florales :

Les sépales (l'ensemble constitue le calice) ; souvent vert. Ils sont les pièces les plus externes et protègent les fleurs en bouton.

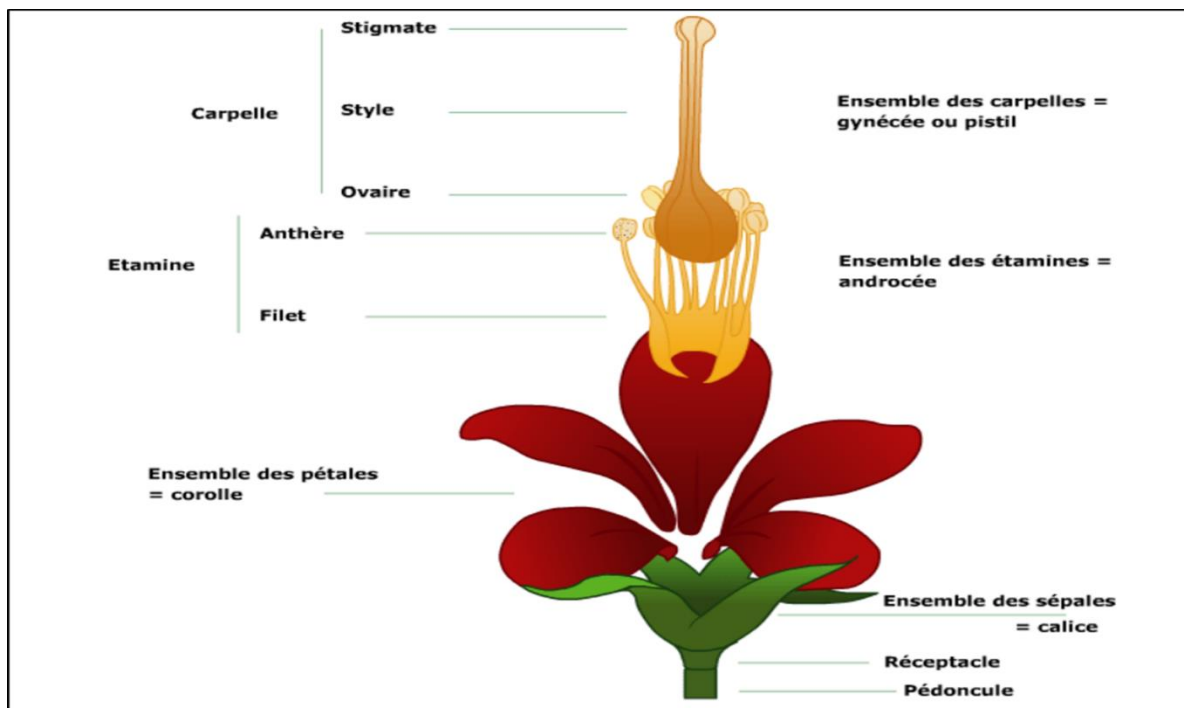
Les pétales (l'ensemble constitue la corolle) ; très souvent colorée

Les étamines (l'ensemble constitue l'androcée) ;

Les carpelles (l'ensemble constitue le gynécée) ;

Le pédoncule floral ; organe végétatif reliant la fleur à la tige ;

Les bractées ; petites feuilles modifiées se trouvant à l'aisselle des fleurs.



Pièces florales

Les types des fleurs

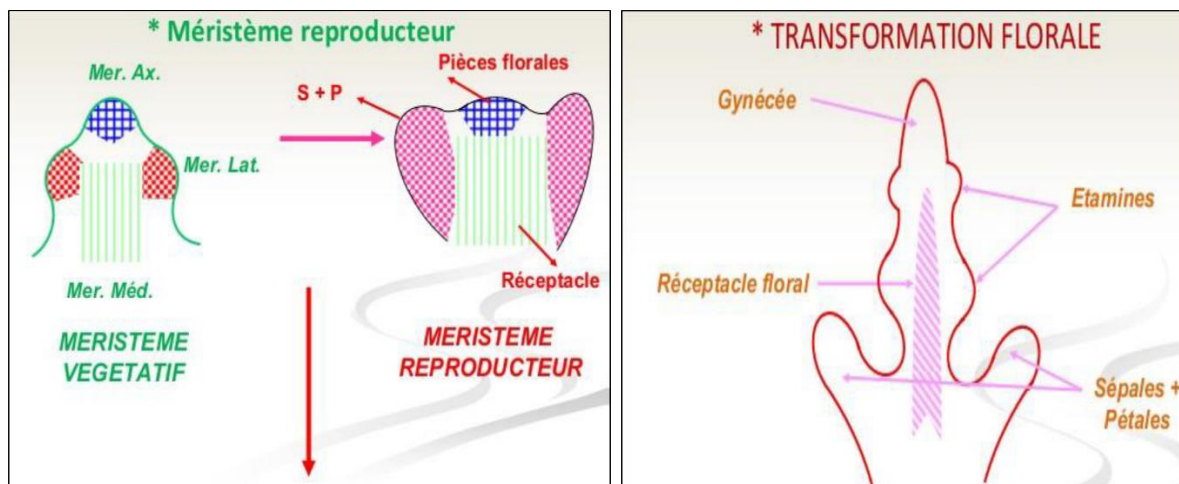
- **Les plantes hermaphrodites** : chaque fleur est bisexuée, composée d'un pistil et d'étamines
- **Les plantes monoïques** : les organes mâles et les organes femelles sont situés dans des fleurs différentes, portées par une même plante
- **Les plantes dioïques** : les organes mâles et les organes femelles sont portés par des plantes différentes.

Passage de l'état végétatif à l'état floral

Le processus de la floraison commence par *l'induction florale*, une étape préparatoire où certains organes de la plante, sous l'effet de stimuli extérieur, envoient au méristème le signal de floraison, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur.

L'évocation florale, réveil du méristème d'attente, est la période où l'architecture de l'apex se modifie, préparant à la différenciation des ébauches, on observe aussi une accélération du métabolisme énergétique et une augmentation de l'activité mitotique.

C'est au moment de *l'initiation florale* que les ébauches des pièces florales (péricanthaires et sexuelles) se différencient autrement-dit, le bourgeon végétatif est devenu un bourgeon floral, ce qui explique le gonflement du bourgeon. A cette étape fait suite la mise à fleur qui se manifeste par le développement des pièces florales et enfin l'épanouissement des fleurs qui s'accompagne de la déhiscence des anthères, ces deux derniers processus constituent la floraison proprement dite ou **anthèse**.



Passage à l'état floral

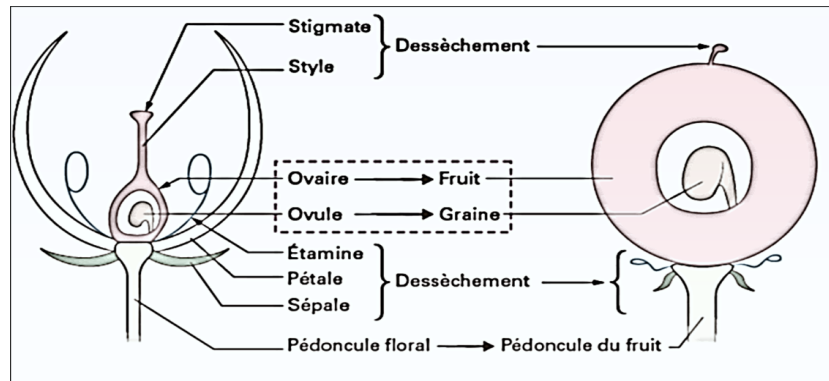
La floraison dépend des paramètres internes (âge, taille, maturité ...) et externes (conditions environnementales) surtout le déroulement des saisons, la température, la lumière et le stress favorisent ou défavorisent la floraison. Les deux facteurs les plus importants sont :

- Le traitement au froid : **la vernalisation**
- L'exposition à la lumière : **le photopériodisme**

V. Fructification

Les fruits résultent de la transformation de l’ovaire d’une fleur fécondée ; ils renferment les graines, provenant de l’évolution des ovules. Le développement de l’ovaire, depuis sa formation dans un bouton floral jusqu’au fruit mûr, lorsque la fleur a été pollinisée, est généralement continu. Par contre, si la fleur n’a pas été pollinisée, cette croissance s’arrête brusquement et la fleur non fécondée se détache et tombe.

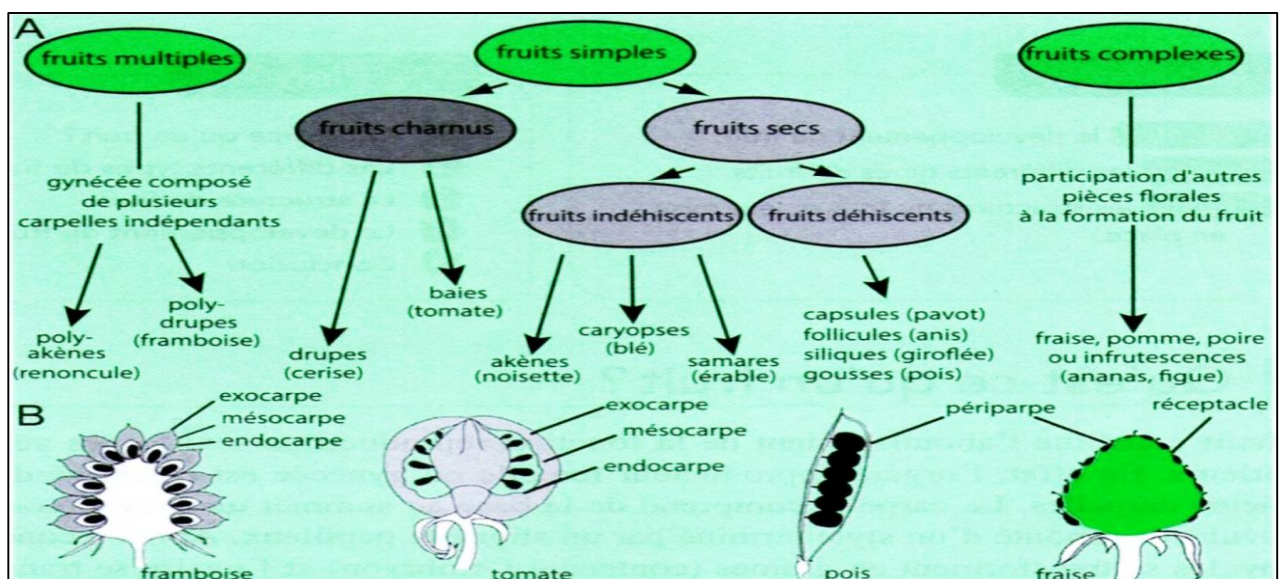
Il y a néanmoins des exceptions assez rares : certaines plantes produisent des fruits sans qu’il n’y ait eu pollinisation des fleurs. Il s’agit du phénomène de **parthénocarpie** qui engendre des fruits totalement dépourvus de graines. C’est le cas de certaines espèces sélectionnées et cultivées par l’homme comme les oranges sans pépins.



Transformation de l'ovaire d'une fleur en fruit

Types de fruit

Le fruit peut se développer soit en une structure succulente et aboutir ainsi aux fruits **charnus** comme les **baies** (raisin, banane, tomate ...) et les **drupes** (olive, pêche, cerise ...) ou bien évoluer vers une structure lignifiée à maturité dans le cas des **fruits secs**. Ceux-ci peuvent être **déhiscents**, ils s’ouvrent alors pour libérer les graines, comme par exemple les follicules (pivoine, magnolia ...), les gousses (pois, fèves), les siliques (chou, radis, colza) ou **indéhiscents** comme les akènes (tournesol, renoncule), les caryopses (graminées) et les samares (érable, frêne).



Types de fruit

Référence :

1- Béraud J., 2001- Le technicien d'analyses biologiques. Guide théorique et pratique. Ed. Tec et Doc, Paris, 208p.

2- Dupont G., Zonszain F. et Audigié C., 1999- Principes des méthodes d'analyse biochimiques. Ed. Doin, Paris, 207p.

3- Burgot G., Burgot J.L., 2002- Méthodes instrumentales d'analyse chimique et applications : Méthodes chromatographiques, électrophorèses et méthodes spectrales. Ed. Tec et Doc, Paris, 306p.

4- Heller R., Esnault R. et Lance C., 2005- Physiologie végétale : Tome 1, Nutrition. Ed. Dunod, Paris, 209p. B004N6JXL4

5- Morot-Gaudry J.F., Moreau F. et Prat R., 2009- Biologie végétale : Nutrition et métabolisme. Ed. Dunod, Paris, 224p.

6- J-F Morot-Gaudry et R Prat, 2017. « Biologie végétale : Croissance et Développement ». Ed Dunod, 3ème Ed, Paris. 256p. ISBN 978-2-10-075886-9