

3. Rôle des hormones et des facteurs environnementaux sur la morphogénèse

1.1. Définition des phytohormones

Les hormones végétales sont des substances biochimiques d'origine endogène (fabriquées dans le végétal) qui circulent dans la plante dans des directions précises et vers des points précis. Ce sont des messagers qui, vecteurs d'une ou plusieurs informations, sont destinés à provoquer une réaction dans une région donnée, en réponse à un stimulus externe ou interne, c'est le cas, par exemple, des phénomènes de tropisme où la plante semble se « tourner vers la lumière » ; la lumière (stimulus externe) induit en effet, par l'intermédiaire des hormones, une croissance inégale qui permet aux feuilles d'être le plus possible exposées, c'est encore le cas de la dominance apicale où l'on observe une inhibition du développement des bourgeons axillaires et une croissance forte (stimulus interne) du bourgeon apical.

- La principale et la plus connue des hormones végétales est l'auxine, elle peut parfois agir seule, mais elle est souvent associée à d'autres hormones végétales. Les gibbérellines, les cytokinines, l'éthylène ou l'acide abscissique interviennent dans de nombreux phénomènes tout aussi importants que ceux déterminés par l'auxine : ce sont la dormance, la chute des fruits, la chute des feuilles, etc. (Figure 11 et Tableau 1).

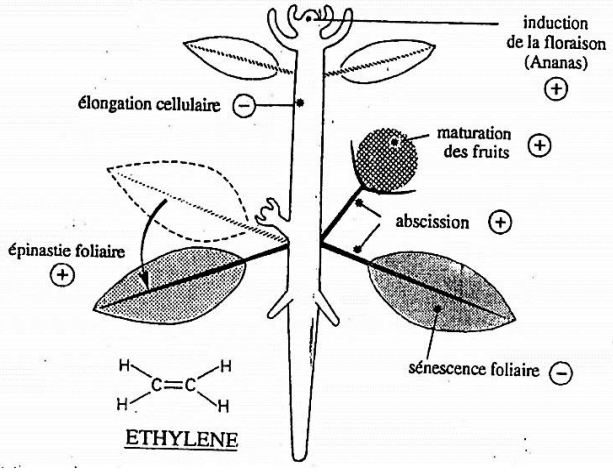
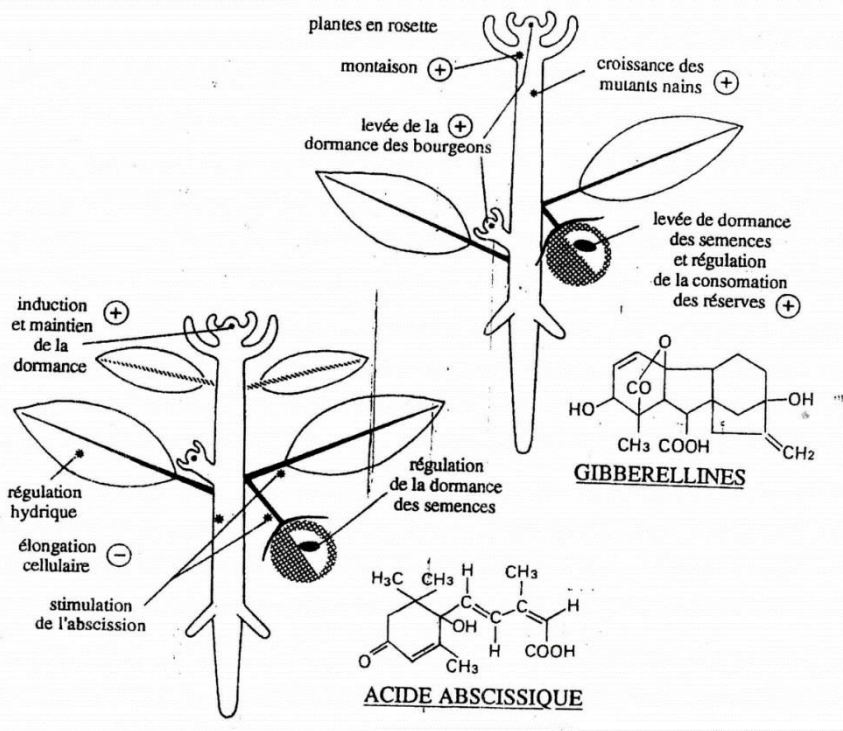
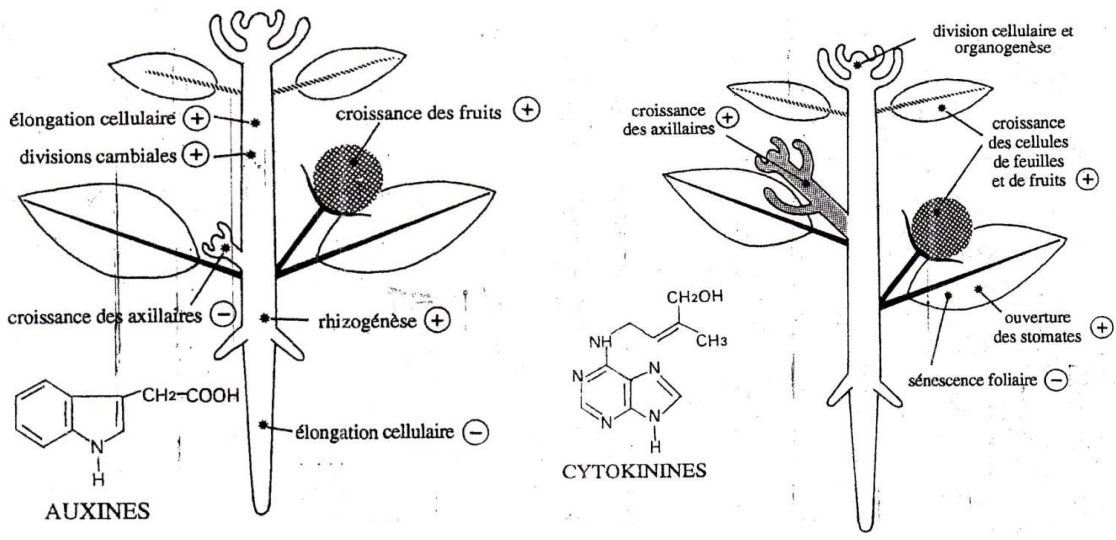
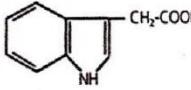
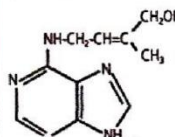
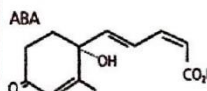
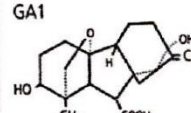
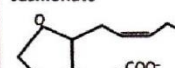
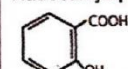
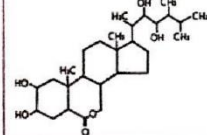


Figure 10. Schéma de l'effet de différentes phytohormones sur les phénomènes physiologiques

Tableau 1. Principales caractéristiques des phytohormones d'angiospermes

■ : stimulation ; ■ : inhibition.

Phytohormones	Biosynthèse et transport	Effets biologiques
Auxine (AIA : acide indolacétique) 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse connue à partir du tryptophane, dans les feuilles jeunes, les primordiums et les graines en développement, mais d'autres voies de synthèse existent. Transport polarisé de cellule à cellule et transport à longue distance par le phloème. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Élongation cellulaire caulinaire ■ Activité cambiale ■ Croissance des fleurs et des fruits ■ Rhizogenèse (racines adventives) ■ Dominance apicale ■ Élongation cellulaire racinaire ■ Abscission ■ Floraison de certaines espèces
Cytokinines (CK) Zéatine : 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C5. Les cytokinines sont des dérivés de l'adénine (ATP) avec un groupement isoprène en position N⁶. Synthèse dans les tissus jeunes ou méristématiques (apex racinaires, bourgeons, cambium, graines en développement). Transport par le xylème. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Croissance cellulaire des feuilles, des fruits, des bourgeons axillaires ■ Division cellulaire, organogénèse ■ Ouverture des stomates ■ Floraison de certaines espèces ■ Sénescence foliaire ■ Dominance apicale
Éthylène Gaz C ₂ H ₄ H ₂ C = CH ₂	<ul style="list-style-type: none"> Synthétisé à partir de la méthionine dans les tissus sénescents ou soumis à un stress. Transport par diffusion. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Maturation des fruits ■ Abscission (feuille, fruit) ■ Sénescence (feuille, fleur) ■ Ouverture des fleurs ■ Élongation cellulaire caulinaire et racinaire
Acide abscissique (ABA) ABA 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C40. L'ABA est un sesquiterpène synthétisé à partir des caroténoïdes du plaste (voie non mévalonique) dans les feuilles matures en réponse à des stress abiotiques, les tiges, les racines, les graines et fruits en développement). Transport par le phloème et le xylème. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Induction et maintien de la dormance ■ Fermeture des stomates ■ Allocation des assimilats des feuilles aux graines en formation ■ Synthèse de protéines de réserves dans les graines ■ Élongation cellulaire ; action antagoniste des gibbérellines
Gibbérellines Acide gibbérellique GA ₁ GA1 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C20. Les GA sont des diterpènes cycliques Synthèse dans la tige feuillée, les jeunes feuilles des bourgeons apicaux, les graines et les fruits en développement, les apex racinaires. Transport par le xylème et le phloème. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Croissance et élongation cellulaire de la tige feuillée (montaison) ■ Croissance des mutants nains ■ Induction de la germination de graines ■ Régulation de la consommation des réserves des graines de céréales ■ Floraison de plantes de jours longs
Jasmonate 	<ul style="list-style-type: none"> Dérivé volatil d'acides gras insaturés (acide linoléique). Synthèse dans toutes les parties de la plante. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Synthèse de protéines de défenses ■ Accumulation de protéines de réserves ■ Croissance des tiges, des racines, Germination des graines
Systémine Petit peptide (18 AA)	<ul style="list-style-type: none"> Petit peptide produit dans les tissus blessés. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Défense systémique
Acide salicylique 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse par la voie de l'acide shikimique. L'acide salicylique est un composé phénolique. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Activation des gènes de défense contre les agents pathogènes ■ Défense systémique ■ Croissance racinaire
Brassinostéroïdes Brassinolides 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C30. Les Brassinostéroïdes sont des hormones stéroïdes. Présent dans le pollen, les graines immatures, les feuilles, les tiges, les racines et les fleurs. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Division et élongation cellulaires ■ Élongation du tube pollinique ■ Élongation de la tige feuillée ■ Morphogénèse foliaire ■ Production d'éthylène ■ Croissance et développement des racines ■ Différenciation vasculaire
Polyamines Spermine H ₂ N(CH ₂) ₃ NH(CH ₂) ₄ NH (CH ₂) ₃ NH ₂ et putrescine H ₂ N(CH ₂) ₄ NH ₂	<ul style="list-style-type: none"> La spermine est formée par la voie de synthèse de l'éthylène. La putrescine est formée par décarboxylation de l'arginine et de l'ornithine. Présentes dans toutes les cellules. Souvent conjuguées aux acides phénoliques. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Division cellulaire ■ Tubérisation ■ Initiation de racines et tiges adventives ■ Embryogénèse ■ Réaction d'hypersensibilité ■ Floraison de certaines espèces ■ Sénescence des tissus

1.2. Facteurs du milieu

Comme les facteurs du milieu agissent sur la croissance, ils sont également d'importants agents de la morphogénèse dans son sens le plus large.

❖ La lumière

En milieu anisotrope (L'anisotropie – contraire d'isotropie est la propriété d'être dépendant de la direction). Elle déclenche des mouvements dont certains modifient la morphologie de la plante.

En milieu isotrope, elle agit différemment suivant sa quantité (intensité), sa qualité (longueur d'onde) et sa durée (alternance de périodes obscures et de périodes sombres).

1. L'alternance de périodes lumineuses et de périodes obscures (photopériodisme), fondamentale pour la mise à fleurs de nombreuses plantes supérieures, pour l'apparition ou la disparition de certaines dormances, Mais il faut savoir que ce même rythme a une influence sur les végétaux inférieurs.
2. L'influence de l'intensité lumineuse est bien connue. En l'absence de lumière, une plante, qui dispose de réserves suffisantes, poursuit sa croissance mais change totalement d'aspect et de structure : elle s'étiole. C'est ce qu'on observe sur une Pomme de terre « germée » dans une cave, ou sur une plantule de Haricot cultivée dans les mêmes conditions. Les modifications intéressent surtout les tiges. Une racine, c'est normal, ne s'étirole pas.

L'étiollement ne peut se prolonger au-delà de l'épuisement des réserves et conduit à une mort par inanition. Les caractères généraux de son action morphogène sont : Allongement extraordinaire des entre-nœuds, inhibition de la croissance des limbes de Dicotylédones, développement faible du système racinaire, diminution de l'importance des tissus vasculaires et scléreux, apparition fréquente d'une assise de Caspary dans les tiges et disparition de la chlorophylle.

En présence d'une lumière faible, ces effets se maintiennent mais s'atténuent progressivement aux intensités croissantes. Les différents organes ou les parties d'organes ne réagissent pas de façon identique, d'où des actions morphogènes.

Sur les feuilles de Capucine, par exemple, le rapport de la longueur du pétiole au diamètre du limbe augmente au fur et à mesure du développement de la feuille si la lumière est faible. Il se maintient constant si l'intensité est normale. L'étiollement des tiges provient à la fois de mitoses plus nombreuses et de cellules plus longues.

3. Le fait que la morphogenèse soit influencée par la qualité de la lumière est important. Il signifie que des photorécepteurs existent dans les cellules, dont le spectre d'absorption peut être défini. Lorsque le spectre d'action d'un phénomène (intensité de croissance, mise à fleurs, germination de graines) coïncide avec un spectre d'absorption connu, on peut en déduire une relation causale. On connaît l'exemple de la photosynthèse. Il s'agit dans tous les cas d'une transformation de l'énergie lumineuse captée en énergie chimique, cinétique, etc.

On considère actuellement que le développement des végétaux est photomorphogène, on parle de la photomorphogénèse compte-tenu du rôle de la lumière dans pratiquement toutes les phénomènes du développement (photosynthèse, initiation foliaire ou florale, croissance...)

❖ La température

Ses effets peuvent être mis en parallèle avec ceux de la lumière. Nous les distinguons :

1. Un thermopériodisme règle certains aspects de la floraison (plantes à bulbe) de la croissance, mais aussi de la morphogenèse (tubérisation).
2. Sur le plan de l'intensité, les températures basses sont particulièrement importantes. Elles lèvent des dormances et permettent la vernalisation des graines. Plus simplement, elles sont des facteurs limitants de la vie active possible entre -5°C et $+45^{\circ}\text{C}$. Mais des Conifères de Sibérie résistent aisément à -60°C , alors qu'inversement des Algues ou Bactéries de sources thermales supportent $+80^{\circ}\text{C}$.

❖ Quelques autres facteurs

Nous citons particulièrement l'eau, les stimulations mécaniques et les tensions.

- a) L'eau : La quantité d'eau fournie à la plante modifie la morphologie et les structures aussi bien lorsqu'elle est surabondante (milieu liquide) que lorsqu'elle manque.

Dans ce dernier cas, elle est à la base de modifications morphogénétiques très complexes connues sous le nom de xéromorphoses. Les xérophytes ont une surface foliaire réduite, une cuticule épaisse, des cellules petites et à membrane épaisse, beaucoup de tissus mécaniques, des systèmes racinaires très développés, une tendance à la spinosité ou à la succulence. Les stomates, nombreux, sont souvent bien protégés (chambres sous-stomatiques, cryptes pilifères, etc.).

Les plantes immergées ont leurs caractères propres : faible développement ou absence des racines, tissus mécaniques et vasculaires peu différenciés, parois cellulaires fines, feuilles minces et souvent réduites aux nervures, stomates malformés ou absents, abondance des méats ou lacunes aérifères.

b) Les stimulations mécaniques : Si elles sont unilatérales, elles peuvent conduire à une dorsiventralité physiologique et à des mouvements (thigmotropisme, thigmonastie, etc.).

Retenons aussi que, par des chocs répétés, on a pu combattre un étiolement partiel, donc mimer l'influence de la lumière, et ceci sur des organes aussi différents que le carpophore d'un Coprin ou la tige d'une Sensitive (*Mimosa pudica*) (Figure 11).

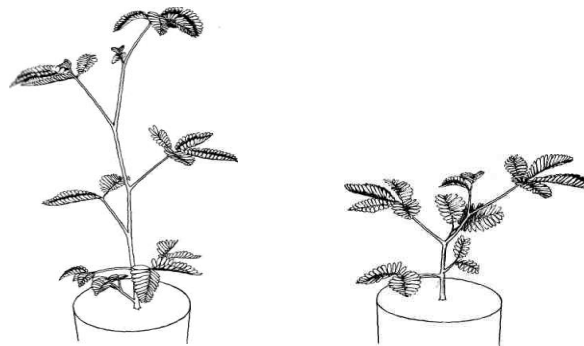


Figure 11. Plantes de *Mimosa pudica* développées en lumière peu intense

L'individu de droite a subi de multiples stimulations mécaniques (14 par jour pendant 7 semaines). Il est beaucoup moins étioilé que celui de gauche qui n'a jamais été stimulé

c) Les tensions : Enfin elles provoquent des réactions anatomiques intéressantes. Après avoir exercé une traction pendant deux jours sur des plantules de Soleil et des pétioles, à l'aide de poids (150g) suspendus à leur extrémité. On a observé que la résistance des organes à la traction avait plus que doublé, que les parois cellulaires s'étaient épaissies et que le collenchyme avait augmenté.

Dans la nature, il arrive qu'une racine soit coincée entre deux obstacles du sol (Roches, autres racines, etc.). Dans la zone sous tension, les membranes cellulaires sont toujours beaucoup plus épaisses.