



Université Mostefa Ben Boulaid - Batna 2
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département d'Écologie et Environnement

**MASTER 1 : ECOPHYSIOLOGIE ET DEVELOPPEMENT DES
PLANTES**

**Module : Le développement des plantes et Mécanismes génétiques de la
reproduction sexuée**

Contenu de la matière :

Partie I : Le développement des plantes

- A. Plan d'organisation de la plante
- B. Du zygote à l'embryon (symétrie radiale, symétrie bilatérale)
- C. De l'embryon à la plante
- D. Les méristèmes : mises en place et fonctionnement
- E. Induction florale
- F. Génétique de la redétermination du méristème apical
- G. Les gènes d'identité du méristème floral
- H. Architecture de l'inflorescence
- G. Les gènes homéotiques à boîte (MADS)

**Partie II : Mécanismes génétiques de la reproduction
sexuée.**

- A. Notion de fleur : origine et évolution
- B. Développement des organes reproducteurs et sa régulation génétique
 - 1. Formation de l'anthere et du pollen
 - 2. Formation de l'ovule et du sac embryonnaire
- C. Concept de carpelle (angiospermie),
- D. Fécondation, formation de la graine et du fruit

- E. Développement et maturation du fruit : contrôle génétique et hormonal du développement**
- F. Stratégies de la pollinisation**
- G. Systèmes de reproduction et contrôle génétique**
 - 1. Incompatibilités polliniques (contrôle génétique et moléculaire)**
 - a. Systèmes sporophytiques**
 - b. Systèmes gamétophytiques**
 - 2. Stérilités mâles et interactions nucléo cytoplasmiques**
- H. Apomixie**
- I. Déterminisme du sexe chez les plantes**

Introduction

Il y a 4,5 milliards d'années, l'atmosphère terrestre n'était composée que de vapeur d'eau, de dioxyde de carbone, de dioxyde de soufre, et d'azote. L'oxygène n'était présent qu'à l'état de trace. C'est l'apparition de cellules capables d'effectuer l'acte photosynthétique, c'est-à-dire combiner l'eau et le dioxyde de carbone en libérant de l'oxygène grâce à l'absorption de l'énergie lumineuse, qui stimula l'évolution de formes de vie plus complexes qui sont à l'origine des êtres vivants

Les êtres vivants se divisent en deux grands règnes : règne végétal et règne animal

- **Les végétaux** : leurs cellules ont une paroi squelettique pectocellulosique, capables de réaliser la photosynthèse (ils sont chlorophylliens et autotrophes). Ils sont en général immobiles car ils sont fixés au substrat (exception, les algues mobiles, ...).
- **Les animaux** : leurs cellules n'ont pas de paroi squelettique, système vacuolaire réduit, et sont hétérotrophes. Les animaux se caractérisent par la mobilité

Les végétaux se divisent en deux principaux sous-groupes : les **Thallophytes** et les

Cormophytes

Les thallophytes ont un appareil végétatif simple donc : les thalles n'ont ni tiges, ni feuilles, ni racines, ni vaisseaux conducteurs. Leur taille est très variable

Les cormophytes ont un cormus (axe ou tige), sont dites **végétaux supérieurs**, constitué par des rameaux feuillés et possèdent des racines.

Les phanérogames (plantes à reproduction visible) et qui sont aussi appelées les spermatophytes (plantes à graines), appartiennent aux cormophytes, ils comportent deux sous-embranchements, les **Angiospermes** et les **Gymnospermes**

La classe des Angiospermes regroupe les plantes à fleurs, et donc les végétaux qui portent des fruits. Angiosperme signifie « graine dans un ovaire » en grec par opposition aux gymnospermes (graine nue).

Les angiospermes représentent la plus grande partie des espèces végétales terrestres, avec 250 000 à 300 000 espèces. Ils comprennent les **Dicotylédones** et les **Monocotylédones**. Les Angiospermes diffèrent cependant des autres plantes à graines par la présence des caractères suivants :

- La condensation des organes reproducteurs en une fleur.
- La présence d'un ovaire enveloppant les ovules, et qui se développera pour donner un fruit.

- la double fécondation de l'ovule, qui donnera l'embryon et son tissu nourricier, l'albumen.

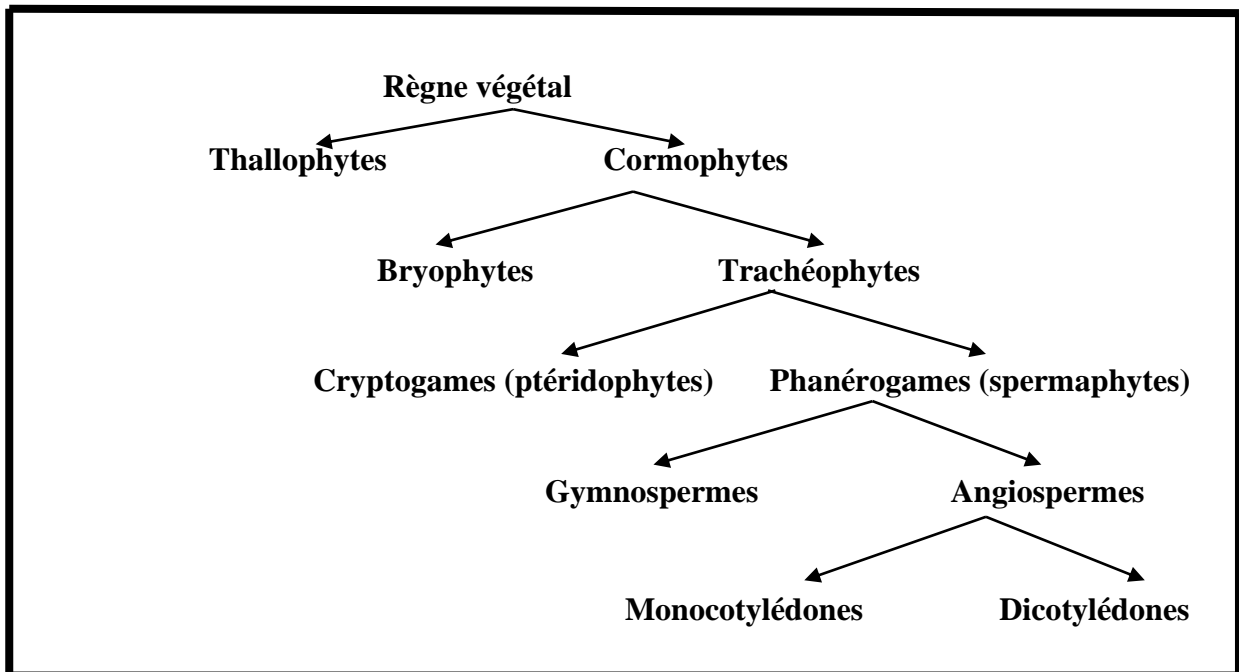


Fig 01: Classification des végétaux

Dans le règne végétal, on distingue :

1-Les Protocaryotes (Procaryotes) :

Ce sont des êtres vivants unicellulaires qui se reproduisent par simple multiplication cellulaire.

2-Les Eucaryotes :

Qui sont pour la plupart pluricellulaires et se multiplient essentiellement par reproduction sexuée. Chez les végétaux eucaryotes, on distingue deux grands groupes :

2-1/ Les Thallophytes

- Leur appareil végétatif est appelé **thalle** (toutes les cellules se ressemblent sans différenciation physiologique c'est-à-dire que toutes les fonctions sont réparties dans toutes les cellules).
- L'absorption de l'eau et des sels minéraux se fait au niveau de la surface de la paroi de toutes les cellules.
- Le thalle présente, en fonction des espèces, des formes très variables allant de l'état **unicellulaire** jusqu'à des structures complexes (**pluricellulaires**).
- La reproduction se fait par des spores ou des gamètes.

2-1-1/ Les Phycophytes (Algues)

- Organisme autotrophe (capables d'assurer la photosynthèse)
- On distingue trois groupes principaux : les **Chlorophycophytes** (algues vertes), les **Chromophycophytes** (algues brunes) et les **Rhodophycophytes** (algues rouges).

2-1-2/ Les Mycophytes (champignons)

- Thalle sous forme d'un filament appelé mycélium.
- Organisme hétérotrophe (incapables d'assurer la photosynthèse).
- Les champignons présentent plusieurs formes de vie : libre, parasite, symbiotique.

2-2/ Les Cormophytes

- Ont une structure appelée **Cormus** (une tige avec des feuilles)
- Les fonctions physiologiques sont bien définies (absorption de l'eau et des sels minéraux par les racines, la photosynthèse par les feuilles et la reproduction par les tiges).

2-2-1/ Les Bryophytes (mousses)

- Organisme autotrophes
- Possèdent une véritable tige feuillée * Ils ne l'ont pas de véritable système racinaire

2-2-2/ Les Ptéridophytes (fougères)

- Possèdent de véritables tissus conducteurs

2-3/ Les Préspermaphytes (Préphanérogames)

C'est un groupe intermédiaire entre les ptéridophytes et les spermaphytes.

2-4/ Les Spermaphytes (Phanérogames)

Sont des plantes qui produisent des **graines** (plantes à graines), sont appelés aussi plantes à **ovules**, se distingue donc des algues, des mousses et des fougères.

2-4-1 Les Gymnospermes

- Caractérisés par **un ovule et une graine non protégée**
- La fleur est réduite aux pièces reproductrices

2-4-2 Les Chlamydospermes

- Ils sont considérés comme intermédiaires entre les gymnospermes et les Angiospermes
- Les organes reproducteurs sont entourés par une simple enveloppe

2-4-3 Les Angiospermes (graine dans un récipient)

- Caractérisés par l'apparition **d'ovaire qui protège les ovules**
- Les **appareils reproducteurs** se trouvent dans un organe appelé **fleur**

- Se sont donc des végétaux qui portent des **fruits**
- Les Angiospermes comprennent les **dicotylédones** et les **monocotylédones**

3-Particularités de la cellule végétale :

Les cellules végétales des Angiospermes ont en générale une forme géométrique car elles sont entourées par **une paroi squelettique rigide**. L'intérieur de la cellule est occupé en grande partie par **une vacuole**. Elle renferme aussi des organites appelés **chloroplastes** qui lui sont spécifique.

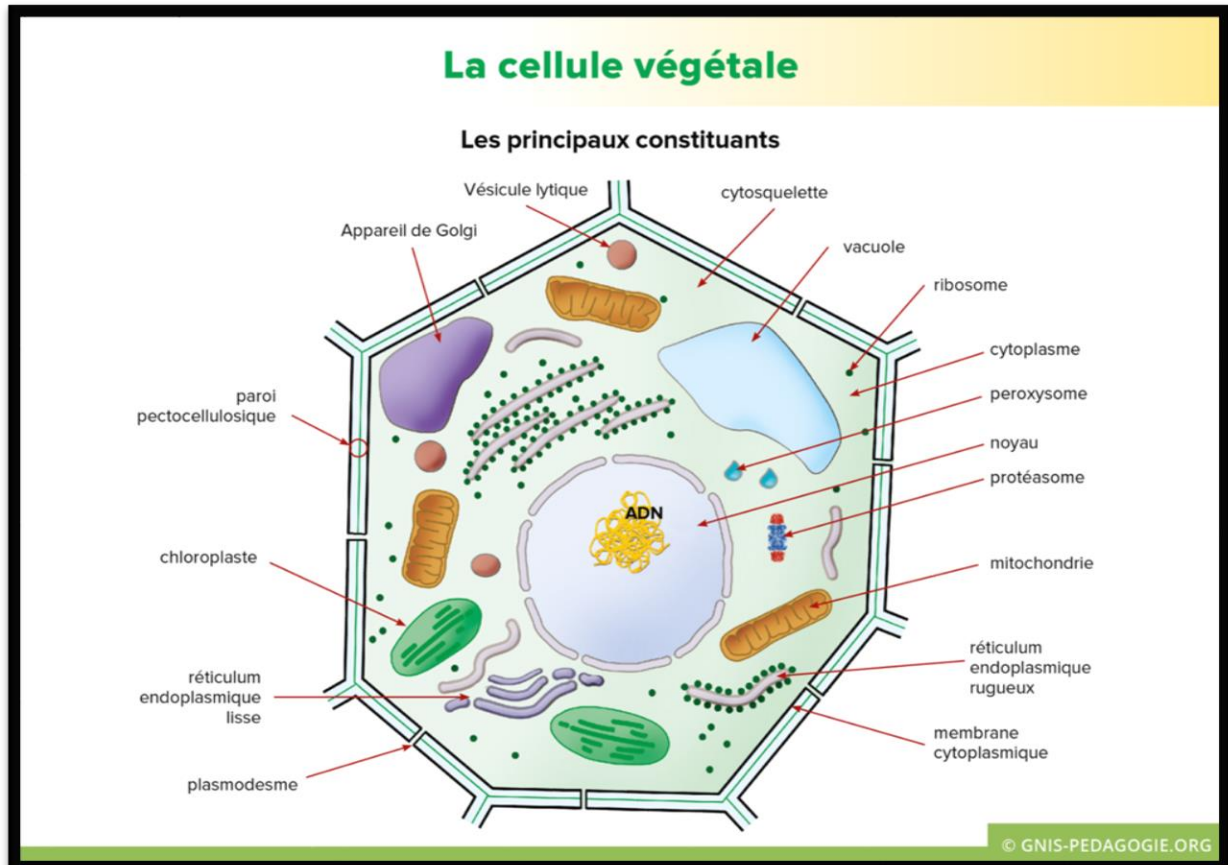


Fig 02: La Cellule végétale eucaryote

3-1- Les enveloppes cellulaires :

Deux types d'enveloppes entourent les cellules végétales. **La paroi pectocellulosique**, elle est **épaisse** et **rigide**. Composée principalement d'un produit du métabolisme secondaire : **la cellulose**. Son rôle est d'assurer le maintien de la cellule et ses liaisons physiques avec les cellules voisines. **La membrane cellulaire**, pour sa part, est aussi présente chez la cellule végétale, elle est située à l'intérieur de cellule et renferme les organites cellulaires. La **paroi pectocellulosique** est formée de plusieurs couches qui sont de l'extérieur vers l'intérieur.

3-1-1- Lamelle moyenne (partie externe)

C'est la partie **externe**, composée par des substances de nature **pectique (ciment intracellulaire)** qui assure **la cohésion entre les cellules**.

3-1-2- Paroi primaire

Elle est située entre la lamelle moyenne et la paroi secondaire. Elle est de nature pectocellulosique. Elle est extensible, ce qui permet la croissance cellulaire (élongation)

3-1-3- Paroi secondaire

Elle est située entre la membrane cytoplasmique et la paroi primaire. Elle apparaît lors de la différenciation cellulaire. Elle est constituée de cellulose et d'hémicellulose et riche en composés phénoliques (structure solide et non extensible).

3-2- La membrane cellulaire :

Chez la cellule végétale on distingue l'existence de deux membranes importantes ; **le plasmalemme** qui est une enveloppe mince, délimitant le milieu intracellulaire du milieu extracellulaire, formée par une double couche lipidique et **Le tonoplaste** qui est une membrane qui sépare la vacuole du cytoplasme dont il est perméable aux éléments qui seront stockés dans la vacuole.

3-3- Les plastes :

Les plastes sont des organites cellulaires présents dans le cytoplasme des **cellules végétales eucaryotes**, ils sont issus des **proplastés**. Possédant leur **propre ADN**, limités par une double membrane ; une **interne** et une autre **externe** qui forment l'**enveloppe plastidiale**. On peut distinguer plusieurs types de plastes : les proplastés, les étioplastés, les chloroplastés, les chromoplastés, les leucoplastés, les amyloplastés,

3-3-1- Les proplastés :

Plastes non différenciés

3-3-2- Les étioplastés :

Plastes des plantes qui manquent de la lumière

3-3-3- Les chloroplastés :

C'est un groupe des plastés contenant dans leurs structures les pigments carotène et chlorophylle qui assurent l'absorption de l'énergie solaire qu'ils transforment en énergie chimique au cours de la photosynthèse. C'est la chlorophylle contenue dans les chloroplastés qui donne la couleur verte aux plantes et c'est également elle qui permet aux formes de vie végétale de croître afin d'alimenter les formes de vie animale.

3-3-4/ Les chromoplastes :

Comprennent tous les plastes renfermant dans leur structure le pigment **carotène**. C'est ce carotène qui donne sa **couleur jaune, rouge ou orange** aux fleurs, aux fruits mûrs et aux feuilles à l'automne. Les chromoplastes se rencontrent habituellement chez les cellules végétales exposées à la lumière. Cependant, certaines cellules non exposés à la lumière peuvent aussi contenir du carotène (la carotte dans le sol).

3-3-5/ Les leucoplastes :

Plastes sans pigments, ce qui suggère une localisation dans les racines et les tissus non photosynthétiques. Ils peuvent se spécialiser pour stocker des réserves d'**amidon**, de **lipides** ou de **protéines**, ils sont respectivement appelés **amyloplast**, **oléoplast** ou **protéinoplast**.

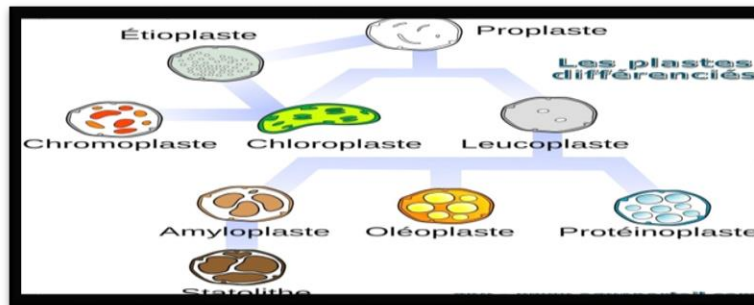


Fig 03: Différents types de plastes

3-4/ La vacuole :

C'est un organe délimité par une membrane appelé **le tonoplaste**, remplis d'eau et contenant diverses molécules inorganiques et organiques. La vacuole des végétaux peut occuper même 90% de l'espace cellulaire. Elle effectue de nombreux échanges avec le cytoplasme. C'est un lieu de **stockage**. L'intérieur de la vacuole se nomme le **suc vacuolaire**. La totalité de l'appareil vacuolaire est **le vacuome**.

3-5/ Les cytosomes :

Sont des organites cellulaires sphériques, limités par une membrane simple, contiennent un certain nombre d'enzymes :

3-5-1/ Les lysosomes :

Contiennent des enzymes lytiques qui coupent de nombreuses macromolécules comme les polysaccharides et les acides nucléiques.

3-5-2/ Les glyoxysomes :

En collaboration avec les mitochondries, ils assurent la transformation des lipides de réserve en glucides

3-5-3/ Les peroxysomes :

Se trouve dans les cellules photosynthétiques actives. Ils sont le Siège des principales étapes de la photorespiration, en particulier le dégagement de CO₂.

Partie I : Le développement des plantes :

A. Plan d'organisation de la plante :

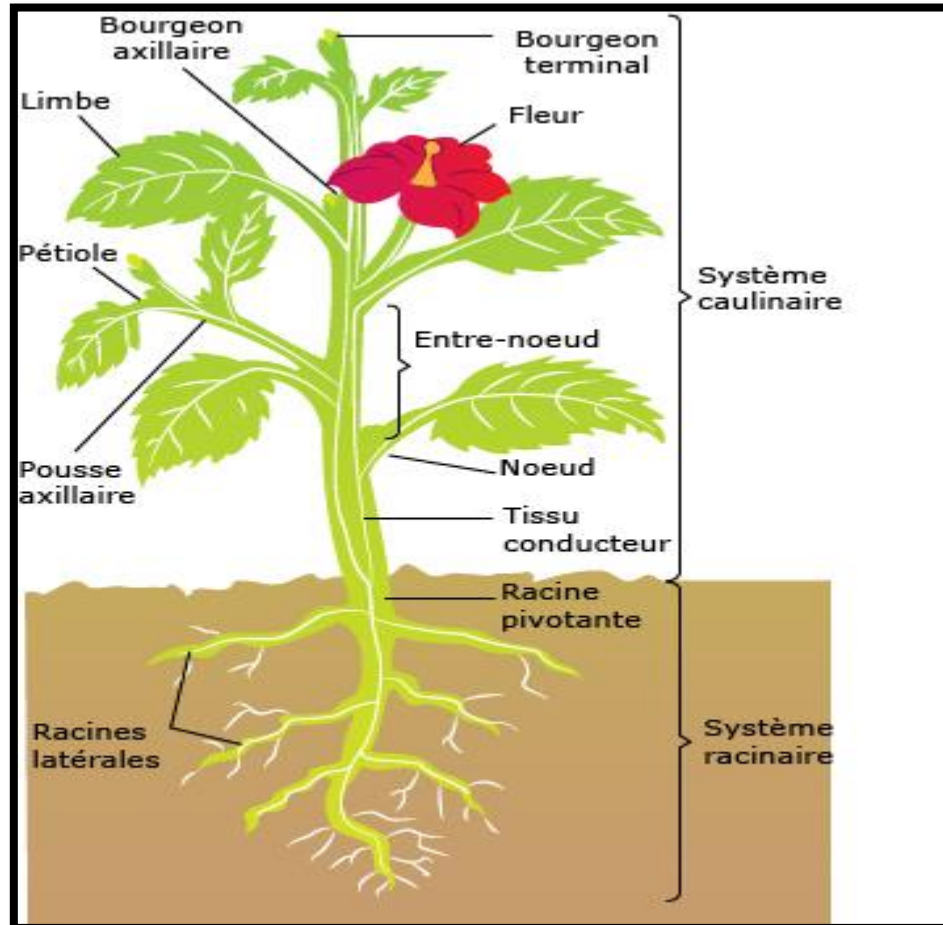


Fig 04 : Organisation de la plante

Le développement d'une plante se déroule de façon :

- **Harmonieuse :**

La taille relative des organes est proportionnée Rapport Racine/Tige constant

- **Coordonnée :**

Apparition séquentielle des organes (les fleurs apparaissent après les feuilles)

- **Reproductible :**

Entre les différents individus d'une espèce donnée

1- La Tige :

Organe végétatif généralement aérien, porte les bourgeons, les feuilles, et au moment de la reproduction les organes reproducteur : fleurs, fruits, graines. la tige est constituée d'une succession de nœuds et d'entre-nœuds. Elle est également le lieu de transit de la sève brute et de la sève élaborée vers d'autres organes

1-1- Bourgeons : assurent la croissance et la ramification des tiges, selon la position ou leur localisation sur la tige on distingue :

- **Bourgeon terminal** : assure la croissance de la tige en longueur.
- **Bourgeon axillaire (latéral)** : situé à l'aisselle de feuille
- **Bourgeon adventif** : sont des bourgeons invisibles et latents, ils n'apparaissent qu'à la suite de blessures.

1-2- Classification (différents types de tiges) :

a- Selon la Consistance :

- **Les tiges herbacées** : couleur plutôt verte, de faible épaisseur et souple (pas de lignine)

Concerne principalement les Monocotylédones mais aussi les Dicotylédones annuelles/bisannuelles

- **Les tiges ligneuses** : couleur brune, en général de plus grosse épaisseur et rigide ne concerne que les Dicotylédones (présence de lignine) **tige herbacée**

b- Selon le port (Orientation de la croissance) :

*** La tige aérienne peut être :**

- Dressée ou érigée
- Rampante ou stoloniforme (pouvant s'enraciner.
- Grimpante (s'élevant sur les supports voisins à l'aide de vrilles ou de crampons)

c- Selon le milieu où elle se trouve :

Tige aérienne, tige souterraine, tige aquatique les tiges souterraines se répartissent en 3 catégories.

- **Le rhizome** : tige souterraine et horizontale, émettant des rameaux aériens et des racines adventives (chiendent)
- **Le tubercule** : tige ou portion de tige renflée (pomme de terre)
- **Le bulbe ou oignon** : tige courte, en forme de plateau charnu et qui porte les feuilles serrées les unes contre les autres et entièrement écailleuses ou uniquement écailleuses à la base (oignons). Le bulbe est également composé d'un bourgeon plus ou moins central, également porté par le plateau.

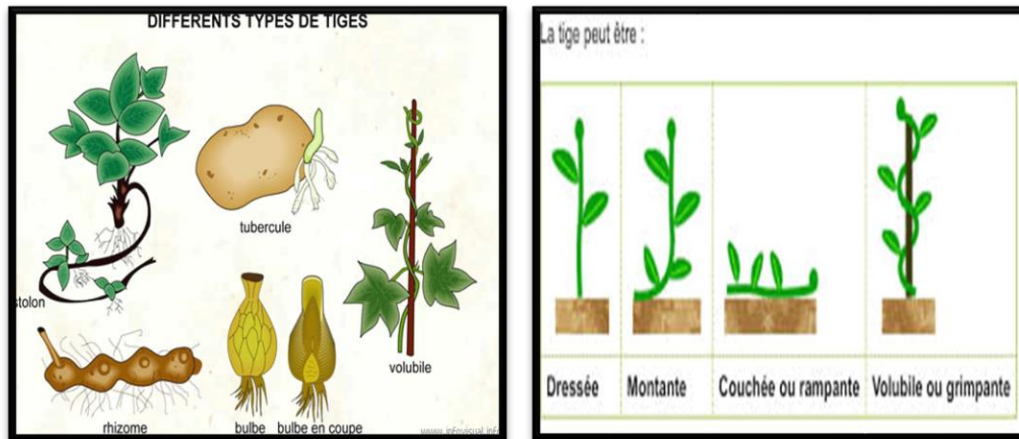


Fig 05 : Les différents types de tige

2- La feuille:

2-1- Définition :

La feuille est un organe végétatif aérien, généralement aplati de couleur verte, assure la photosynthèse. Est un véritable laboratoire où se réalise la transformation de la sève brute en sève élaborée grâce aux échanges gazeux entre la feuille et le milieu ambiant

2-2- Structure :

Une feuille est constituée de plusieurs parties :

- Une gaine partie plus ou moins renflée, relie le reste de la feuille à la tige au niveau du nœud, reliant deux petits appendices appelés stipules
- Le pétiole ; axe cylindrique plus ou moins aplatie
- Le limbe ; partie souvent plate ayant souvent une plus grande surface.
- Les nervures ; d'une section souvent cylindrique, elles sillonnent le limbe.

2-3- Classification (différentes sortes de feuilles) :

a- Selon la gaine :

- **Feuilles engainante :**

Gaine très développée, entourant la tige, le cas des feuilles des monocotylédones

b- Selon le pétiole :

- **Feuille sessile :** feuille sans pétiole

-Division du limbe : Le limbe est dit **simple** s'il est en une seule pièce, ou **composé** s'il est découpé en plusieurs petites feuilles ou **folioles**. Selon la disposition des folioles sur l'axe principal de la feuille ou *rachis*, on dit que le limbe est :

-Penné, si les folioles sont disposées comme les barbes d'une plume.

-Palmé si elles sont disposées comme les doigts de la main (marronnier) ;

-Bord du limbe :

La forme générale du limbe n'est pas toujours régulière. Son bord est très souvent incisé, ondulé, cilié ou découpé plus ou moins profondément. On distingue plusieurs types dont on cite les plus importants

c- Selon le Types de nervation :

- Limbes à nervation **pennée**.

Ils possèdent une nervure principale portant des nervures secondaires

- nervation pennée

- Limbes à nervation **digitée** ou **palmée**.

Ils présentent des nervures qui rayonnent à partir d'un même point.

- Les limbes à nervation **parallèle**

Les nervures parcourent le limbe parallèlement les unes aux autres. Se rencontre principalement chez les Monocotylédones

La **phyllotaxie** est la disposition des feuilles sur la tige. Les feuilles, régulièrement disposées le long de la tige, permettent de définir différents modes de disposition phyllotaxique.

- **Disposition alterne** : Une seule feuille est insérée à chaque noeud.

- **Disposition opposée**

Les feuilles sont disposées par deux et insérées à chaque noeud (verticille composé de 2 feuilles) l'une en face de l'autre.

Disposition opposée décussée

- **Disposition Verticillée** : Plus de deux feuilles sont insérées simultanément à chaque noeud.

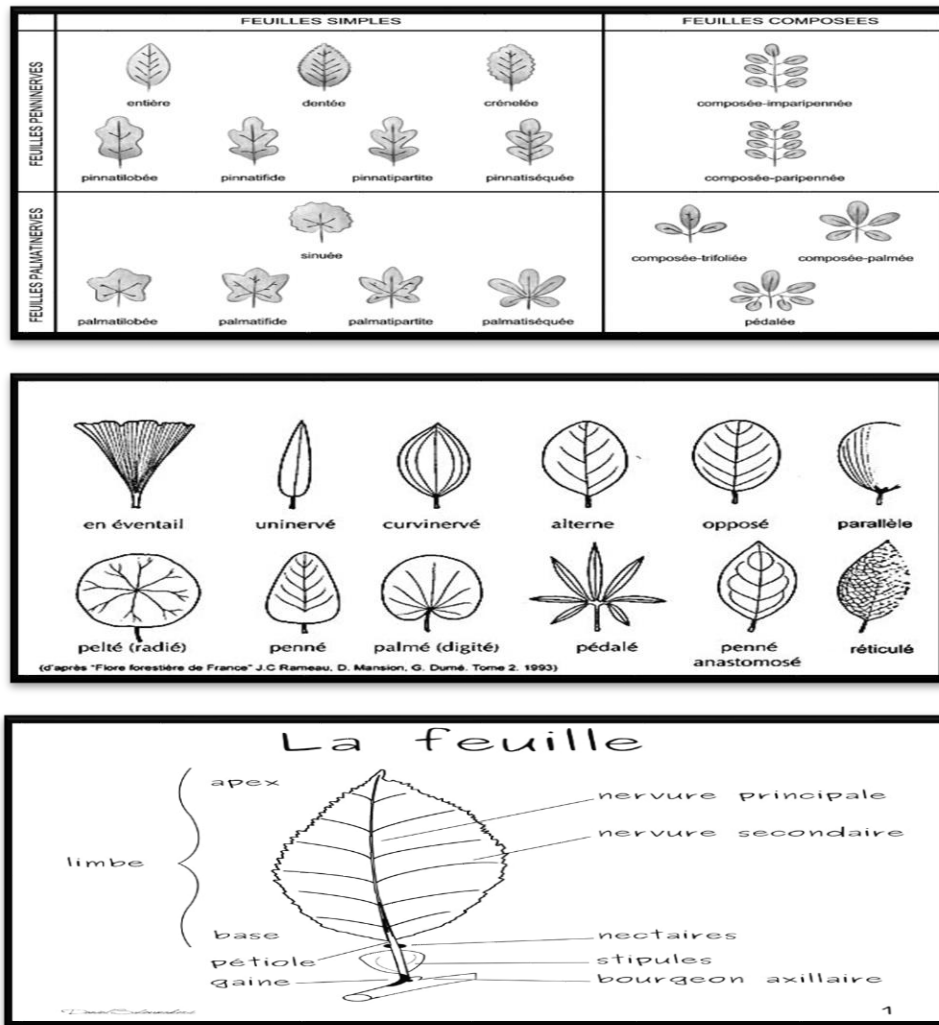


Fig 06 : Les différents types de feuilles et de nervures

3- Racine (système racinaire)

3-1- Définition :

Organe végétatif généralement souterrain, L'ensemble des racines forme le **système racinaire** de la plante et permet la fixation du végétal dans le sol ainsi que l'absorption de l'eau et des substances dissoutes nécessaires au développement de la plante. Pour rappel, la racine ne porte jamais de feuilles et n'a pas de noeuds ;

3-2- Structure :

On distingue **quatre zones** sur une racine en croissance :

- 1. Une zone de croissance, terminale effilée (point végétatif)** formée de petites cellules indifférenciées qui se multiplient activement et qui sont protégées par la **coiffe**. La coiffe protège le méristème racinaire pendant la croissance de la racine en évitant le contact immédiat avec les particules solides du sol. La desquamation continue de la coiffe facilite la progression de la racine dans le sol.
- 2. Une zone d'élongation**, de quelques millimètres où le début de différenciation cellulaire

3. Une zone pilifère, garnie de nombreux poils absorbants permettant les échanges entre la racine et le sol. Les poils au début de la zone pilifère sont courts (ils viennent de se former) et ceux situés à l'endroit où la zone pilifère s'achève sont plus longs et flétris. Ils disparaîtront prochainement.

4. Une zone subéreuse, dépourvue de poils, mais où apparaissent des ébauches de jeunes racines, les racines secondaires (ramifications).

3-3- Le système racinaire (différents types de racines)

- Selon L'origine des racines :

1. Racines embryonnaires : qui proviennent de l'évolution de la radicule de l'embryon ; elles sont persistantes.

2. Racines adventives : formées sur une partie quelconque du végétal (tiges, feuilles, etc.). (Maïs, fraisier, lierre)

- Selon l'organisation (structure) du système racinaire

L'organisation du système racinaire se présente sous différentes formes :

1. La racine pivotante : racine importante qui se développe et qui forme un pivot central sur lequel viennent se greffer de petites racines secondaires. C'est le cas par exemple pour le chêne ou le radis. C'est le cas également pour le cacaoyer (*Theobroma cacao*).

2. Les racines fasciculées : plusieurs racines d'importance égale, disposées en faisceau, portent de nombreuses radicelles (épicéa, maïs)

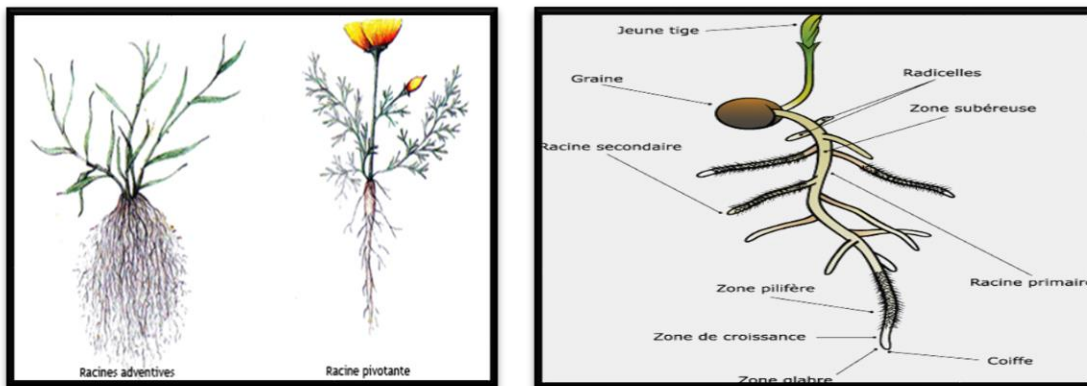


Fig 07 : Le système racinaire et les différents types de racin

B. Du zygote à l'embryon:

1- Définition de la reproduction sexuée :

La reproduction sexuée permet de donner naissance à un nouvel être vivant grâce à la rencontre d'un organisme mâle et d'un organisme femelle (c'est la fécondation). C'est le cas des plantes à fleurs : les étamines (parties mâles de la fleur) fabriquent du pollen qui viendra féconder un ovule présent dans le pistil (partie femelle de la fleur).

2- Organisation de l'organe reproducteur (fleur) :

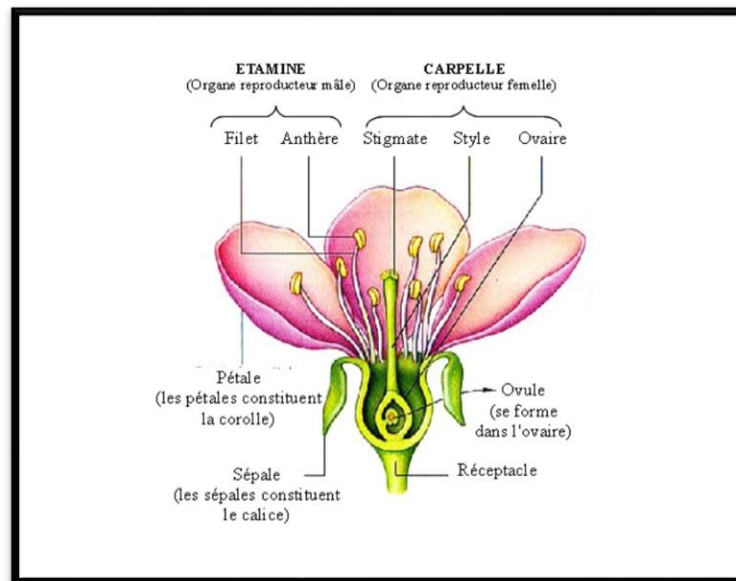


Fig 07 : Organisation florale

La fleur comprend des pièces florales situées sur le réceptacle qui est l'extrémité renflée du pédoncule floral. Le pédoncule est inséré sur la tige à l'aisselle d'une petite feuille appelée : bractée. Les pièces florales sont disposées selon 4 cycles appelés verticilles. De l'extérieur vers l'intérieur, on distingue :

- **Le Périclype** : il comprend 2 verticilles de **pièces stériles** :
 - **Le calice** : il est formé par les sépales, pièces verdâtres, d'aspect foliacé.
 - **La corolle** : elle est constituée de pétales sont des pièces non chlorophylliennes mais ils sont colorés par des pigments. A la base de chaque pétale, une glande microscopique, le nectaire, sécrète un liquide sucré : le nectar.
- **Les Organes reproducteurs** : ils se répartissent en 2 verticilles de **pièces fertiles** :
 - **L'androcée** : il est formé de l'ensemble des étamines. Chaque étamine comprend le filet, fin et allongé, surmonté d'une partie élargie : l'anthère. L'anthère est constituée de 2 sacs polliniques qui contiennent le pollen.
 - **Le gynécée** : il est formé par un ensemble de petits organes verts : les carpelles.

Chaque carpelle est constitué d'une partie renflée, l'ovaire celui-ci est surmonté d'un style terminé par le stigmate (piste d'atterrissage du pollen). L'ovaire contient les ovules.

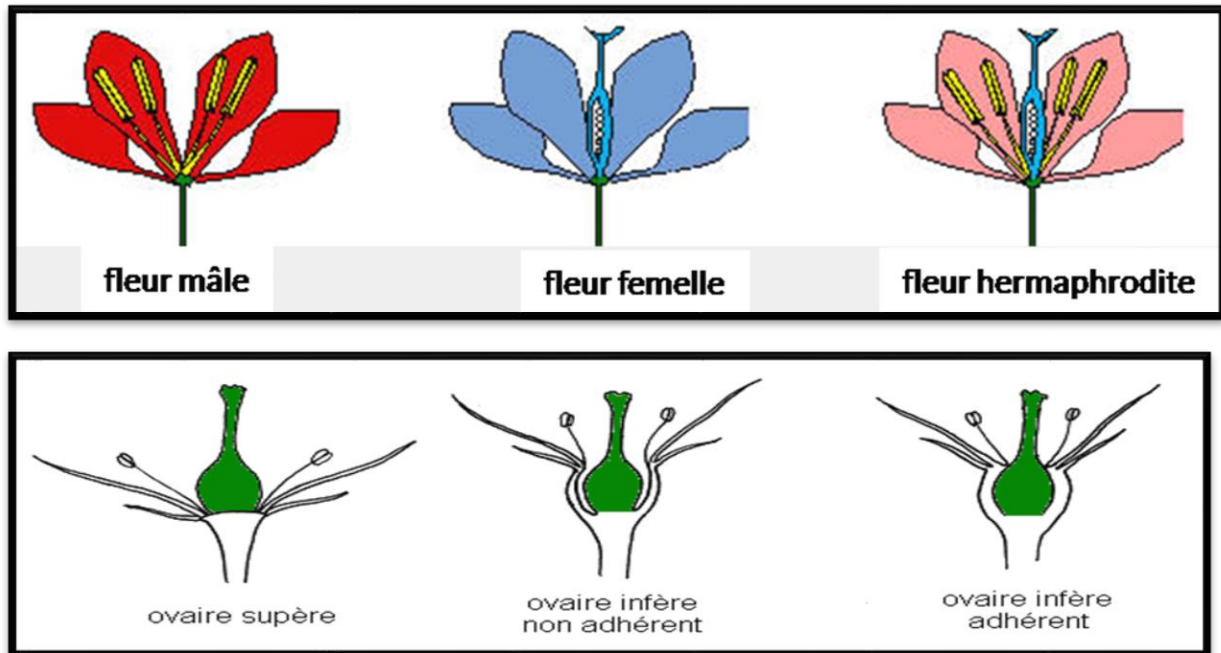


Fig 08 : Différents types de fleurs

3- Répartition des sexes :

- **Fleur hermaphrodite** : Lorsque chacune des fleurs contient à la fois des organes mâles (androcée) et des organes femelles (gynécée). **Exp** : Oranger, Cerisier, Pommier, Tulipe. La majorité des cas.
- **Fleur unisexuée** : Lorsque la fleur comprend uniquement des organes mâles ou des Organes femelles.
- **Plante monoïque** : Lorsque chaque plante porte les 2 types de fleurs unisexuées. **Exp** : Noisetier, Maïs, Bouleau.
- **Plante dioïque** : Lorsqu'il existe des plantes portant uniquement des fleurs unisexuées mâles et des plantes portant des fleurs unisexuées femelles. **Exp** : Saule, Ortie, Mercuriale, Dattier.
- **Fleurs asexuée** : Fleurs sans pièces fertiles (ni androcée ni gynécée).
- **Fleurs apétales** : Fleurs sans pétales.
- **Fleurs asépales** : Fleurs sans sépales.

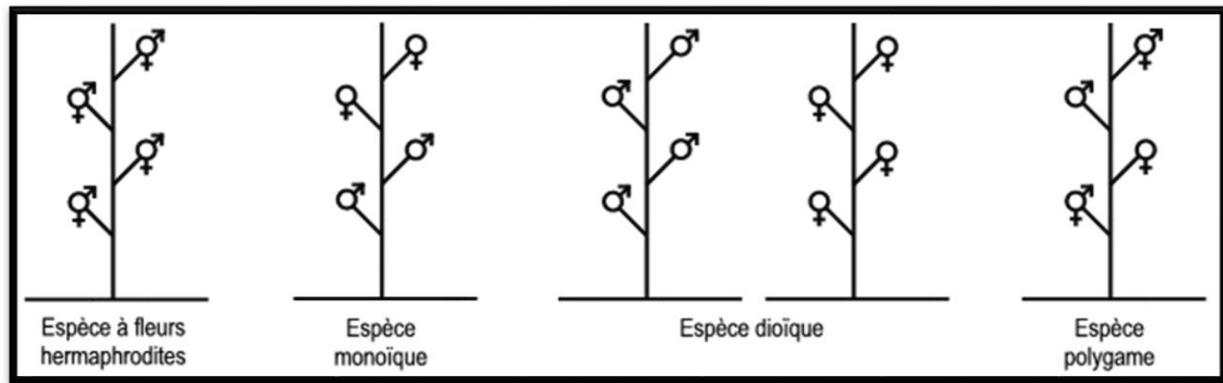


Fig 09 : Répartition des sexes

4- Gamétogenèse :

La gamétogénèse est un ensemble des processus contribuant à la formation des gamètes mâle et femelle à partir d'une cellule originelle dite cellule mère.

4-1-Les organes reproducteurs mâles (étamines)

Elles sont formées d'un filet et **une anthère** (partie fertile de l'étamine et le siège de formation des grains de pollen) avec **quatre sacs polliniques**. Les grains de pollens se forment dans les étamines. La différenciation commence à partir d'un méristème (cellules à caractère embryonnaire) limité par une couche de cellules appelées « épiderme », l'anthère présente alors quatre bosses correspondant aux quatre futurs sacs polliniques. Dans chaque bosse, quelques cellules sous épidermiques à caractère embryonnaires se différencient en **archéspores**. Chaque **archéspore** se divise tangentiellement et donne : une cellule externe ou pariétale destinée à former les diverses couches cellulaires de la paroi du sac, et une cellule interne ou cellule mère (**sporogène**) dont la multiplication donne quatre **microspores diploïdes** entourées de cellules nourricières. Par la **méiose** ces microspores évoluent en **tétra-spores haploïdes** qui vont continuer à se diviser, au moins une fois, par une simple mitose asymétrique pour donner **une cellule végétative** (grosse cellule) possède une paroi rigide et épaisse à double couche **exine** (externe et fortement ornementée) et **intine** (interne), et elle englobe la plus petite dite **une cellule génératrice** qui est dotée d'une paroi très mince. A la différence de la cellule génératrice, la cellule végétative est riche en organites.

Quand les fleurs sont fonctionnelles pour les organes reproducteurs mâle et femelle, les grains de pollens seront libérés dans l'atmosphère par déchirure des sacs polliniques.

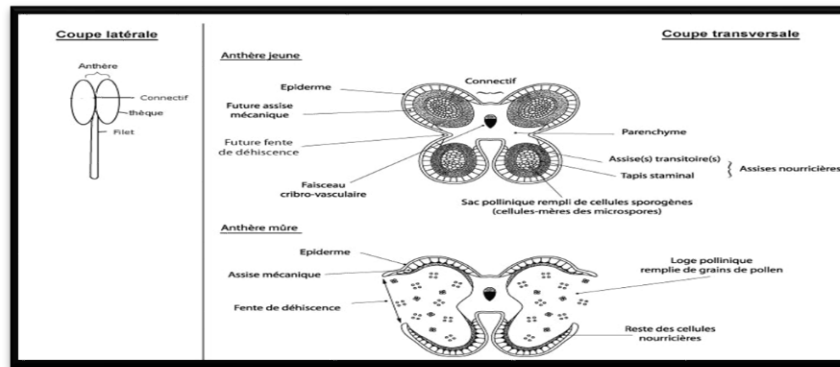


Fig 10 : Coupe transversale schématisée d'une anthere

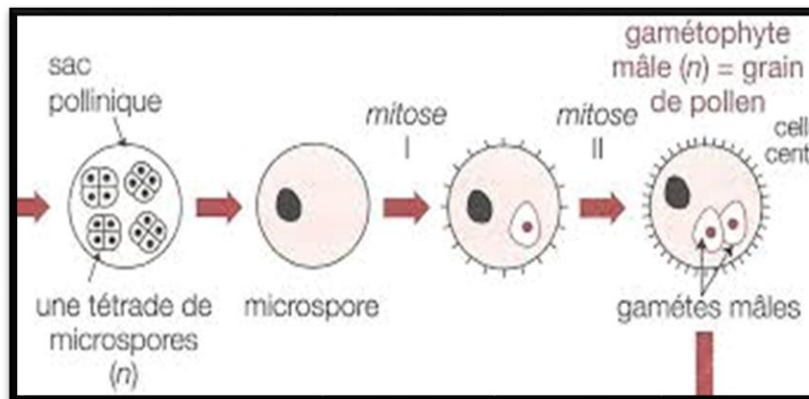


Fig 11 : Etapes de la formation d'un grain de pollen

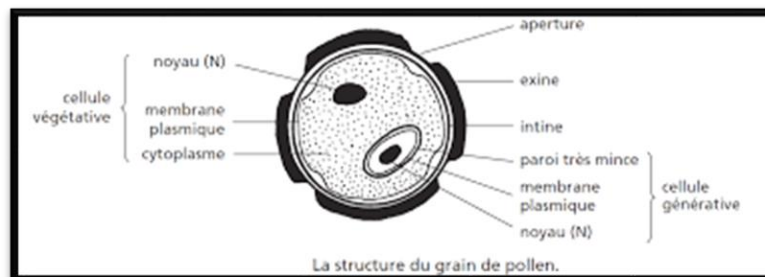


Fig 12 : Structure du grain de pollen

4-2- Les organes reproducteurs femelles (carpelles ou gynécée) :

Chez les Angiospermes, le carpelle est constitué de deux parties : la basale creuse contient le ou les ovules et la sommitale forme le pistil constitué de style et des stigmates. L'ovule est de forme ovoïde, limité extérieurement par deux téguments (parfois un seul) interrompus par un micropyle. **L'ovule** contient le gamétophyte femelle haploïde ; **le sac embryonnaire (macrospore)**.

4-2-1- Structure de l'ovule :

- **Placenta** : partie de l'ovaire à laquelle sont fixés les ovules, directement ou par l'intermédiaire d'un funicule.
- **L'ovule** est fixé à la paroi de l'ovaire par **le funicule** (petit pédoncule)

- **Le hile** est l'extrémité du funicule (endroit où commence la partie ovoïde)
- Par le funicule passe le faisceau conducteur qui alimente l'ovule
- La bifurcation (ramification) du faisceau s'appelle **la chalaze**
- L'ovule est entouré de **téguments**
- **Le micropyle** est l'endroit où passe le tube pollinique (ouverture dans les téguments de l'ovule)
- **Le raphé** est la soudure entre le tégument et le funicule
- **Le nucelle** est le tissu nourricier
- **Sac embryonnaire** : gamétophyte femelle

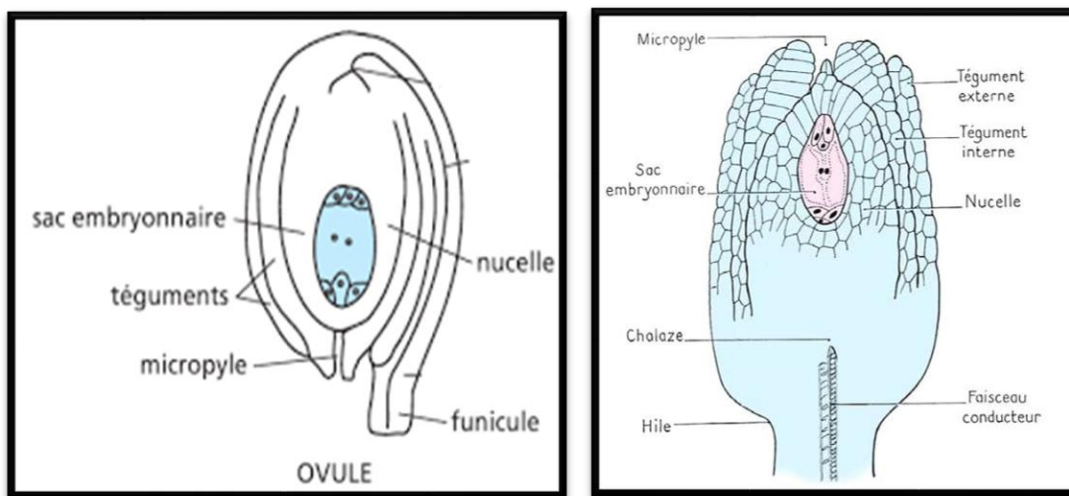


Fig 13 : Structure générale d'un ovule

4-2-2- Formation de la mégaspore (macrospore) :

Une cellule sous épidermique située dans l'axe du nucelle sous le micropyle, appelé **l'archéspore**, subit deux divisions par une cloison transversale, la cellule inférieure (**sporogène** (cellule mère)), subit une méiose et donne quatre macrospores disposées en file, dans l'axe de l'ovule. La cellule inférieure donnera le sac embryonnaire, les autres dégénèrent.

4-2-3- Formation du sac embryonnaire :

Les huit noyaux résultent de trois divisions successives par mitose d'une mégaspore (macrospore) se séparent par un cloisonnement. Ils se disposent par tétrade aux deux extrémités de la cellule ; un noyau de la tétrade supérieure se rapproche de d'un noyau de la tétrade inférieure et fusionnent pour donner le noyau secondaire du sac (cellules accessoires). Les trois noyaux des deux pôles qui restent vont s'individualiser formant des cellules. L'une des cellules (la centrale) du pôle micropylaire donne le gamète femelle ou **oosphère**, les deux autres, **les synergides** sont chargées de guider le tube pollinique en émettant une substance

chimiotactique. Les trois cellules inférieures (du pôle chalazien) constituent les **antipodes**. L'ensemble des cellules formées constitue le gamétophyte femelle « **sac embryonnaire** ».

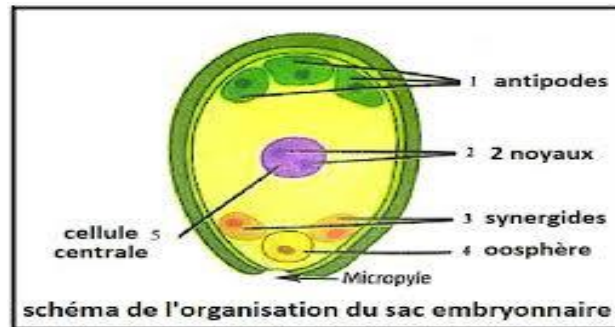


Fig 14 : Formation du sac embryonnaire

4-3-3- Pollinisation

A maturité le sac pollinique s'ouvre par les fentes de déhiscence et libère les grains de pollen. La pollinisation est le processus de transport du pollen (gamétophyte mâle) de l'étamine jusqu'aux stigmates (élément récepteur femelle), permettant ainsi la fécondation de la fleur receveuse. La pollinisation peut se faire, par le vent (**anémophilie**), par l'eau (**hydrophilie**), par les animaux (**zoophilie**) ou par l'homme (**manuelle**). Dans le cas de la **zoophilie**, les animaux impliqués le plus souvent sont des insectes (**entomophilie**), parfois des oiseaux (**ornithophilie**).

On peut distinguer deux types de pollinisation :

4-3-3-1- Pollinisation autogame :

C'est-à-dire que les grains de pollen fécondent l'ovule de la même fleur. Ce cas est possible seulement si la fleur est **hermaphrodite**.

4-3-3-2- Pollinisation hétérogame :

Le grain de pollen d'une fleur A féconde l'ovule d'une fleur B. Ce type de pollinisation est obligatoire chez les fleurs **unisexuées**, il est aussi fréquent chez les fleurs **bisexuées**.

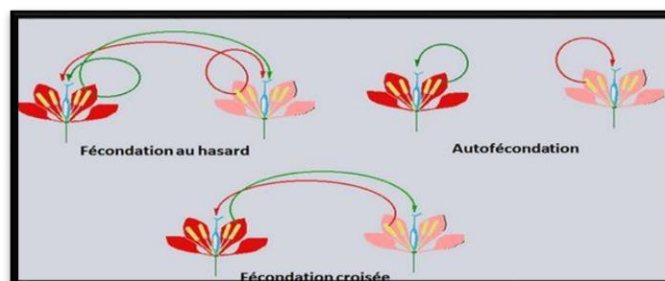


Fig 15 : Différents types de pollinisation (autogame et hétérogame)

5- La double fécondation :

Processus caractéristique des Angiospermes consistant en l'union simultanée des deux gamètes mâles (**cellules spermatiques**), véhiculé par le tube pollinique, à deux cellules du sac embryonnaire : l'un avec l'**oosphère** ou gamète femelle et l'autre avec la **cellule centrale**. Avant la double fécondation il y a une phase marquée par la formation d'un tube pollinique qui s'enfonce dans le style jusqu'à l'ovaire. Ce tube pollinique constitue le vecteur des deux gamètes mâles issus de la division en deux noyaux reproducteurs que renfermait le grain de pollen ; par chimiotactisme il atteint un ovule, pénètre généralement par le micropyle et décharge son contenu dans une des deux synergides du sac embryonnaire.

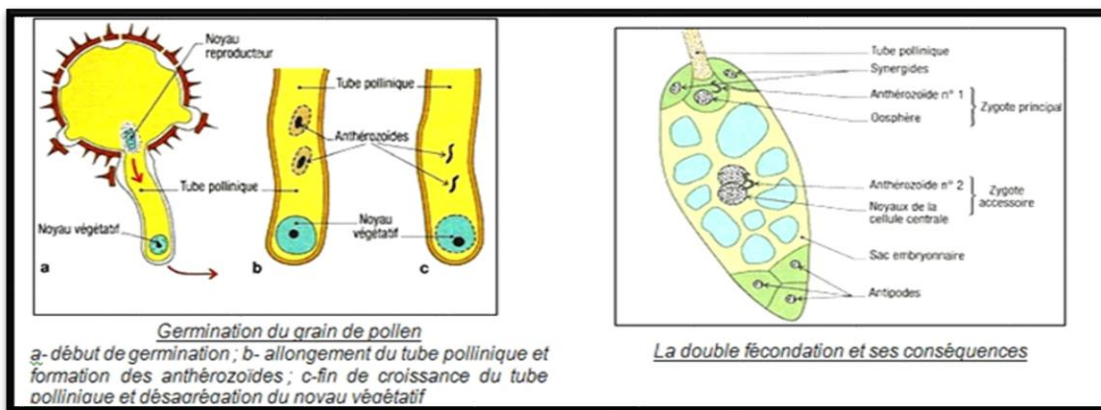


Fig 16 : La germination de grain de pollen

La double fécondation proprement dite consiste alors en la fusion d'une **cellule spermatique avec l'oosphère** et de la **seconde cellule spermatique avec la cellule centrale**. La fécondation de l'oosphère aboutit à la formation d'un **zygote diploïde** qui évoluera en un **embryon (2n)**. Celle de la cellule centrale donne le **zygote-albumen (3n)** (ou **zygote accessoire**), ce dernier est à l'origine de l'**albumen**, tissu nourricier gorgé de réserve.

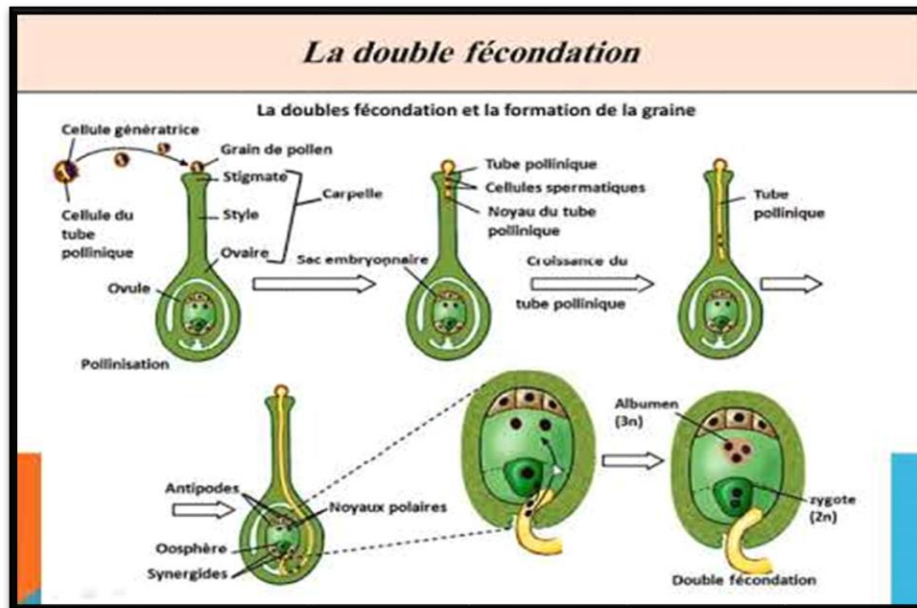


Fig 17 : Processus de la double fécondation

La présence d'un albumen fonctionnel est indispensable au bon développement de l'embryon. Cet albumen peut être résorbé (graine exalbuminée) ou être très visible dans la graine (embryon et ses cotylédons n'occupant qu'une partie du volume de la graine). Après la fécondation les synergides et les antipodes dégèrent. L'ovaire se transforme en fruit, l'ovule se transforme en graine. L'œuf principal se développe par mitose, pour donner l'embryon qui est constitué d'une radicule, d'une tige, de deux cotylédons et d'un bourgeon terminal (gemme). L'œuf secondaire se développe par mitose pour donner l'albumen.

Le sac embryonnaire cède la place à l'embryon et l'albumen. Le nucelle régresse. Les téguments de l'ovule deviennent les téguments de la graine. L'essentiel du volume de la graine est occupé par les deux cotylédons pour certaines espèces, ou par l'albumen pour d'autres. L'albumen et les cotylédons sont des tissus riches en réserves nutritives. Ils assurent la nutrition de l'embryon au moment de la germination de la graine.

Après l'accumulation des réserves, la graine subit une dessiccation et rentre dans une vie ralentie. Ainsi la graine est une forme de dissémination et de résistance. Durant la vie ralentie, les rythmes de la nutrition et de la respiration sont très faibles (faible niveau d'absorption d'oxygène et faible niveau du rejet de CO₂).

Lorsque les conditions sont favorables, la graine germe, elle passe de la vie ralentie à la vie active. L'embryon se nourrit durant les premiers jours de la germination des réserves de la graine. La croissance de l'embryon donne lieu à une plantule constituée de racines, tige, cotylédons, feuilles et bourgeon terminal. Les réserves s'épuisent au fur et à mesure de la

croissance de la plantule. Après le développement des racines et des feuilles, la plantule devient autonome sur le plant de nutrition. Ainsi, l'absorption de l'eau et des sels minéraux se fait au niveau des racines, la photosynthèse a lieu au niveau des feuilles.

C. De l'embryon à la plante:

1- Développement de l'embryon :

Le zygote principal va subir une première mitose transversale pour donner deux cellules superposées.

- Une cellule basale située du côté du micropyle, qui, en se divisant, donne une file de cellules qui constituent le **suspenseur**,
- Une cellule terminale qui, en se divisant, donne un petit massif méristématique **l'embryon globuleux**. Cet embryon globuleux change de forme à mesure que ses organes se différencient. Il devient un embryon cordiforme.

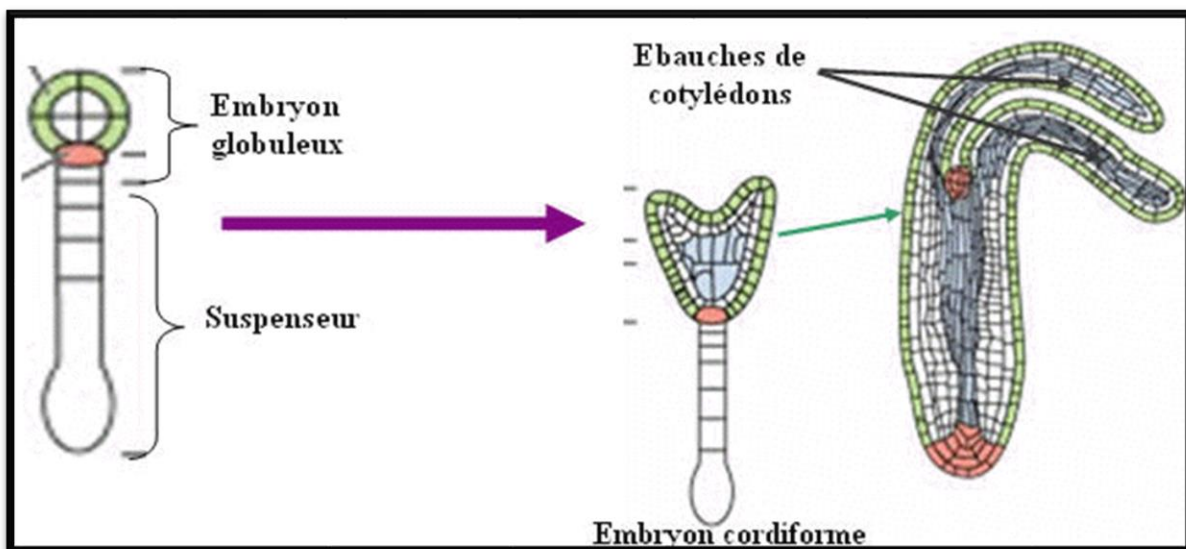


Fig 18: Développement de l'embryon

- Du côté du suspenseur, il y a formation de la racicule
- Une (Monocotylédone) ou deux (Dicotylédones) ébauches de cotylédons se forment.

Les cotylédons sont les premières feuilles de la plantule.

- Gemmule (bourgeon terminal) se forme du côté des cotylédons. C'est l'ébauche de la tige feuillée

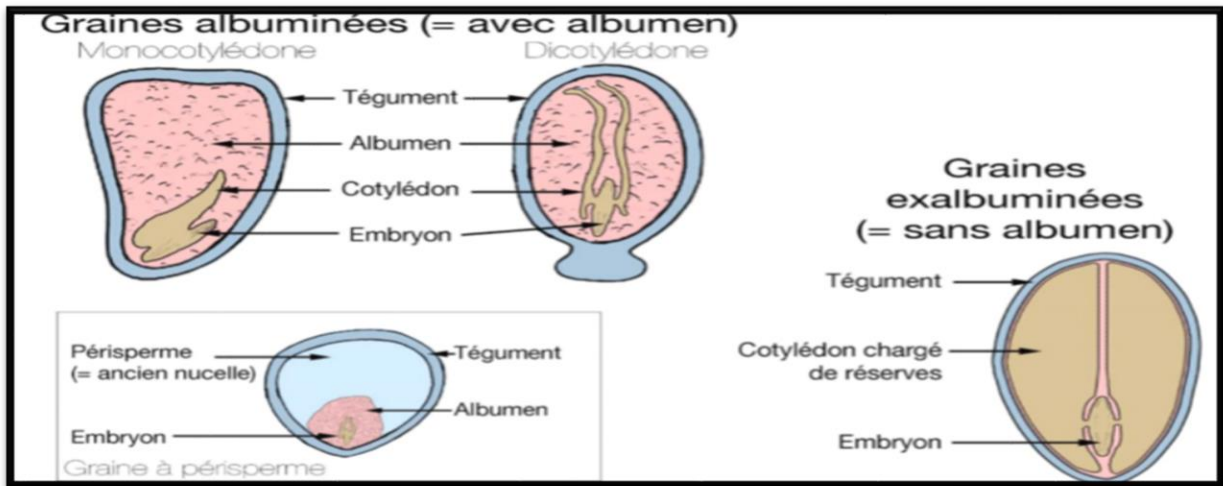


Fig 19 : Les différents types de graine

La radicule et de la gemmule, en se développant, forment la **plantule**. Le zygote accessoire va donner une masse de cellules inorganisées, à rôle nourricier l'**albumen**. Est un tissu transitoire qui, suivant les espèces, s'accroît plus ou moins vite par rapport à l'embryon mais qui, finalement, sera digéré par ce dernier soit pendant la formation de la graine, soit à sa germination.

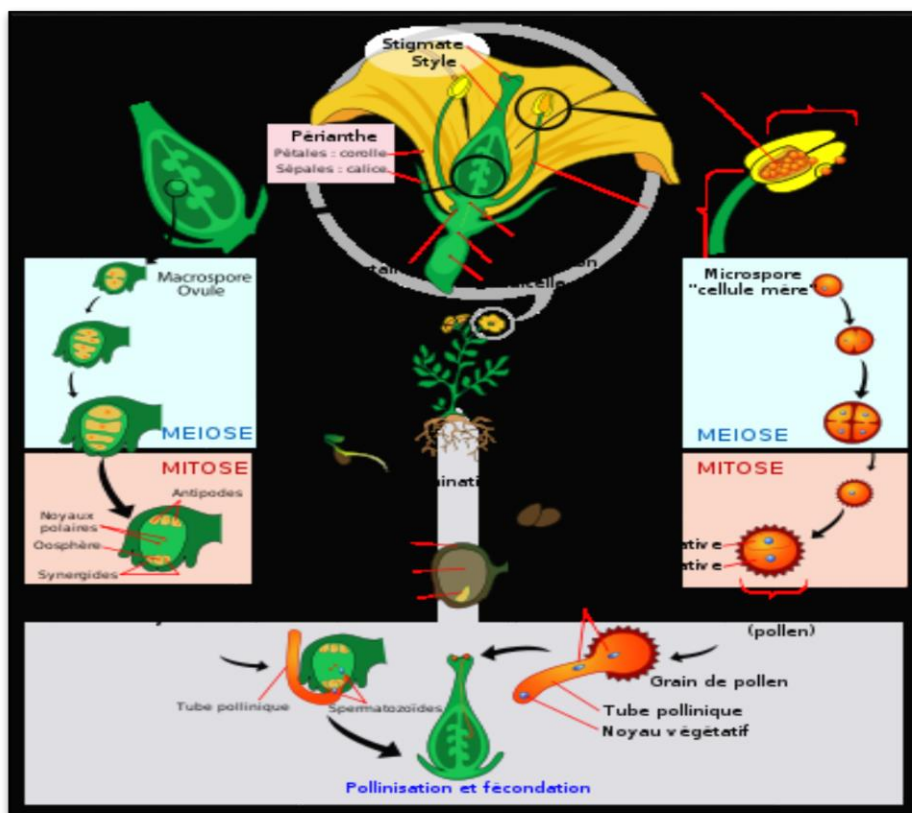


Fig 20 : Schéma montrant la gamétogénèse et la fécondation chez les angiospermes

2- Formation de la graine :

Suivant le tissu de réserve que constitue la graine on peut citer trois sortes :

- **Graines albuminées** : Lorsque les réserves sont localisées dans l'albumen.
Dans ce cas les cotylédons ne sont pas gorgés de réserves.
- **Graines exalbuminées** : Lorsque les réserves de l'albumen sont digérées et stockées dans les cotylédons. Dans ce cas, l'albumen est réduit et les cotylédons sont développés.
- **Graines à perisperme** : Lorsque les réserves de l'albumen sont digérées et sont stockées dans le nucelle entourant le sac embryonnaire.

3- Le devenir des téguments de l'ovule

- Le tégument externe de l'ovule (prémène), s'épaissit et durcit
- Le tégument interne de l'ovule (secondine) reste mince et transparent

Devenir du zygote principal : embryon

Devenir du zygote accessoire : albumen (tissu nourricier)

Devenir de l'ovaire : fruit

Devenir des téguments de l'ovule : téguments de la graine

Devenir des parois de l'ovaire : péricarpes du fruit

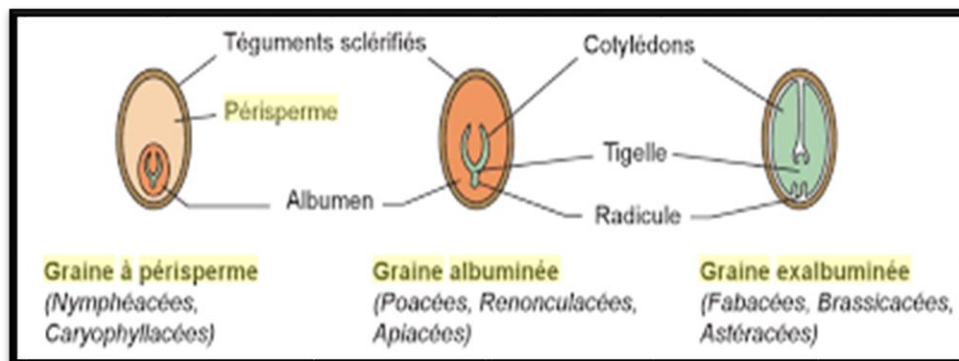


Fig 21 : Les différents types de graine

4- Le fruit :

4-1-Le rôle :

- Protection de la graine,
- Réserves

4-2- Structure d'un fruit :

La paroi du fruit ou péricarpe est constituée, de l'extérieur vers l'intérieur, de l'épicarpe, du mésocarpe et de l'endocarpe issus des enveloppes du carpelle. Le développement relatif et la consistance de ces trois parties opposent les fruits charnus aux fruits secs.

4-3-Les diverses sortes de fruits :

Tous les vrais fruits proviennent d'un ovaire supère

4-3-1- Fruits secs :

a- Fruits sec indéhiscent :

- **Akène** : Fruit sec ne contenant qu'une seule graine et ne s'ouvrant pas à maturité (indéhiscent).

Exp : Chêne (gland)

- **Samare** : Akène enveloppé d'une membrane largement étalée, présente une aile.
- **Disamare** : Deux fruits accolés portant chacun une aile divergente.

Exp: Erable

- **Caryopse** : fruit sec indéhiscent présente une paroi intimement soudé à la paroi de la graine.

Exp : Blé, Mais.

b- Fruit sec déhiscent :

- **Capsule** : fruit sec s'ouvrant à maturité pour dissémination des graines (plusieurs graines par fruits) par des fentes longitudinales ou par des trous (déhiscent).

Exp : Fusain (4 valves), Marronnier, Peuplier, Saule, Buis, Coquelicot, Pavot.

- **Gousse** : fruit sec s'ouvrant par 2 fentes longitudinales (déhiscent) et se séparant en 2 valves ; nombreuses graines.

Exp : Haricot, Pois, Robinier, Lupin.

- **Silique** : fruit sec s'ouvrant en 2 valves (déhiscent) et laissant au milieu une mince membrane ; la silique est toujours plus longue que large .

Exp : Chou.

4-3-2- Fruits charnus :

Fruit à chair molle et charnue ; les graines qu'ils renferment sont libérées par destruction, putréfaction de cette chair.

- **Baie** : fruit dont le péricarpe est charnu et, contenant plusieurs graines : les pépins

Exp : Vigne (raisin), Houx, Sureau, Troène, Lierre, Tomate.

Remarque: les agrumes sont des baies particulières : l'épicarpe jaune est riche en poches à essences le mésocarpe blanc est spongieux et l'endocarpe membraneux constitue les cloisons limitant les quartiers ; chaque quartier est rempli de poils charnus comestibles.

- **Drupe** : Fruit charnu, contenant une seule graine : le noyau ; chaque noyau comprend un endocarpe scléreux.

Exp : Cerisier, Pêcher, Abricotier, Noyer (noix = noyau), Amandier

4-3-3- Faux fruits :

Tous les faux fruits proviennent d'ovaire infère.

Poire, Pomme.... Partie charnue formée par le réceptacle gonflé : Fausse baie ; la loge des pépins = paroi ovarienne : l'endocarpe ; mouche = vestiges des étamines.

4-3-4- Fruits multiples :

Tous les fruits multiples proviennent d'un gynécée à carpelles libres

- **Fraise :** partie charnue et juteuse formée par le réceptacle ; les vrais fruits proviennent de chaque carpelle et sont des akènes logés sur le réceptacle

Framboise, Mure...: chaque carpelle donne naissance à une drupe laquelle reste sur le réceptacle sec.

4-3-5- Fruits composés (infrutescence) :

Ce type de fruit correspond à une fusion entre les fruits provenant de plusieurs fleurs d'une inflorescence.

Exp : L'ananas, figue.

5-Les modes de dispersion des fruits :

5-1- Dispersion par le vent :

- **Mécanisme d'encensoir :**

Le pédoncule de la fleur est assez long, le vent le secoue et éparpille les graines qui s'échappent des orifices de la capsule. **Exp :** Coquelicot, Compagnon blanc, Mufler.

Fruits à « parachute » : Leur surface est augmentée par des poils duveteux auxquels l'air offre une grande portance. **Exp :** Pissenlit, clématite, Platane.

Fruits ailés : structure ailée issue de la paroi de l'ovaire ou de bractée. **Exp :** Erable, Orme, Tilleul.

5-2- Dispersion par les animaux :

- **Fruits uncinulés :** Munis de crochets adhérent à la fourrure des mammifères. **Exp :** Benoîte, Gaillet, Aigremoine eupatoire.

- **Fruits succulents :** fruits mangés par les animaux mais les graines ne sont pas digérées et sont rejetées avec les matières fécales. **Exp :** Sureau, Groseillier, Cerisier.

- **Fruits explosifs :** la déhiscence de certains fruits s'accompagne d'un véritable lancement des graines. **Exp :** Genêt, Balsamine, Géranium.

D- Les méristèmes : mises en place et fonctionnement

1- Introduction :

Les cellules d'un végétal se différencient, se spécialisent pour former de différents tissus. Le regroupement de ces tissus en vue d'assurer les différentes fonctions donneront naissance aux organes : **racines, tiges, feuilles et fleurs.**

La formation des organes et des tissus résulte de l'activité des méristèmes et a lieu tout au long de la vie d'une plante. Ceci est une des caractéristiques des organismes végétaux puisque chez les animaux, la formation des organes et des tissus a surtout lieu durant l'embryogenèse.

Chez les végétaux supérieurs, les cellules sont groupées en tissu. Un tissu végétal est constitué d'un groupe de cellules semblables ayant même aspect et qui sont plus au moins différenciées selon la fonction spécialisée qu'elles effectuent dans la plante.

On distingue les tissus suivants :

- **Les parenchymes (tissu de remplissage),**
- **Les tissus protecteurs,**
- **Les tissus conducteurs,**
- **Les tissus de soutien et les tissus de sécrétion.**

Les tissus végétaux adultes proviennent des tissus indifférenciés appelés « méristèmes ». Les transformations morphologiques et physiologiques des cellules méristématiques (embryonnaires) en tissu adulte constituent le processus de différenciation cellulaire.

2- Les méristèmes :

Les plantes se développent grâce à des méristèmes qui sont de petits groupes de cellules non différenciées qui se divisent. Dans le reste de la plante, les cellules se différencient en fonction de leur situation : cellules de surface (épiderme), cellules de remplissage (parenchyme), cellules conductrices de la sève (phloème, xylème), ... et cessent de se diviser. Ces méristèmes se trouvent dans les bourgeons, aux extrémités des racines et sur la longueur des tiges et des racines.

On distingue deux types de méristèmes : **les méristèmes primaires et les méristèmes secondaires.**

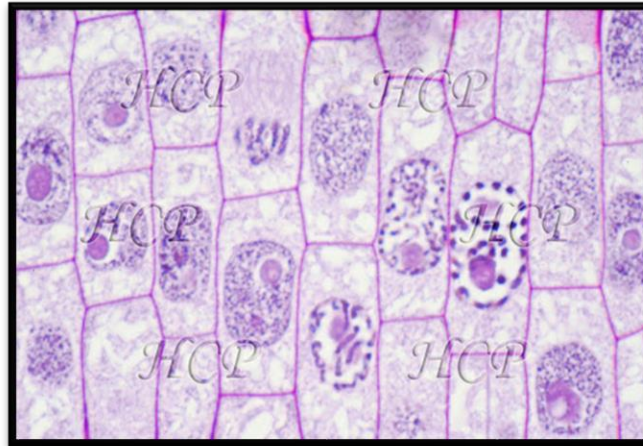


Fig 22 : La cellule méristématique

2-1- Le méristème primaire :

Les méristèmes primaires sont localisés à l'extrémité des tiges et des racines et ils assurent la croissance en longueur. 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.

2-1-1- Méristème racinaire

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.

Les racines latérales se forment de manière endogène à quelque distance de l'apex à partir du **péricycle** (assise cellulaire située entre l'écorce et la stèle). Le péricycle initie les ramifications de la racine. La structure et le fonctionnement des ramifications sont identiques à celui du méristème apical de la racine.

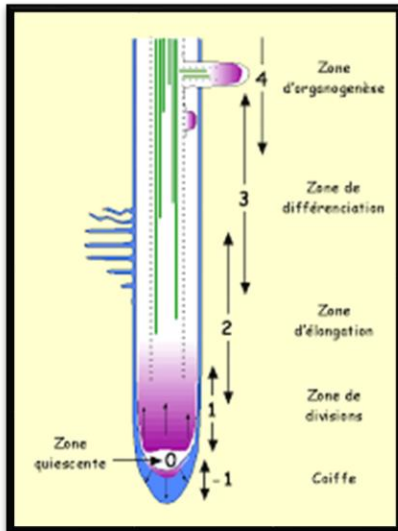


Fig 23 : Différentes zone à l'extrémité d'une racine

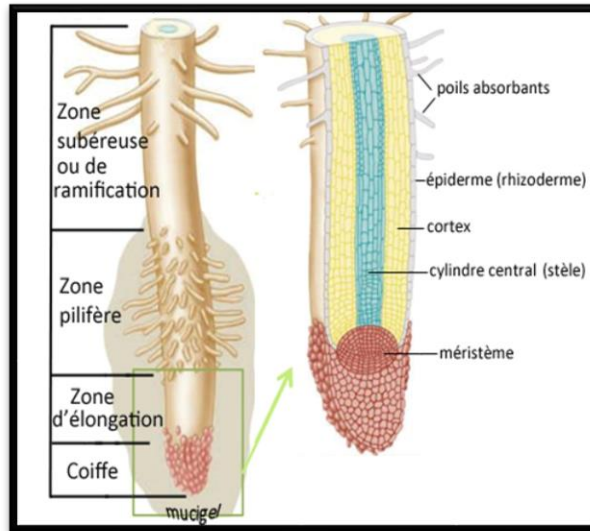


Fig 24 : Le méristème apical racinaire

2-1-2- Méristème caulinaire :

Le méristème caulinaire (de la tige) est responsable de l'édification de la partie aérienne de la plante, de lui, apparaissent des cellules qui en se multipliant et en se différenciant donneront **les tiges, les feuilles, les bourgeons axillaires et les bourgeons floraux**, il est donc **histogène et organogène**. De manière tout à fait répétitive et indéfinie, jusqu'à la mort de la plante.

Une coupe longitudinale d'un méristème végétatif caulinaire sous forme d'un dôme de 0.5 à 3 mm, montre l'existence de trois zones essentielles :

- **Une zone axiale (Za)**, avec deux couches superficielles, **les tunicas T1 et T2** et le **corpus C**.
- **Une zone latérale (ZL)**, entourant la zone axiale (**Za**), la partie à droite correspond à l'apparition d'une feuille (**ZLF**). On distingue des divisions périclines (cloisons parallèles à la surface).
- **Un méristème médullaire (Mm)**, aux mitoses peu fréquentes formant des files empilés de cellules à l'origine de la moelle centrale **M**.

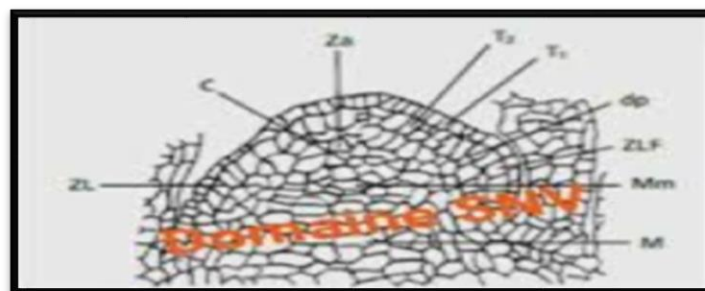


Fig 25 : Différentes zone du méristème caulinaire

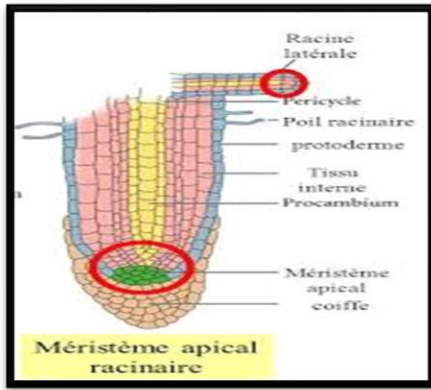


Fig 26 : Méristème apical racinaire

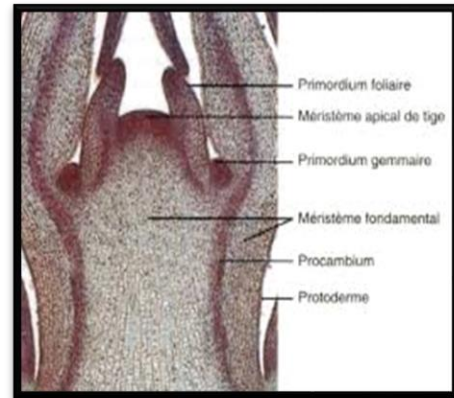


Fig 27 : Méristème caulinaire

2-2- Les méristèmes secondaires :

Coaxiaux avec les organes, ils sont le siège de cloisonnements tangentiels. Le fonctionnement des méristèmes secondaires modifie les structures primaires qui deviennent ainsi des structures secondaires ;

Les méristèmes secondaires assurent la croissance des organes en largeur. ils n'existent que chez les « Gymnospermes » et les « Angiospermes dicotylédones ». Les méristèmes secondaires sont constitués de cellules à contour rectangulaire disposées en rangées régulières. La vacuole est très développée dans le cas des méristèmes secondaires et le noyau est localisé à la périphérie des cellules.

Les méristèmes secondaires sont constitués de deux assises génératrices :

- **L'assise subérophellodermique** : Elle forme vers l'extérieur le suber ou liège ayant un rôle de protection et vers l'intérieur le phelloderme ayant un rôle de réserve ou d'assimilation. Dans les racines, cette assise se forme le plus souvent à partir du péricycle ; dans la tige, par contre, elle se forme superficiellement sous l'épiderme.
- **L'assise libéroligneuse** : Elle forme vers l'extérieur le liber secondaire et vers l'intérieur. Le xylème secondaire.

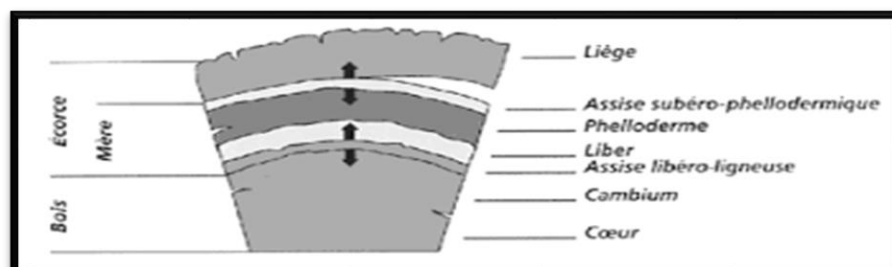


Fig 28 : Méristème secondaire : L'assise subérophellodermique et L'assise libéroligneuse

2-3- Transformation du méristème apical en méristème floral :

Sous l'action de signaux mal identifiés (peut être des protéines sensibles à la lumière ; un **phytochrome** et un **cryptochrome**). Les méristèmes caulinaires vont se transformer en **méristèmes floraux**, et vont donc être responsables de la forme d'une fleur. Cette fleur peut être unique ou en inflorescence.

*Ces transformations correspondent à un ralentissement d'activité de **la zone latérale (ZL)** qui donnera **les sépales** (premières pièces florales apparaissant).

*Le **corpus** donne naissance au **réceptacle floral** suite à sa prolifération abondante

*La **tunica T2** sera à l'origine des **pièces florales reproductrices**.

E- Induction floral :

1- Introduction :

L'**induction florale** est un phénomène physiologique qui fait qu'un bourgeon à feuille évolue en bouton à fleur. Chez les Angiospermes, l'induction florale est responsable de la floraison, donc de la reproduction sexuée. Ainsi, l'étroite régulation de la période de floraison mène à un processus reproductif efficace, permettant le développement de graines dans des conditions environnementales optimales. Chez les plantes annuelles, l'induction florale est aussi le début de la sénescence.

2- Produits de contrôle de l'induction florale :

- **Gibbérelline (Ga)** : hormones les plus impliquées dans le contrôle de la floraison. Les **gibbérellines** (de *Gibberella fujikuroi*) sont une famille de phytohormones. Le composé actif est appelé **acide gibbérellique**. Les gibbérellines sont nommées G ou Ga suivi d'un nombre (de 1 à 110). La Ga3 est la mieux connue.
- **Cytokinines (Ck)** : hormone appliquée à faible dose, elles ont souvent un effet stimulateur. Les **cytokinines** sont des substances proches des bases puriques (adénines substituées). C'est une famille de phytohormones indispensables au développement de la plante tout comme l'auxine, ayant fonction d'hormones chez les végétaux.
- **Auxine** : elle est presque toujours inhibitrice de la floraison, idem pour l'acide abscissique. L'**auxine** est une phytohormone de croissance végétale indispensable au développement des plantes. Elle joue un rôle majeur dans le contrôle de leur croissance. Elle intervient dès les premiers stades de l'embryogenèse puis contrôle aussi bien l'organisation du méristème apical (phyllotaxie) et la ramification des parties aériennes de la plante (dominance apicale), que la formation de la racine

principale, l'initiation des racines latérales et des racines adventives (rhizogénèse). L'auxine intervient également dans les tropismes en réponse à la gravité (gravitropisme) ou à la lumière (phototropisme). Ces multiples effets à l'échelle de la plante résultent du contrôle qu'elle exerce sur la division cellulaire, l'élongation cellulaire et certaines étapes de différenciation.

Le terme d'auxine a été étendu à un ensemble de substances naturelles aux propriétés analogues, ainsi qu'à des hormones de synthèse. On parle ainsi des auxines fongiques qui jouent notamment un rôle dans la production des ectomycorhizes.

- L'éthylène selon les végétaux stimule ou inhibe la mise à fleur.

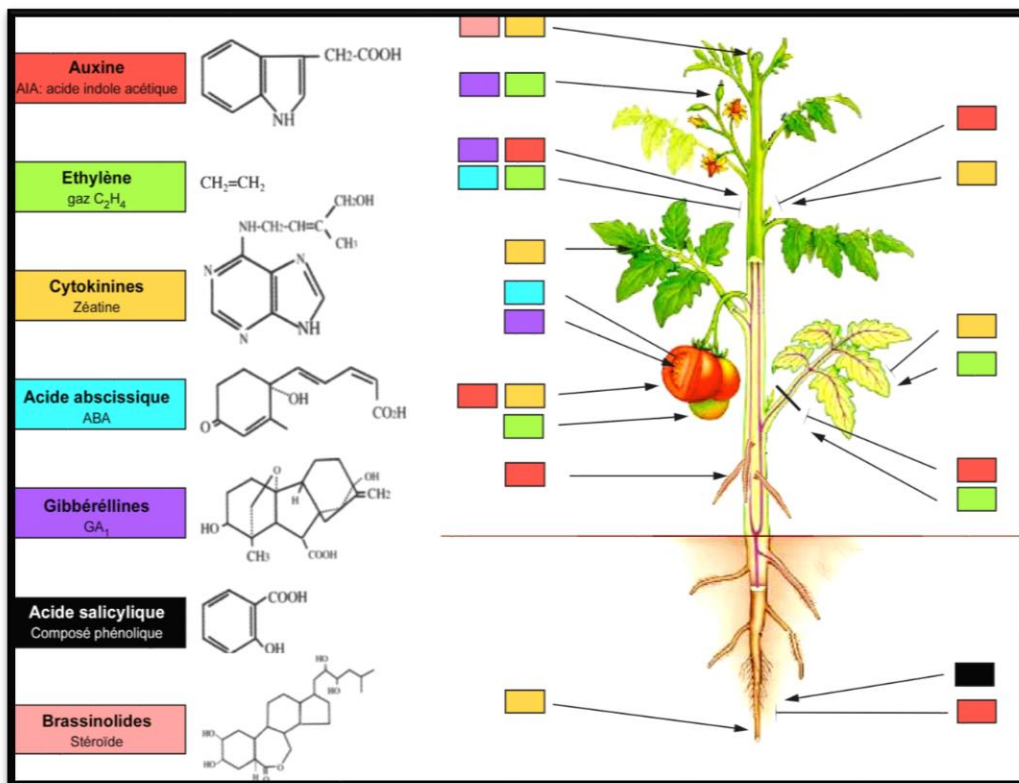


Fig 29 : Interaction hormonale au cours de la morphogénèse

3- Transition du méristème apical en méristème floral :

Le méristème apical (SAM), un tissu de la tige, sert de population cellulaire progénitrice pour les parties aériennes de la plante (feuilles, tige, fleurs). En ce qui concerne la production des fleurs, le SAM doit dans un premier temps être converti en méristème d'inflorescence. Le méristème d'inflorescence est un tissu indifférencié précurseur du méristème floral qui est responsable de l'organogénèse. Les conditions environnementales, comme la température

(vernalisation) ou la photopériode, ainsi que des facteurs endogènes, dont les phytohormones et les gènes d'induction florale, sont responsables de cette transition.

4- Facteurs en jeu :

Les mécanismes de floraison sont complexes et dépendent essentiellement de facteurs environnementaux et endogènes, soit

- Une période obligatoire de froid (vernalisation) ;
- Des variations saisonnières de température (thermopériodisme) ;
- La longueur du jour (photopériode) ;
- Le temps qui passe (il semble que les plantes soient génétiquement programmées pour que, au-delà d'une certaine période, la floraison soit induite, même en l'absence des autres *stimuli*, l'horloge interne de la plante, dépendant pour cette opération du taux d'un brin d'ARN (microARN 156) dans la cellule (Ce taux qui diminue avec le temps); cette découverte a été faite en étudiant la plante-modèle de laboratoire *Arabidopsis thaliana*. Les gènes *SPL* induisent la floraison. Chez *Arabidopsis thaliana*, ils sont inhibés par un taux élevé (chez la jeune plante) de microARN 156.) ;
- Des variations thermohygrométriques (sécheresse, stress hydrique ; par exemple, une réduction de l'arrosage favorise l'induction florale des agrumes) ;
- Des hormones induites en réaction à d'autres facteurs de stress (taille, certaines maladies)
- Les facteurs trophiques jouent également un rôle important. Lorsque l'alimentation de la plante est riche en azote, on favorise le **développement végétatif** alors qu'une alimentation riche en carbone favorise l'induction florale.

Si le rapport C/N est supérieur à 20, on favorise la floraison. En dessous, on l'inhibe.

Il y a donc compétition entre la croissance végétative et le développement d'organes reproducteurs. Lorsque l'on taille exagérément un arbre fruitier il stockera moins de sucres (moins de carbone C) car moins d'énergie solaire pourra être captée par les feuilles, à l'inverse de l'azote N apporté en même quantité par les racines : l'année suivante le rapport C/N sera trop faible, il y aura moins de boutons floraux et plus de bourgeons végétatives - pour remplacer les branches et le feuillage. De la même manière, après une grosse production de fruits beaucoup de sucre sera éliminé et l'année suivante il y aura encore un excès d'azote et une très mauvaise production. On génère ainsi un phénomène connu sous le nom d'alternance,

plus ou moins sensible selon les variétés. Pour garantir la stabilité de la production il faudra donc parfois corriger, dans un sens ou dans l'autre, en taillant de manière à réduire la nombre de boutons végétatifs ou bien en éliminant une partie des jeunes fruits en formation. Parfois la plante élimine elle-même une partie de ses fruits avant maturité.

Un apport excessif d'azote peut empêcher la floraison : pour un arbre fruitier elle ne se justifie que lorsque l'arbre est encore en début de croissance.

F- Génétique de la redétermination du méristème apical :

1- Les cellules souches végétales :

Les cellules souches végétales sont des cellules indifférenciées présentes dans le méristème des plantes.

On pourrait donc implanter un maximum de cellules souches végétales dans une seule plante et donc augmenter considérablement leur régénération et peut-être l'accélérer. Une cellule souche normale est une cellule indifférenciée se caractérisant par la capacité à engendrer des cellules spécialisées par différenciation cellulaire et une capacité à se maintenir par prolifération dans l'organisme (auto-renouvellement). Les cellules souches peuvent se distinguer en fonction de leur potentiel de différenciation :

- **Les cellules souches totipotentes :** pouvant donner tout type cellulaire, et donc un organisme entier.
- **Les cellules souches pluripotentes :** capables de donner tous les types cellulaires sauf les annexes embryonnaires.
- **Les cellules souches multipotentes :** susceptibles de donner différents types de cellules, mais spécifiques d'un lignage cellulaire donné.
- **Les cellules souches unipotentes :** qui ne peuvent pas ne donner qu'une seule sorte de cellule (elles peuvent cependant, comme toute cellule souche, s'auto-renouveler).

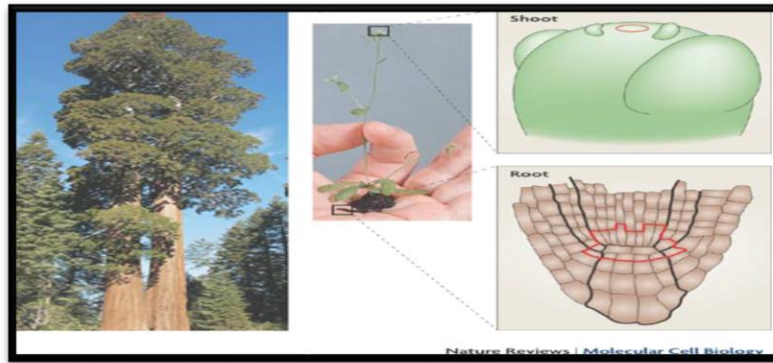


Fig 30 : Les cellules souches végétales

2- Gènes homéotiques influant sur l'identité du méristème:

Le méristème des plantes est un tissu spécialisé dans la croissance constitué de cellules souches. Ces cellules d'abord indifférenciées vont se diviser par **mitoses** et se spécialiser. Le **méristème apical caulinaire** est celui relatif à la partie aérienne des végétaux : feuilles, tiges, bourgeons, fleurs. **Trois gènes homéotiques principaux vont permettre la transition du méristème végétatif en méristème d'inflorescences : APETALA 1, LEAFY et AGAMOUS.** Le gène **LFY** code un régulateur de transcription et s'accumule dans les régions périphériques du méristème apical d'inflorescence, cela continuellement dans le développement. Ce gène interagira de manière synergique avec **AP1** dont l'ARNm, contrairement à celui de **LFY** s'accumule tout d'abord de manière diffuse dans les jeunes primordias floraux avant de se restreindre aux deux premiers verticilles dès l'apparition des premiers sépales. **AP1** jouera aussi un rôle, ultérieurement dans la différenciation des organes des deux premiers verticilles⁸.

Les gènes **LFY** et **AP1** codent des facteurs de **transcription MADSBOX** qui participent à enclencher la différenciation du méristème. Des mutants **LFY** ou **AP1** ne donneront pas de fleur, mais au contraire une expression ectopique de **AP1** et **LFY** enclenchera elle des inflorescences, les plaçant ainsi comme deux gènes clés dans la floraison. D'autres gènes de la famille **MADS** comme **AGAMOUS** entreront eux aussi en jeu lors de cette différenciation.

Le gène **AG** code des facteurs de transcription **MADS** et a un impact autant sur la croissance et la spécification du méristème végétatif que sur celle des organes floraux au niveau des carpelles et étamines. Sans **AG**, la croissance du méristème serait indéterminée et produirait des mutants avec un surnombre de pétales. En l'absence d'**AG**, un méristème

d'inflorescence ne sera donc pas totalement spécifié. L'expression d'AG sera contrôlée par LFY et AP1 mais son effet sur la détermination de la croissance du méristème sera indépendant de l'action de ces deux gènes.

Pour résumer, le méristème floral primaire sera d'abord produit par l'action synergique de AP1 et de LFY. Il sera accompagné par l'apparition des pétales et sépales. Plus tard, AG spécifiera la partie plus centrale du méristème. Il a été observé qu'un autre gène, SHOOT MERISTEMLESS (STM), encodant une protéine KNOTTED entrerait en jeu conjointement avec AG pour en définir le domaine d'action.

G. Les gènes d'identité du méristème floral

1- Introduction :

Les gènes **homéotiques des plantes à fleurs** (ou angiospermes) participent, comme les gènes de développement HOX chez les animaux, à l'organisation des plantes à fleurs. Ils sont conservés chez les différentes espèces et permettent une meilleure compréhension de l'évolution florale.

2- Origine et découvert :

Si les résultats des études au sujet des gènes **Hox** des animaux font parler d'eux depuis plusieurs décennies, les découvertes quant aux gènes homéotiques des plantes à fleurs sont elles plutôt récentes. Ce n'est en effet qu'en 1988 que paraît l'étude de George W. Haughn et Chris R. Somerville concernant la première version du modèle ABC. Trois ans plus tard, en 1991, c'est au tour d'Enrico S. Coen et d'Elliot M. Meyerowitz de publier leurs résultats. De nombreuses études ont ensuite suivi, précisant les processus menant à la floraison et ses différents acteurs.

Ces expériences, le plus souvent réalisées sur la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, révèlent la nécessité de trois classes de gènes à la floraison : les gènes jouant un rôle dans la spécification du méristème, ceux régissant l'identité des organes et enfin les gènes cadastraux. Deux informations capitales quant au développement des fleurs chez les angiospermes sont des lors connues : pour qu'ait lieu la floraison, il faudra d'abord que le méristème, à l'origine végétatif, se modifie en méristème d'inflorescences, cela sous l'action de gènes homéotiques ; ce n'est qu'ultérieurement qu'une autre série de gènes homéotiques se chargeront de définir l'identité des organes floraux.

La floraison représente chez la plante le passage à la maturité sexuelle. En effet, la fleur est le siège du système reproductif : les étamines produisent le pollen et le pistil produit

l'ovule. C'est pour cette raison que les fleurs ne sont pas produites immédiatement après la germination. Plusieurs facteurs endogènes et exogènes doivent préalablement entrer en jeu pour enclencher la transition.

Au niveau des signaux externes il va falloir comme dit précédemment que la plante atteigne un certain âge ; la longueur des journées ainsi que les variations de températures auront elles aussi une influence, l'objectif étant que la floraison ait lieu à une période favorable à la fertilisation future de la plante pour optimiser son succès reproducteur. De même à l'intérieur de celle-ci, des hormones ainsi que plusieurs gènes joueront un rôle capital dans la transition du méristème végétatif en méristème d'inflorescences. À la différence du précédent, le méristème floral permettra la pousse des quatre verticilles de la fleur, de plus sa croissance elle aussi changera et se déterminera : une fois les quatre verticilles établis, la croissance s'arrêtera. Plus tard, selon le modèle ABC, d'autres gènes homéotiques permettront la différenciation et détermineront l'identité des primordias.

3- Les mutations :

Les mutations décrites dans les études de George W. Haughn et Chris R. Somerville ont été obtenues en mettant sous silence des gènes de développement. Ces gènes, codant des facteurs de transcription sont donc ainsi incapables de s'exprimer correctement et ultimement de produire les protéines qui mèneront à la formation des différents types d'organes.

C'est en étudiant ces mutants floraux via l'observation d'oméoses, remplacement d'un organe par un autre, qu'il a été permis d'identifier les trois classes de mutants homéotiques. Chaque mutation aura un impact sur deux verticilles adjacents :

- dans le cas des mutants A, ce sont les deux premiers verticilles qui sont touchés. Les sépales et pétales sont absents, respectivement modifiées en carpelles et étamines³.
- pour les plantes mutantes B, ce seront les deuxièmes et troisièmes verticilles qui seront modifiés ; la corolle deviendra le calice et le gynécée l'androcée.
- pour les mutants C, les troisièmes et quatrièmes verticilles seront changés. La transformation des étamines en pétales et des carpelles en sépales sera en effet observable. L'inverse donc des mutants A.

Il a ainsi été possible grâce à ces observations d'identifier trois classes de gènes homéotiques, chacun ayant un impact sur la croissance d'un ou de plusieurs verticilles.

H. Architecture de l'inflorescence:

1- Définition:

L'**inflorescence** (du latin *inflorescere* : fleurir) est la disposition des fleurs sur la tige d'une plante à fleur. Cette disposition, dont le motif s'apparente à une fractale, est souvent caractéristique d'une famille, par exemple le spadice des Aracées, et lui a parfois donné son nom : l'ombelle est l'inflorescence typique des Ombellifères (aujourd'hui Apiacées), le capitule celle des Composées (aujourd'hui Astéracées).

Dans les inflorescences, les fleurs simples tendent parfois à se spécialiser. C'est le cas notamment dans les capitules dont les fleurs périphériques, portent une ligule qui simule le pétale d'une fleur simple.

On distingue les inflorescences *indéfinies* et les inflorescences *définies*, selon que l'axe principal de l'inflorescence est terminé par un bourgeon ou par une fleur.

L'inflorescence est un des moyens d'attraction des pollinisateurs par l'effet de groupe qu'elle procure. Ce rassemblement de fleurs augmente généralement le taux des visites et la diversité des pollinisateurs, car il offre à ceux-ci une mine concentrée de ressources plus visibles et une facilitation de l'atterrissage. De plus, l'inflorescence simule une grande fleur plus prometteuse de récompenses (nectar, pollen).

2- Inflorescence simple :

2-1- Inflorescence Indéfinis ; Monopodiale ; Racèmeux :

Dans une inflorescence indéfinie, l'axe principal se termine par un bourgeon et s'allonge, en théorie indéfiniment, en émettant latéralement des fleurs ou des axes secondaires portant des fleurs. Ce sont les fleurs de la base qui s'ouvrent les premières, les autres fleurs s'ouvrent successivement de la base vers le sommet. Le type de l'inflorescence indéfinie est la grappe.

2-2- Inflorescence Définis ; Sympodiale ; Déterminé :

Dans une inflorescence définie, l'axe principal se termine par une fleur, qui fleurit en premier, et sa croissance s'arrête. Les autres fleurs apparaissent successivement vers la périphérie sur des rameaux secondaires, qui peuvent être parfois très courts. Le type de l'inflorescence définie est la cyme. On parle de **ramification sympodique**.

3- Inflorescence composé :

Lorsque les inflorescences portées par l'axe principal et les axes secondaires sont de même type, on parle d'inflorescence composée, homogène, homomorphe ou homotactique ; dans le cas contraire il s'agit d'inflorescence composée mixte ou hétérotactique.

Tous les types de combinaisons peuvent se rencontrer. Parfois, l'inflorescence composée tend à simuler une fleur simple (voir le cas de l'edelweiss).

- **Homogènes :**
 - **Panicule** : grappe de grappes,
 - **Ombelle** d'ombellules,
 - **Epi** d'épillets.
- **Mixtes :**
 - **Thyrse** : grappe de cymes,
 - **Panicule** d'épillet,
 - **Corymbe** de capitules,
 - **Epi** de cymes,
 - **Epi** de glomérules.

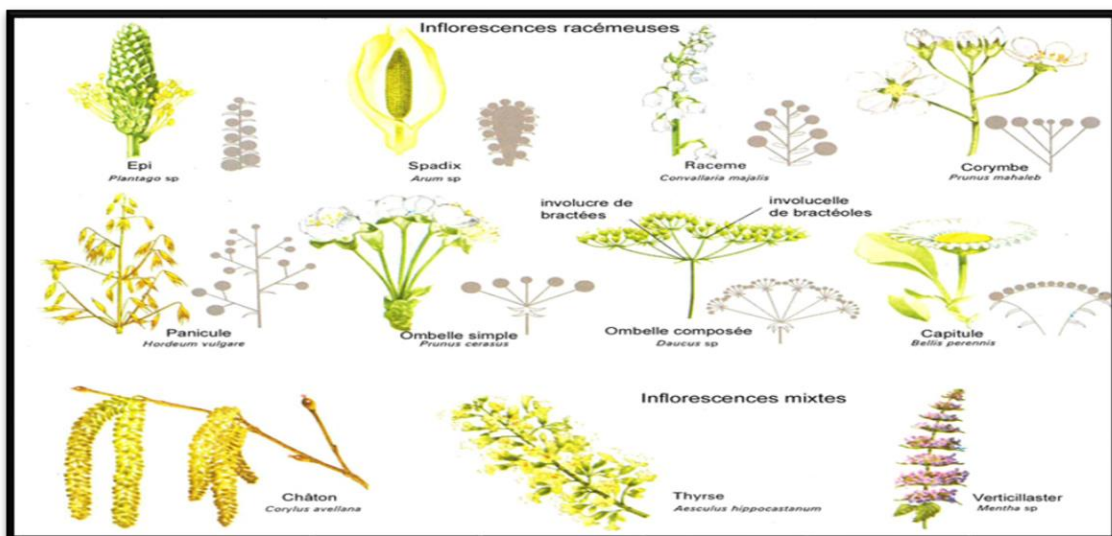
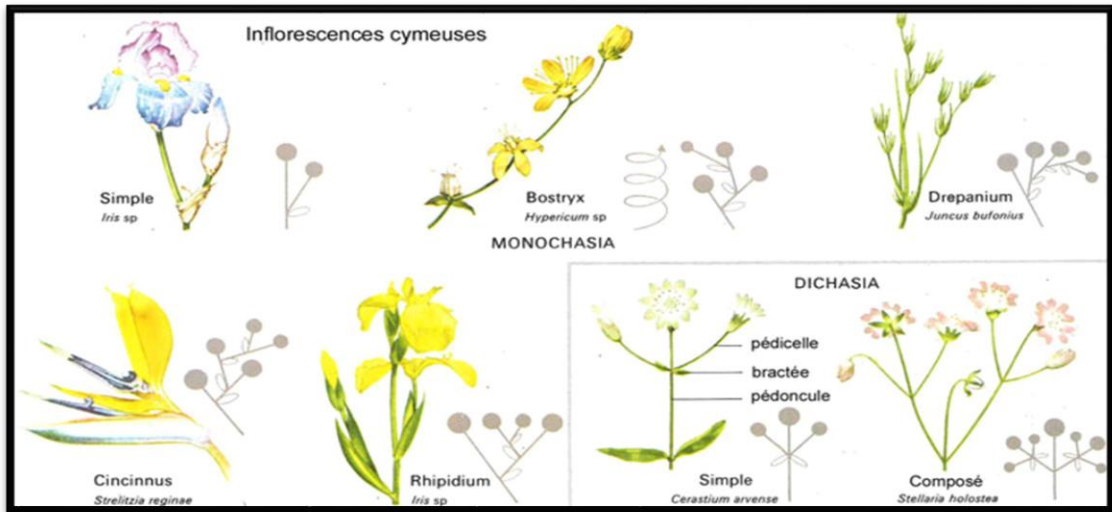
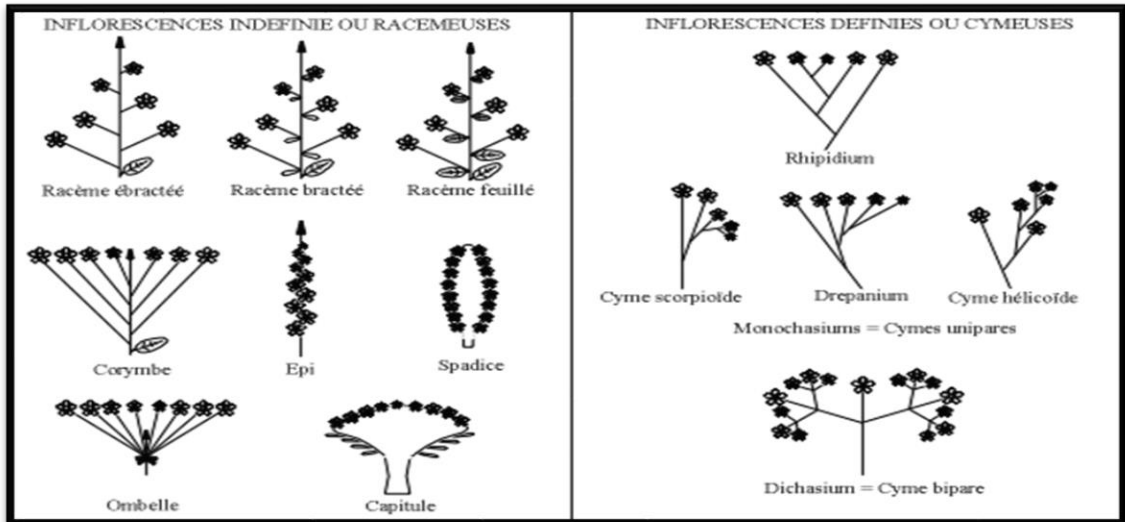


Fig 31 : Les différents types d'inflorescences

4- Le diagramme floral :

Est une représentation schématique de l'organisation des pièces florales d'une fleur. Il a été défini par John Henry Schaffner en 1916¹.

Il permet d'identifier facilement la famille d'une plante.

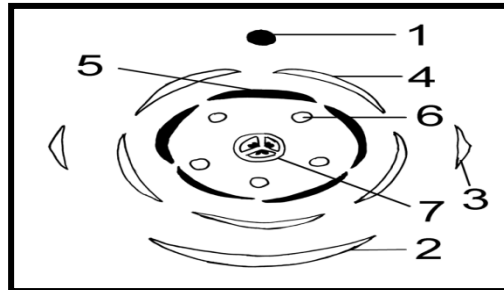


Fig 32 : Exemple de diagramme floral :

1 = axe de l'inflorescence, 2 = bractée, 3 = bractéoles, 4 = sépales, 5 = pétales,

6 = étamines, 7 = gynécée

Les différentes pièces florales sont schématisées en position anatomique comme pour une coupe transversale de la fleur de l'extérieur vers l'intérieur (les numéros correspondent au dessin ci-contre) :

1. L'axe de l'inflorescence, correspondant au pédoncule floral (s'il est absent, on le dessine en pointillés) toujours représenté en haut : avec la bractée, il définit l'axe de la fleur ;
2. La bractée (si elle est absente, on la dessine en pointillés) toujours représentée en bas : avec le pédoncule, elle définit l'axe de la fleur (ce qui est important pour les fleurs zygomorphes) ;
3. Les bractéoles (si elles sont présentes) ;
4. Les sépales, dessinés en forme de croissants de lune évidés ;
5. Les pétales, dessinés en forme de croissants de lune pleins ;
6. Les étamines, représentées par des ronds évidés ;
7. Le gynécée, dessiné en coupe transversale.

5- La formule florale :

Est une méthode permettant de représenter la structure d'une fleur à l'aide de chiffres, de lettres et de symboles divers, en présentant les informations importantes à propos de la fleur sous une forme compacte. La formule florale peut servir à représenter une espèce particulière, mais elle peut être généralisée pour caractériser des taxons de niveau plus élevé, en indiquant généralement des plages pour les nombres de pièces florales. La formule florale est l'une des deux manières de décrire la structure des fleurs mises au point au cours du XIX^e siècle, l'autre

étant le diagramme floral. Le format des formules florales diffère selon les auteurs, mais elles visent toutes à présenter les mêmes informations.

6- Nombre de pièces et soudure des pièces :

La formule exprime le nombre des diverses pièces florales, nombres précédés généralement par des lettres ou des abréviations selon le type de pièces (d'où par exemple la lettre K désignant le calice, Kelch, en allemand, la systématique allemande ayant exercé son influence sur la terminologie). Ces indications sont ordonnées selon la disposition des pièces florales constituant la fleur, de l'extérieur vers l'intérieur :

Bractées	Bractéoles	Tépales (<i>périgone</i> ou <i>périanthe</i>), ou sépales (<i>calice</i>) et pétales (<i>corolle</i>)		Étamines (<i>androcée</i>)	Carpelles (<i>gynécée</i>)	Ovules
B ¹	Bt ¹	P ¹ ou CaCo ¹²		A	G	V ¹ O ⁹
		S, K ¹ ou Ca ¹²	P, C ¹ ou Co ¹²			

Les lettres sur fond sombre sont moins fréquentes. Le « V » utilisé par Prenner *et al.* pour indiquer le nombre d'Ovules par gynécée est suivi d'une lettre minuscule décrivant le type de placentation. Pour l'épicalice/calicule, on utilise la lettre « k ».

Les chiffres sont placés après les lettres, ils peuvent être placés soit en indice, soit en exposant. Si une pièce florale est absente, on l'indique par le chiffre « 0 » ou bien elle est omise, si elle est présente en grand nombre (généralement plus de 10 à 12) , on peut utiliser le symbole « ∞ ». Les verticilles d'un même organe floral sont séparés par des « + ». Les nombres de pièces au sein d'un verticille peuvent être séparés par des « : », par exemple lorsqu'une partie du verticille est morphologiquement différente. Une plage peut être indiquée si ce nombre est variable, par exemple lorsque la formule résume un taxon.

K₃₊₃ ou S₃₊₃ – calice à six sépales libres, disposés en deux verticilles

A∞ – étamines nombreuses

P3–12 – périanthe formé de trois à douze tépales

Les groupes d'organes floraux peuvent être décrits en indiquant en exposant le nombre d'occurrences dans le groupe.

A5² – 5 groupes de 2 étamines

La formule peut aussi exprimer la soudure des pièces florales. La soudure d'une pièce-type peut être indiquée en inscrivant le chiffre dans un cercle, la soudure de différents organes peut être représentée par des liens, comme dans Judd *et al.* Prenner *et al.* déclare que cette méthode est difficile à appliquer dans une mise en page standard¹. La soudure d'organes floraux peut s'écrire plus facilement à l'aide de parenthèses « (...) » si plusieurs occurrences de la même pièce sont soudées. La soudure de pièces différentes peut s'indiquer à l'aide de crochets « [...] », éventuellement par des accolades « {...} ».

(5) – cinq étamines soudées

[C(5) A5] – corolle soudée formée de 5 pétales, soudée avec les étamines

Prenner *et al.* propose l'exposant zéro pour une pièce absente, et l'exposant « r » pour une pièce réduite. Ronse De Craene utilise un degré symbole pour marquer un staminode (étamine stérile) ou un pistillode (carpelle stérile).

A3:2^r+5⁰ – (Prenner *et al.*) androcée en deux verticilles, le premier comprend 3 étamines et 2 staminodes, le deuxième verticille est absent

A1+2[°] – (Ronse De Craene) androcée en deux verticilles, le premier verticille comprenant une étamine, le deuxième, deux staminodes

7- La position de l'ovaire :

La position de l'ovaire est indiquée par l'alternance de la lettre « G ». Simpson contourne la complexité de la mise en forme en exprimant la position de l'ovaire par des mots.

	ovaire supère	ovaire infère	ovaire semi-infère
Prenner <i>et al.</i>¹, Ronse De Craene²	G	Ĝ Ğ, Ğ	-G-
Sattler⁹		G	⊖
Simpson¹¹	G..., supère	G..., infère	G..., semi-infère

8-La symétrie :

Peut être décrite pour l'ensemble de la fleur, dans ce cas, le symbole correspondant est généralement placé au début de la formule. On peut également l'indiquer séparément pour les

différents organes, en l'indiquant après les lettres ou les chiffres qui les désignent, on peut aussi ne pas l'inclure dans la formule. Elle est décrite par les symboles suivants :

	polysymétrie (actinomorphe)	dissymétrie	monosymétrie (zygomorphe)	asymétrie	disposition spiralee
Prenner <i>et al.</i>¹	*	⊥	↓, → ou Ø, en fonction de l'orientation du plan de symétrie	∂	non mentionné
Ronse De Craene²	*	↔	↓, orientation de la flèche dépendant de l'orientation du plan de symétrie	∂	∩
Sattler¹	*	+	∣·		non mentionné
Judd <i>et al.</i>¹⁰	*	non mentionné	X	\$	
Subrahmanyam¹³	⊕	non mentionné	% en plan médian, ÷ en plan latéral	non mentionné	
Rosypal¹⁴	*	⊗	↓	∂	⊗

9- La sexualité :

De la fleur peut être mise en évidence par les symboles ♂ ou ♀ pour les fleurs hermaphrodites (bisexuées), ♂ pour les fleurs mâles (staminées) et ♀ pour les fleurs femelles (pistillées). Ces symboles sont généralement placés au début de la formule, après ou avant le symbole de symétrie. Prenner *et al.* recommande d'utiliser les symboles correspondants (♀ et ♂) uniquement pour les fleurs unisexuées. Ronse De Craene utilise les mots « pistillée » ou « staminée » à la place des symboles.

La formule florale peut aussi incorporer le type de fruit, Judd *et al.*¹⁰ le place tout à la fin.

10- Exemples :

$\zeta K3 [C3 A1^{\circ}-3^{\circ}+1/2:2^{\circ}] \check{G}(3)^2$ – formule florale de *Canna edulis* ; fleur asymétrique ; calice de trois sépales ; corolle de trois pétales libres soudés avec l'androcée ; androcée en deux verticilles, verticille externe à 1-3 staminodes, verticille interne à 1/2 étamine et 2 staminodes; gynécée soudé de 3 carpelles, ovaire infère

$B Bt^C K3:(2)^C \downarrow C3:2^r \downarrow A(3):2^r \downarrow +4^r:1^0 G1 \downarrow Vm8-10^1$ – formule florale de *Tamarindus indica* ; bractée et bractéoles pétaloïdes ; calice monosymétrique de trois et deux sépales pétaloïdes ; corolle monosymétrique de trois et deux pétales réduits ; deux verticilles d'étamines, le verticille externe monosymétrique à trois et deux étamines réduites, le verticille interne de quatre étamines réduites et une absente ; gynécée monosymétrique d'un carpelle à ovaire supère ; placentation marginale à 8–10 ovules par gynécée.

I. Les gènes homéotiques à boîte (MADS)

1- Le model ABC :

Décrit en 1988 par George W. Haughn et Chris R. Somerville, le modèle ABC (**en**) est celui qui explique les procédés moléculaires et génétiques menant à la différenciation des organes floraux. La fleur se compose de quatre verticilles : le calice, la corolle, l'androcée et le gynécée. Selon ce modèle, l'identité de chacun de ces verticilles est contrôlée par des gènes homéotiques, plusieurs appartenant à la famille de gènes MADS-box. Ils sont regroupés en trois classes, A, B et C dont l'action a un impact sur les premiers et seconds verticilles pour A, les deuxièmes et troisièmes verticilles pour B et le troisième et quatrième pour C. Récemment les classes D et E ont été rajoutées. Elles auraient un impact quant à l'ovule pour D et un rôle un peu plus global quant à E dont l'effet s'étend en fait sur les quatre verticilles.

Dans ces classes se retrouvent plusieurs gènes : APETALA1, APETALA2, APETALA3, PISTILLATA, AGAMOUS, FLORAL BINDING PROTEIN7, FLORAL BINDING PROTEIN1L et SEPALATA3. Ils seront regroupés de telle manière à ce que :

- **Classe A : AP1 et AP2**
- **Classe B : AP3 et PI**
- **Classe C : AG**
- **Classe D : FBP7 et FBP1L**
- **Classe E : SEP3**

Au niveau des verticilles, le premier serait codé par AP1 et AP2, le second par la co-expression de AP2, AP3, PI et SEP3, le troisième par celle d'AP3, PI, AG et SEP3 et enfin le

quatrième par l'expression de AG et SEP3. Les gènes de la classe A et C étant deux antagonistes mutuels, chez les plantes AP1 et AP2 mutantes (*classe A*) la fonction de AG s'étendra sur tous les verticilles et inversement.

Pour faire le lien avec les mutations énoncées précédemment, dans le modèle original ABC décrit par George W. Haughn et Chris R. Somerville, les gènes AP1 et AP2 ne seront pas exprimés chez les mutants de type A; AP3 et PI pour les mutants de classe B et finalement AG pour ceux de la classe C.

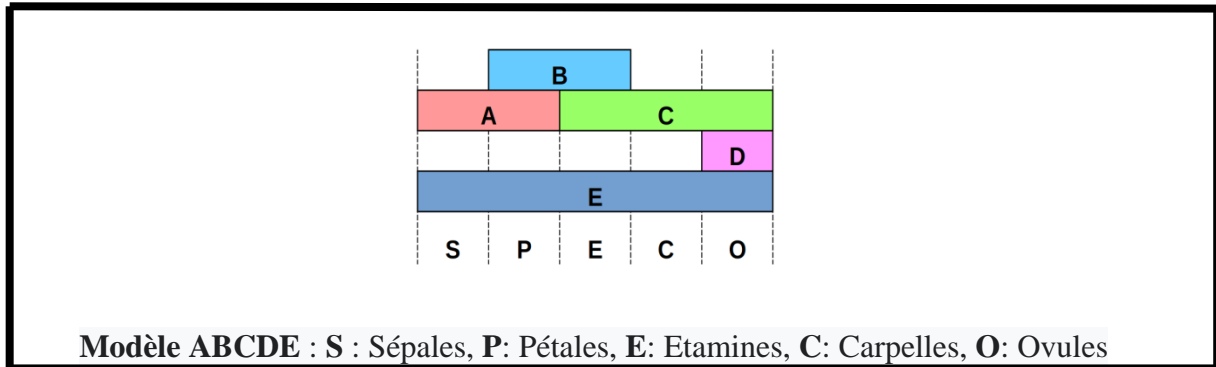


Fig 32 : Le model ABC

Les gènes ABC sont des gènes homéotiques qui codent des facteurs de transcription qui ont un rôle dans l'organisation de la fleur. Mis à part AP2 qui ne fait pas partie de la famille MADS-BOX, tous ont un domaine MADS codé par MADS-BOX qui permettra ainsi la liaison à l'ADN sous la forme de dimères. Ils ont de plus un second domaine appelé K qui aura un rôle dans les interactions inter-protéiques. Le domaine MADS est composé d'une séquence de 56 acides aminés dont 9 ont été observés chez tous les membres de la famille.

La floraison implique trois classes de gènes : les gènes de l'identité du méristème, ceux de l'identité des organes et enfin les gènes cadastraux dont le rôle est de réguler spatialement l'expression des gènes de l'identité des organes floraux. Les deux premières classes sont homéotiques, leurs gènes codent ainsi pour des facteurs de transcription qui produisent différentes protéines dont le résultat sera l'organisation florale finale.

Mais avant de pouvoir définir l'identité des organes de la fleur, il faudra d'abord que le méristème végétatif transitionnel en méristème d'inflorescences.

2- Les gènes homotypiques qui influent sur les organes :

Maintenant que le méristème est prêt à produire les différents verticilles, c'est au tour des gènes du modèle ABC d'entrer en jeu. La combinaison de ces catégories de gènes permet

la spécification des organes. Comme dit précédemment les gènes AP1, AP3, PI, AG, FBP7, FBP1L et SEP3 font partie de la famille gènes MADS, les facteurs de transcription produits par AP2 seront eux de la famille AP2/EREBP. Chacun des verticilles sera le résultat de l'action conjointe d'un ou de plusieurs gènes. Si les premières études ont principalement été réalisées sur la fleur *Arabidopsis thaliana*, beaucoup d'autres ont été adaptées sur d'autres espèces telles que *Antirrhinum majus* ou encore *Petunia*. Les gènes homéotiques retrouvés dans les études seront ainsi souvent des homologues de ceux d'*Arabidopsis*

2-1- Classe A :

Chez *Arabidopsis thaliana*, les deux gènes APETALA 1 et APETALA 2 influent sur les deux premiers verticilles. Tout comme AG, AP1 jouera aussi un rôle dans l'identification du méristème. AP2 lui aura en fait un impact sur les quatre verticilles et même sur l'apparition de feuilles. De leur action conjuguée seront produites les sépales et pétales.

Chez *Antirrhinum majus*, les gènes homologues seront respectivement SQUAMOSA (SQUA) pour AP1 ainsi que LIPESS1 et LIPESS 2 pour AP2.

Dans le cas de *Petunia*, de véritables homologues de AP1 n'ont pas encore été clairement identifiés. L'inhibition d'AGAMOUS dans les deux premiers verticilles serait due à l'activité de BLIND. Quant à AP2, trois gènes similaires ont été isolés : PhAP2B, homologue à AP2 autant au niveau de la séquence que dans le patron d'expression ainsi que PhAP2B et PhAP2C.

2-2- Classe B :

Chez *Arabidopsis thaliana*¹², les gènes APETALA 3 et PISTILLATA sont responsables de la production des pétales et étamines. Chez *Antirrhinum majus*, ce sont DEFICIENS (DEF) ET GLOBOSA (GLO) qui se chargeront de la différenciation des seconds et troisièmes verticilles.

2-3- Classe C :

Chez *Arabidopsis thaliana*, le gène AGAMOUS est responsable de l'apparition des étamines et des carpelles. Lorsque le gène AG est mis sous silence, l'androcée et le gynécée seront remplacés par des pétales et des sépales. De même, AG ayant un rôle dans la détermination du méristème, celui-ci se développera de manière indifférenciée au niveau du centre de la fleur.

Chez *Antirrhinum majus*, le gène équivalent à AGAMOUS est PLENA. Récemment, un autre gène, FARINELLI, a été défini comme un second gène du groupe C. Ces deux gènes vont aussi agir de manière redondante dans la prévention de l'expression des gènes du groupe B dans le quatrième verticille.

Chez *Petunia*, comme chez *Antirrhinum majus*, le troisième et quatrième verticilles sont contrôlés par plusieurs gènes ayant un patron d'expression similaire. Les homologues d'AG seront pMADS3 et FLORAL-BINDING protein 6 (FBP6).

2-4- Classe D :

Les gènes FLORAL BINDING PROTEIN7 et FLORAL BINDING PROTEIN1L ont été découverts en 1995. Il a été observé qu'ils auraient un effet sur le développement de l'ovule chez les *pétunias*. Des gènes équivalents ont aussi été retrouvés chez *Arabidopsis thaliana*, mais avec un rôle plus important puisqu'ils contrôlent aussi le développement des carpelles en plus de celui de l'ovule. Ils joueraient aussi un rôle dans l'élaboration de structures facilitant la dispersion des graines.

2-5- Classe E :

Découverts en 1994 lors d'une étude d'interférence par ARN chez les tomates et les *pétunias*, l'expression de SEP3 est nécessaire dans les quatre verticilles floraux.

Tous les mécanismes de la floraison ne sont pas encore connus mais l'on peut observer la conservation générale d'une sorte de Bauplan floral. Le modèle ABCDE semble en effet être retrouvé chez toutes les espèces, les gènes homéotiques étant homologues entre eux. Aussi, comprendre la phylogénie des gènes homéotiques régulant l'organisation florale tels que ceux de la famille MADS-BOX permet une meilleure compréhension de l'origine et de l'évolution des angiospermes.

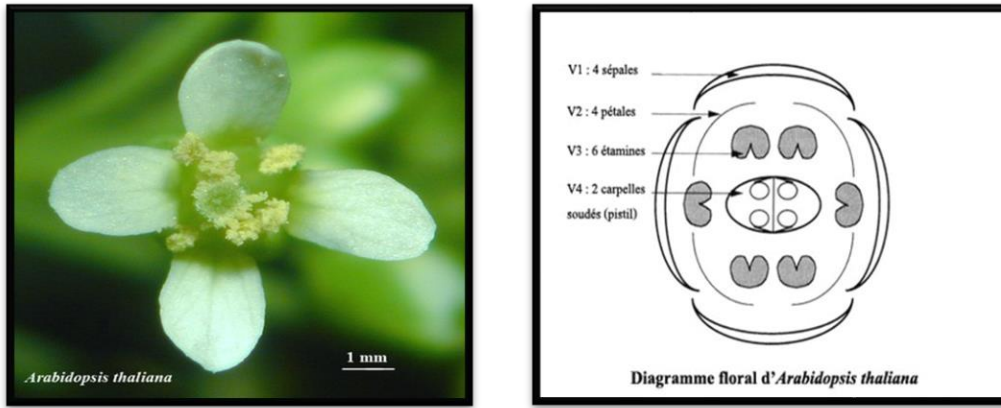


Fig 33 : Fleur sauvage vue de dessus et leur diagramme floral (observée à la loupe binoculaire)

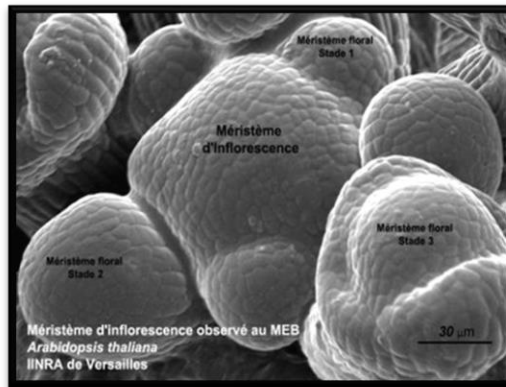


Fig 34 : Les schémas ci-dessous, de coupes longitudinales dans les méristèmes floraux à différents stades de développement, permettent de mieux appréhender les étapes du développement floral.



Fig 35 : Fleur du mutant *apetala2-1* de dessus (observé à la loupe binoculaire) Classe A



Fig 36 : Fleur du mutant *pistillata-1* de dessus (observée à la loupe binoculaire) Classe B



Fig 37 : Fleur du mutant *agamous-1* de dessus (observée à la loupe binoculaire)

Partie II : Mécanismes génétiques de la reproduction sexuée :

A. Notion de fleur : origine et évolution :

1- L'origine de la fleur :

La fleur représente l'organe de reproduction chez les plantes à fleurs (Angiospermes). Les étamines produisent les grains de pollen qui contiennent les cellules reproductrices mâles, tandis que le pistil abrite l'ovule. La fécondation est généralement croisée, c'est-à-dire que dans la plupart des cas, une plante ne peut pas s'auto-féconder.

La fleur est constituée de pétales, d'étamines avec les sacs polliniques (contenant des cellules reproductrices mâles), et des pistils ou carpelles avec les ovaires (contenant des cellules reproductrices femelles) et les stigmates. La fleur est un ensemble de feuilles modifiées.

Lorsqu'un grain de pollen (**gamétophyte mâle**) se dépose sur la partie terminale du pistil, le stigmate (ce qui constitue la pollinisation), il germe et forme un long tube pollinique dans lequel se forment deux gamètes mâles. Quand l'extrémité du tube pollinique arrive au contact de l'ovule, les gamètes mâles pénètrent à l'intérieur, pour atteindre le sac embryonnaire (**gamétophyte femelle**), il contenant sept cellules, dont l'une est l'oosphère (gamète femelle, homologue de l'ovule des animaux). L'un des deux gamètes mâles féconde l'oosphère, dont le développement donnera l'embryon, tandis que l'autre fusionne avec une grande cellule à deux noyaux (œuf albumen), qui fournira les réserves de la graine.

Les deux gamètes formeront alors un embryon qui par la suite deviendra une graine. Cette graine formera ainsi la nouvelle plante.

Si les conditions sont favorables, la graine germe : le premier organe à apparaître est une petite racine appelée radicule. L'embryon se développe en une jeune plantule qui vit sur les réserves nutritives de la graine jusqu'à ce que ses premières feuilles lui permettent de réaliser la photosynthèse.

Une **plantule** ou **jeune pousse** est une jeune plante sporophyte ne comportant que quelques feuilles. Issue de l'embryon d'une graine, son développement commence avec la germination de la graine.

La plantule est constituée de trois parties principales : la radicule, la tigelle, issue de l'hypocotyle, d'un collet et les cotylédons.

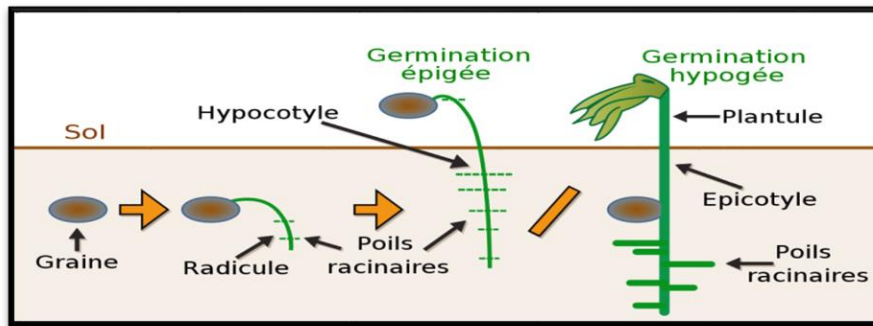


Fig01 : La germination de la graine

2- L'évolution de la fleur :

Les angiospermes sont un groupe monophylétique, apparu relativement récemment et qui s'est rapidement diversifié en co-évoluant avec les insectes ou d'autres animaux pollinisateurs anthophiles, pour donner les environ 250 000 espèces actuelles de plantes à fleur.

Les plus anciens fossiles de plante à fleur sont *Archaeofructus*, probablement aquatique et datée d'il y a 120 millions d'années (début du crétacé). Cette fleur découverte en Chine n'avait ni pétales ni sépales mais des carpelles, et des étamines dispersés le long d'une tige, non ancrés sur un même point. *Montsechia vidalii* découverte dans les Pyrénées espagnoles est également une plante aquatique datant de 130 millions d'années. Par la méthode phylogénétique de la reconstitution des états ancestraux, des chercheurs ont fait le portrait-robot du plus ancien ancêtre commun de toutes les fleurs, il y a 140 millions d'années, qui s'avère être une fleur hermaphrodite dont la majorité des pièces florales ne sont pas insérées en spirale mais en verticille, ce qui contredit la théorie euanthe du botaniste américain Charles Edwin Bessey qui suggère que les Angiospermes sont monophylétiques, dérivant d'une fleur primitive de type Magnolia.

Une équipe du CNRS répond en partie à la question : comment est apparue une structure aussi complexe que la fleur ? L'étude d'une plante gymnosperme, *Welwitschia mirabilis*, qui pousse dans des déserts de Namibie et d'Angola et peut vivre plus d'un millénaire, montre que ses cônes mâles possèdent quelques ovules stériles et du nectar, ce qui révèle une tentative échouée d'inventer la fleur bisexuelle. Les chercheurs ont trouvé dans son génome des gènes similaires à ceux responsables de la formation des fleurs et organisés selon la même hiérarchie. Angiospermes et gymnospermes ont donc hérité d'un ancêtre commun.

Le mécanisme aboutissant à la fleur n'a pas été inventé il y a environ 150 millions d'années : il a été hérité et utilisé par la plante

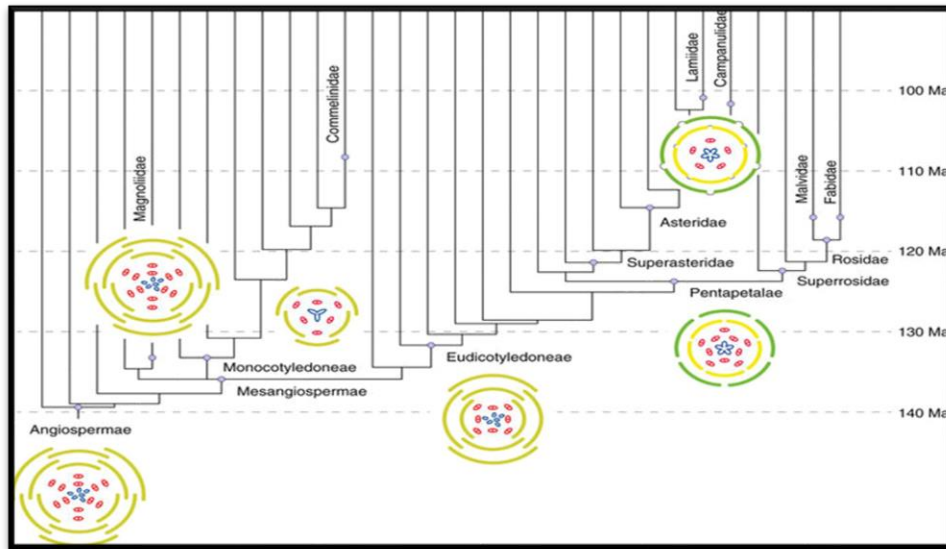


Fig 02 : Évolution florale depuis 140 Ma, représentée par les diagrammes floraux

3- La reconstitution de la fleur de l'ancêtre commun des Angiospermes :

La reconstruction indique que la fleur de l'ancêtre commun des Angiospermes actuelles était bisexuée, présentait une symétrie radiale (fleur actinomorphe), avec vraisemblablement au moins 4 verticilles de 3 tépales pour le périanthe. Les étamines (au moins une dizaine) étaient disposées en plusieurs verticilles (au moins 4 verticilles de 3 étamines, soit la même organisation que le périanthe). Le gynécée était composé de plusieurs carpelles libres (Fig. 03 et 05). La figure 03 ci-dessous montre une représentation possible de cette fleur. La combinaison de caractères au niveau de la fleur de l'ancêtre commun des Angiospermes est unique, elle ne se retrouve ni chez les fossiles, ni chez les espèces actuelles.

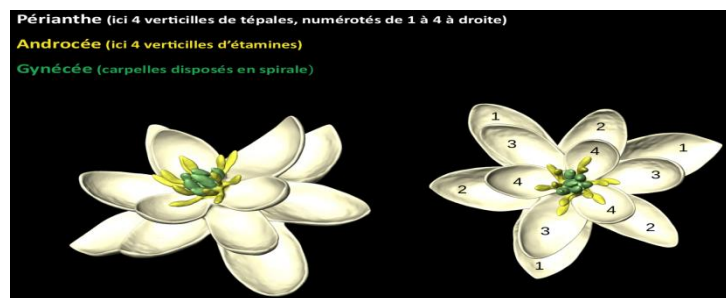


Fig 03 : Résultat de la reconstruction de la fleur de l'ancêtre commun des Angiospermes actuelles

Remarque : Il est essentiel de noter que certains caractères (comme la couleur, la forme ou la taille relative des pièces) n'ont pas été reconstruits, et sont ici représentés de façon arbitraire.

4- L'évolution du sexe :

Si la parcimonie ne permettait pas de trancher sur la question des pièces fertiles de cette fleur, les reconstructions basées sur des modèles probabilistes d'évolution indiquent que la fleur de l'ancêtre commun des Angiospermes était très probablement bisexuée, avec des étamines et des carpelles au sein de la même structure. Ce résultat est intéressant du point de vue botanique car la question divise depuis longtemps les spécialistes, mais il illustre également un point intéressant en biologie évolutive : *Amborella* est certes le groupe frère de toutes les Angiospermes actuelles, mais ce n'est en aucun cas l'image de l'ancêtre commun des plantes à fleurs (Fig 04).

La lignée conduisant à *Amborella* s'est séparée du reste des Angiospermes il y a environ 140 millions d'années, ce qui permet d'envisager un certain nombre de transformations au niveau des caractères morphologiques dans cette lignée. Les groupes taxonomiques divergeant à la base des arbres phylogénétiques sont souvent mal interprétés comme « proches » de l'ancêtre commun : ils ne partagent pas les caractères dérivés apparus plus tard dans la phylogénie, ce qui est aussi le cas de l'ancêtre commun, mais ils peuvent posséder un certain nombre de caractères dérivés qui leur sont propres (autapomorphies) et qui les différencient de l'ancêtre commun. *Amborella*, et de manière générale les espèces situées à l'extrémité des branches correspondant aux nœuds profonds de l'arbre comme les nénuphars ou les magnolias ont ainsi un certain nombre de caractères dérivés qui les différencient de l'ancêtre commun des Angiospermes, les fleurs unisexuées étant un exemple chez *Amborella*. De la même manière les amphibiens actuels ne sont pas une image fidèle de l'ancêtre commun des Tétrapodes, ils ont certes en commun avec cet ancêtre un certain nombre de traits ancestraux pour les Amniotes (peau nue, reproduction en milieu aquatique...) mais les amphibiens actuels ont aussi un certain nombre de caractères dérivés que ne possédait pas l'ancêtre commun des Tétrapodes (dents particulières avec un pédicelle par exemple).

Nous avons vu précédemment que la fleur de l'ancêtre commun des Angiospermes, telle que reconstruite ici, ne correspondait à aucune espèce actuelle ou fossile. Cette morphologie a donc évolué, et les fleurs de quelques nœuds profonds ont également été reconstituées, avec la même approche. Les résultats obtenus indiquent que les différentes trajectoires évolutives initiales correspondent toutes à une simplification (réduction du nombre d'organes) par rapport à la fleur de l'ancêtre commun (Fig. 05). L'évolution est

souvent vue comme un phénomène entraînant une complexification croissante des organismes, mais nous avons de nombreux exemples illustrant le cas contraire chez les êtres vivants.



Fig 04 : Fleurs mâles d'*Amborella trichopoda*

Remarque : *Amborella trichopoda*, unique représentante du groupe des Amborellales, est une plante dioïque : ses fleurs sont unisexuées et les fleurs mâles et femelles sont portées par des plants différents. Les fleurs mâles comportent 9 à 11 tépales verts à jaunes et 11 à 22 étamines organisées en spirale. Les fleurs femelles présentent de 7 à 8 tépales verts à jaunes, 1 à 2 étamines stériles et un gynécée formé par 5 carpelles séparés. La fleur d'*Amborella trichopoda* est donc très différente de celle de l'ancêtre commun des Angiospermes (Fig 03).

5- La fleur de l'ancêtre des Monocotylédones :

Par rapport à la fleur ancestrale, la plupart des Angiospermes présentent une simplification des verticilles. Chez les Monocotylédones par exemple, deux verticilles du périanthe et probablement deux verticilles d'étamines ont été perdus (Fig 05). La fleur reconstruite pour l'ancêtre commun des Monocotylédones correspond à une fleur trimère, dotée de deux verticilles de trois tépales, deux verticilles de trois étamines, et trois carpelles soudés (Fig. 10). Cette morphologie est très commune chez les Monocotylédones actuelles, et de nombreuses espèces présentent cette organisation, d'autres morphologies pouvant facilement dériver de celle-ci (avec par exemple des pertes ou l'acquisition de la symétrie bilatérale comme chez les Orchidaceae).

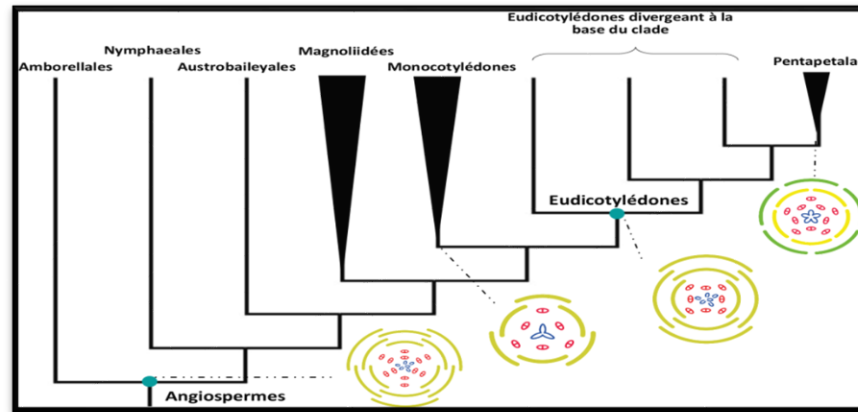


Fig 05 : Reconstruction de la morphologie florale (diagrammes floraux) au niveau de différents nœuds de l'arbre des Angiospermes

Remarque : Un périanthe jaune moutarde représente des tépales, tandis que pour les Pentapetalae les sépales sont en vert et les pétales en jaune. Les étamines sont représentées en rouge et les carpelles en bleu.

6- La fleur de l'ancêtre des Eudicotylédones :

La fleur de l'ancêtre commun des Eudicotylédones est plus complexe à reconstituer car les résultats varient entre les méthodes. La méthode la plus fiable nous montre une fleur encore assez complexe, possédant de nombreux points communs avec la fleur de l'ancêtre des Angiospermes, mais ayant perdu des pièces florales dans les verticilles du périanthe et de l'androcée (Fig. 05). Cette fleur était vraisemblablement dimère (même si une fleur trimère est envisageable, dans certaines reconstructions), avec quatre verticilles de deux tépales, probablement deux verticilles d'étamines, et quatre à six carpelles libres (Fig 05). L'incertitude rencontrée ici est liée à la très grande variabilité au niveau de la morphologie florale que l'on trouve dans les ordres qui divergent à la base du clade des Eudicotylédones, qui complique le travail de reconstruction.

Chez les Eudicotylédones l'organisation de la fleur (nombre de verticilles et nombre de pièces par verticille) devient moins variable dans le grand clade des Pentapetalae. Si la fusion des pièces et la symétrie des fleurs restent variables, les caractères énoncés ci-dessous sont beaucoup plus constants que pour les groupes divergeant à la base du clade des Eudicotylédones. Les Pentapetalae sont caractérisées par une fleur pentamère, comme leur nom l'indique, mais également par une différenciation du périanthe en sépales et pétales. La fleur reconstruite ici possède deux verticilles de 5 étamines libres, et 4 ou 5 carpelles soudés (Fig. 05). Cette morphologie est assez typique des Pentapetalae, même si de nombreuses

variations ultérieures ont produit des morphologies florales plus spécialisées (corolle bilabée des Lamiaceae, cyathe des Euphorbiaceae, corolle papilionacée des Fabaceae : voir Fig. 06 ci-dessous).



Fig 06 : Diversité de l'organisation florale chez les Pentapetalae

Remarque : Corolle papilionacée des Fabaceae (ici *Lathyrus heterophyllus*), corolle bilabée présente chez un certain nombre de Lamiales, dont les Lamiaceae (ici *Glechoma hederacea*), cyathe du genre *Euphorbia* (ici *Euphorbia amygdaloides*) ; la cyathe est généralement interprétée comme une inflorescence.

Photo *Lathyrus* : HermannSchachner, CC0

Photo *Glechoma* : AnRo0002, CC0

Photo *Euphorbia* : Dinkum, CC0

7- Le diagramme Floral :

Un **diagramme floral** est une représentation schématique de l'organisation des pièces florales d'une fleur. Il a été défini par John Henry Schaffner en 1916.

Il permet d'identifier facilement la famille d'une plante.

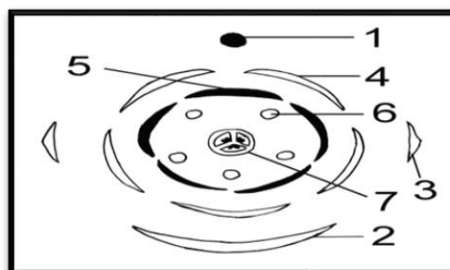


Fig 07 : Exemple de diagramme floral :

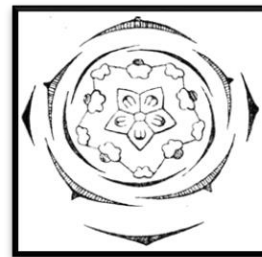
1 = axe de l'inflorescence, 2 = bractée, 3 = bractéoles, 4 = sépales, 5 = pétales, 6 = étamines, 7 = gynécée

Les différentes pièces florales sont schématisées en position anatomique comme pour une coupe transversale de la fleur de l'extérieur vers l'intérieur (les numéros correspondent au dessin ci-contre) :

1. L'axe de l'inflorescence, correspondant au pédoncule floral (s'il est absent, on le dessine en pointillés) toujours représenté en haut : avec la bractée, il définit l'axe de la fleur ;
2. La bractée (si elle est absente, on la dessine en pointillés) toujours représentée en bas : avec le pédoncule, elle définit l'axe de la fleur (ce qui est important pour les fleurs zygomorphes) ;
3. Les bractéoles (si elles sont présentes) ;
4. Les sépales, dessinés en forme de croissants de lune évidés ;
5. Les pétales, dessinés en forme de croissants de lune pleins ;
6. Les étamines, représentées par des ronds évidés ;
7. Le gynécée, dessiné en coupe transversale.



Fleur de *Geranium pratense*



Son diagramme floral.

B- Développement des organes reproducteurs et sa régulation génétique :

L'ontogénèse recouvre l'ensemble des processus de développement des êtres vivants, jalonnés, à partir de la fécondation, par l'embryogenèse, l'acquisition de l'état adulte, la sénescence, puis la mort et/ou la reproduction qui conduisent à un nouveau cycle de vie. Il est évident que les modalités de l'ontogénèse diffèrent en fonction du degré de complexité, donc d'évolution, des organismes considérés.

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.

1. Formation de l'anthere et du pollen :

1-1- L'anthere :

Est la partie terminale de l'étamine, organe mâle de la fleur, qui produit et renferme le pollen.

L'anthere est fixée au filet de l'étamine par le « connectif », soit par sa base (anthere basifixe), soit par son milieu (anthere médifixe ou dorsifixe).

Elle est composée de deux thèques possédant chacun deux sacs polliniques avant maturité, nombre constant chez les Angiospermes. Ceux-ci fusionnent à maturité pour donner deux loges (anthere biloculaire), parfois une seule (anthere uniloculaire). Elles s'ouvrent, généralement par déhiscence, pour répandre les grains de pollen à l'extérieur.

La forme des anthères est très variable : elles peuvent être allongées, globuleuses, réniformes, disciformes, quadricorne¹, etc.

Dans certains cas, les anthères modifiées peuvent jouer un rôle dans l'attraction des insectes pollinisateurs : anthères stériles colorées ou charnues de certaines fleurs (*Cassia*, *Commelina*, etc.).

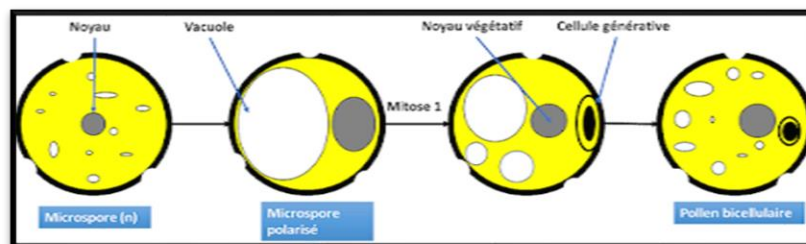
1-2- Le pollen :

chez les plantes à graines, l'élément mobile mâle produit par la fleur : ce sont des grains minuscules (20 à 55 μm de diamètre en général), de forme plus ou moins ovoïde, initialement contenus dans l'anthere à l'extrémité des étamines.

Le grain de pollen est le gamétophyte mâle, il produit et contient les gamètes mâles haploïdes (n)¹, et permet leur déplacement. On le considère parfois à tort comme un gamète. Le grain de pollen est homologue des gamétophytes chez d'autres groupes d'Embryophytes (par exemple du prothalle des fougères) et chez certaines algues. Il fait partie de la phase haploïde du cycle de vie des plantes à graines. Il constitue une génération gamétophytique au sens botanique du terme.

Chez certaines plantes à fleurs, la germination du grain de pollen commence souvent avant même qu'il ne quitte le microsporangium, avec la cellule générative formant les deux.

1-2-1- La formation du grain de pollen :



Le grain de pollen est le gamétophyte mâle, il produit et contient les gamètes mâles, et permet leur déplacement. On le considère parfois à tort comme un gamète. Le grain de pollen est homologue des gamétophytes chez d'autres groupes d'Embryophytes et chez certaines algues. Il fait partie de la phase haploïde du cycle de vie des plantes à graines. Il constitue une génération gamétophytique au sens botanique du terme.

Le cycle de reproduction chez les angiospermes peut être retracé avant l'excrétion du pollen. Les microspores commencent leur développement de gamétophytes mâles, ce qui implique la formation d'une petite cellule générative et d'une cellule tubulaire. La cellule générative peut se diviser pour former deux spermatozoïdes avant que le grain de pollen (gamétophyte mâle en développement) ne tombe ou pendant que le tube pollinique se développe pendant la germination. Les grains de pollen des angiospermes ont des parois ornementées diverses et souvent élaborées caractéristiques de l'espèce.

1-2-2-Formation du Grain de pollen :

Le **gamétophyte mâle** se développe et atteint sa maturité dans une anthère immature.

Dans les organes reproducteurs mâles d'une plante, le développement du pollen a lieu dans une structure connue sous le nom de **microsporange** (sac pollinique).

Les microsporanges, qui sont généralement bilobées, sont des sacs polliniques dans lesquels les microspores se développent en grains de pollen. Ceux-ci se trouvent dans l'anthere, qui est à la fin de l'étamine, le long filament qui soutient l'anthere.

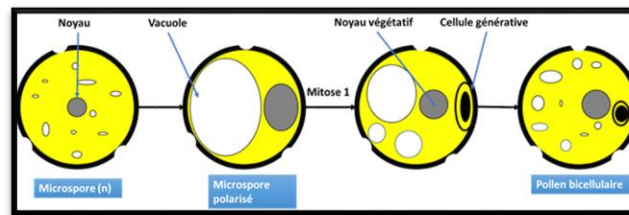
1-2-3- Formation des microspores (microsporogénèse)

Au sein du microsporange, la cellule mère de la microspore se divise par méiose pour donner naissance à quatre microspores, dont chacune finira par former un grain de pollen.

Une couche interne de cellules, connue sous le nom de tapetum, fournit une nutrition aux microspores en développement et contribue aux composants clés de la paroi pollinique.

1-2-4-La gamétogénèse :

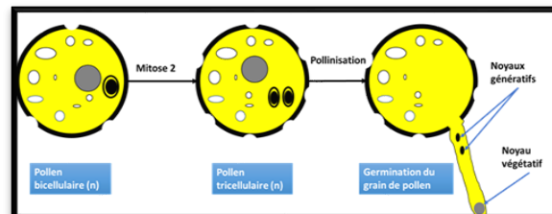
Les grains de pollen matures contiennent deux cellules : une cellule générative et une cellule du tube pollinique. La cellule générative est contenue dans la plus grande cellule du tube pollinique.



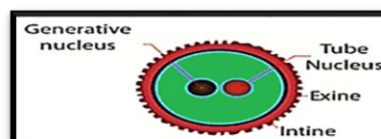
1-2-5- Maturation du grain de pollen et pollinisation

À maturité, les microsporanges éclatent, libérant les grains de pollen de l'anthere.

Lors de la germination, la cellule tubulaire forme le tube pollinique à travers lequel la cellule génératrice migre pour pénétrer dans l'ovaire. Au cours de son transit à l'intérieur du tube pollinique, la cellule générative se divise pour former deux gamètes mâles (spermatozoïdes).



1-2-5- Grain de pollen mature :



2. Formation de l'ovule et du sac embryonnaire :

2-1- La formation de l'ovule :

En botanique, l'**ovule** est un organe qui contient le gamète femelle. Il s'agit du macrosporange des Spermaphytes. Il renferme le gamétophyte femelle (le sac embryonnaire) qui contient le gamète femelle : l'oosphère.

L'ovule des végétaux est très différent d'un gamète animal : il est composé d'un sac embryonnaire composé de cellules haploïdes correspondant à un gamétophyte, formé à partir d'une mégaspore. Celui-ci est entouré d'un nucelle diploïde, puis d'un ou deux enveloppe(s) ou tégument(s) diploïde(s), s'ouvrant sur l'extérieur par une ouverture appelée micropyle.

- **Ovules nus** : Chez les Gymnospermes, l'ovule est nu, c'est-à-dire qu'il n'est pas protégé par un ovaire.
- **Ovules et ovaire** : Chez les Angiospermes, l'ovule est enfermé dans un ovaire. Il est relié à ce dernier par un funicule, qui contient des vaisseaux conducteurs qui aboutissent au niveau d'une zone appelée chalaze.

2-2- L'insertion de l'ovule dans l'ovaire :

Chez, les Angiospermes, selon la position du sac embryonnaire par rapport au micropyle, à la chalaze et au funicule, on distingue plusieurs types d'ovules.

- Les ovules orthotropes ont le micropyle, le sac embryonnaire, le chalaze et le funicule alignés. C'est le type le plus simple, présent chez les genres *Piper* ou Renouée (*Polygonum*) par exemple.
- Les ovules hémianatropes ont l'axe micropyle/sac embryonnaire/chalaze qui est perpendiculaire au funicule. Ce type est présent chez le genre Renoncule (*Ranunculus*) par exemple.
- Les ovules campylotropes ont un sac embryonnaire perpendiculaire à l'axe chalaze/funicule ; la position du micropyle est souvent antiparallèle à ce dernier. Ce type est présent chez les familles *Fabaceae* et *Brassicaceae*.
- Les ovules amphitropes présentent une courbure en fer à cheval de l'axe micropyle/sac embryonnaire/chalaze/funicule ; même le sac embryonnaire est courbe. Ce type est présent chez les genres *Lemna*, *Papaver* ou *Alisma*, par exemple.

- Les ovules anatropes présentent un axe micropyle/sac embryonnaire antiparallèle à l'axe funicule/chalaze, qui est très étiré. De ce fait, le micropyle se trouve très proche du sommet du funicule. Ce type est très courant ; il est présent chez plus de 80 % des espèces d'Angiospermes.
- Dans le cas des ovules circinotropes (non représenté ci-contre), le sac embryonnaire et le micropyle sont tournés à plus de 360°, de sorte que le funicule et le chalaze sont enroulés autour. Ce type est présent chez les genres *Opuntia* ou chez la famille des *Plumbaginaceae*.

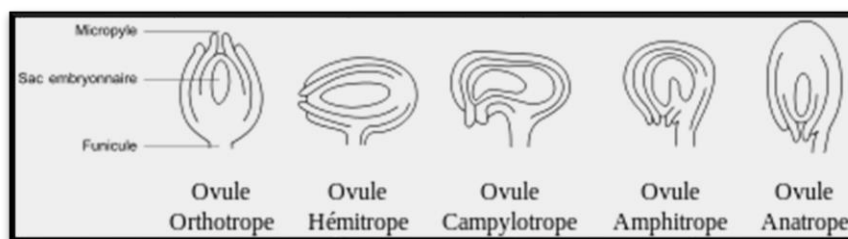


Fig 08 : Différents types d'ovules d'Angiospermes

2-2- Le sac embryonnaire :

En botanique, un **sac embryonnaire** est une partie de l'ovule des angiospermes qui renferme le gamète femelle (ou oosphère) et les cellules qui l'accompagnent (synergides, antipodes). Le sac embryonnaire est un gamétophyte femelle des angiospermes avec une partie embryonnaire.

Le sac embryonnaire est situé au coeur du nucelle. Il est formé de 7 cellules: 2 synergides et l'oosphère du côté micropylaire, 3 antipodes du côté opposé et une cellule végétative dicaryotique soit un total de 8 noyaux. Au cours de la reproduction après la double fécondation, le sac embryonnaire produit l'embryon d'un côté et l'albumen d'un autre.

Il dérive généralement d'une seule mégaspore formée dans le nucelle (sporange) et qui a subi 3 mitoses successives (70 % des espèces)., chez certaines espèces (les oenothères *Oenothera* comme l'onagre chez les Onagracées), la mégaspore ne subit que deux mitoses; les antipodes et un noyau polaire sont absents. D'autres sont formés à partir de 2 (Album).

Selon le groupe végétal:

- Dans la division des gymnospermes, le gamétophyte femelle ou prothalle (n) est issu de la division mitotique de la mégaspore viable. Le prothalle développe un ou plusieurs archégones et chacun a une oosphère ou gamète femelle.
- Dans la division des angiospermes, la mégaspore viable subit trois caryocinèses, pour former un sac embryonnaire avec huit noyaux haploïdes, puis la cytokinèse est produite donnant naissance au mégagamétophyte ou gamétophyte femelle constitué de 7 cellules: l'oosphère, deux cellules synergides, une demi-cellule avec deux noyaux polaires et trois cellules antipodales (antipodes).

3- Concept de carpelle (angiospermie):

Le **carpelle** est une enveloppe protectrice d'origine foliacée enfermant les ovules chez les Angiospermes. Les carpelles constituent le quatrième verticille de la fleur et leur groupement constitue le gynécée ou pistil. Le carpelle se transforme en fruit après la fécondation.

Dans l'évolution des Spermaphytes, l'apparition de cette protection supplémentaire des ovules est une caractéristique fondamentale des Angiospermes. En opposition, chez les Gymnospermes (plantes à ovules nus), il n'y a ni carpelle ni fleur mais des cônes et des graines.

Les Angiospermes "archaïques" sont imparfaitement angiospermées, c'est-à-dire que leurs carpelles sont incomplètement suturés (carpelles *peltés*).

3-1- structure de la Carpelle :

Le carpelle comprend trois parties :

1. **L'ovaire**, une cavité close qui abrite les ovules insérés au niveau des placentas. La loge ovarienne (= 1 carpelle) est qualifiée d'*uniovulée* lorsqu'elle ne contient qu'un ovule et de *pluriovulée* dans le cas contraire.
2. **Le style**, en forme de colonne, qui relie l'ovaire aux stigmates. Il y a autant de styles que de carpelles et ils peuvent être soudés n'en formant plus qu'un ou deux de libres (stigmate unique ou bifide).

3. **Le stigmaté**, situé à l'extrémité du style, il n'a pas d'épiderme et est souvent visqueux et muni de papilles afin de mieux capter le pollen lors de la pollinisation. Il peut être uni- ou pluripartite.

3-2- Groupe de carpelle :

Le nombre des carpelles présents dans une fleur peut être lié à celui des autres pièces florales ; ainsi, chez les monocotylédones, qui ont des fleurs trimères, il y a trois carpelles (les botanistes parlent de **tricarpe**). Chez les dicotylédones, les fleurs le plus souvent pentamères ont cinq carpelles (**pentacarpe**).

Le plus souvent, le pistil comporte plusieurs carpelles. Lorsque ces derniers sont soudés, le pistil est dit **syncarpe** ou **gamocarpe** (près de 83 % des angiospermes) ; lorsqu'ils sont libres, le pistil est dit **apocarpe** ou **dialycarpe** (11 % des angiospermes) ; les 6 % restants des angiospermes sont **unicarpés** ou **monocarpe** c'est-à-dire qu'un carpelle unique suturé compose le pistil¹. Il est à noter que les monocarpés peuvent être qualifiés aussi de dialycarpe dans la mesure où le carpelle unique est libre. Vu l'exigüité du centre du réceptacle floral et le volume considérable des carpelles, ceux-ci entrent généralement en contact et des soudures interviennent rapidement entre carpelles voisins, aussi la majorité des plantes ont dépassé le stade de l'ovaire apocarpe pour atteindre celui de l'ovaire gamocarpe². Chez certaines familles comme les Malvaceae, les botanistes observent une évolution parallèle à la méristéomie, la **méricarpe**, c'est-à-dire la subdivision des carpelles.

Lorsque les cloisons intercarpelles d'un pistil syncarpe disparaissent (d'origine ou par régression ultérieure) ou que le pistil est monocarpe, le pistil à une seule loge est dit **uniloculaire** ; inversement lorsque les cloisons sont conservées, le pistil est dit **pluriloculaire** ou "**faux syncarpe**".

Les carpelles peuvent être **ascidiacés**, c'est-à-dire qui se ferment par la rencontre des bords du sommet de l'organe, ou **suturés** pour lesquels une ligne de suture court de haut en bas de l'organe.

Chez des plantes comme les Nymphéacées, ou les Papavéracées, les carpelles sont en nombre élevé et indéterminé. Inversement, chez les espèces présentant un niveau de différenciation plus grand, leur nombre se réduit à deux (Apiacées = Ombellifères) ou un (Poacées = Graminées).

3-3- Tendances évolutives :

Au plan évolutif, le carpelle des plantes à fleurs provient d'une feuille fertile, le sporophylle ou feuille carpellaire, qui se referme sur les ovules insérés au niveau des placentas, phénomène que l'on peut suivre chez les espèces les plus primitives (Ranunculales, Magnoliales, Nymphaeales)³.

La **dialycarpellie** est considérée comme un caractère ancestral, la **gamocarpellie** comme un caractère dérivé dont le rôle serait d'assurer une meilleure protection des ovules contre les insectes herbivores, notamment les coléoptères (augmentation de l'épaisseur des parois carpellaires), de favoriser une meilleure dissémination des graines et une allopollinisation plus efficace (en quantité et en qualité)

D. Fécondation, formation de la graine et du fruit :

1- Pollinisation et fécondation :

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). Chez les angiospermes, les ovules sont entièrement enfermés dans l'ovaire, alors que chez les gymnospermes, les ovules sont "à nu" et généralement disposés par paires sur la face supérieure et près de la base de chaque écaille des cônes femelles. Comme les cônes ne s'ouvrent qu'au moment de la pollinisation et, plus tard, lors de la dissémination des graines, l'expression "à nu" est toute relative.

Le développement de la graine débute par la fécondation, c'est-à-dire l'union d'un noyau mâle haploïde provenant d'un grain de pollen et d'un noyau femelle haploïde à l'intérieur de l'ovule et la formation subséquente d'un nouvel organisme diploïde. La fécondation doit être précédée de la pollinisation, c'est-à-dire de l'arrivée d'un grain de pollen sur le stigmate de la fleur femelle chez les angiospermes ou à proximité du micropyle de l'ovule chez les gymnospermes. Il convient de bien faire la différence entre les deux processus distincts de la pollinisation et de la fécondation (Fritsch et Salisbury, 1947). Chez la plupart des angiospermes, l'allongement du tube pollinique est rapide et l'intervalle entre pollinisation et fécondation n'est que de quelques jours ou même de quelques heures. Chez quelques angiospermes (par exemple Liquidambar et certaines espèces de Quercus) et de nombreux gymnospermes (par exemple Pseudotsuga, Larix ou Picea), cet intervalle est de plusieurs

semaines, voire de plusieurs mois, alors que chez d'autres espèces de *Quercus* et de nombreux *Pinus*, il peut atteindre 12 à 14 mois.

2- Développement de la graine chez les angiospermes :

Au moment de la fécondation, un ovule d'angiosperme type consiste en une ou deux enveloppes protectrices - les téguments - et en un tissu central - le nucelle. Souvent, les téguments et le nucelle ne sont clairement différenciés qu'au niveau du micropyle, c'est-à-dire du pore minuscule dans lequel, chez de nombreuses espèces, le tube pollinique pénètre pour atteindre le nucelle. L'ovule est fixé à la paroi de l'ovaire par un filament, le funicule.

La méiose de la cellule mère dans le nucelle, suivie de plusieurs divisions cellulaires mitotiques, conduit à la formation du sac embryonnaire, une structure comportant sept cellules et huit noyaux haploïdes, qui occupe la partie centrale du nucelle (Chuntanaparb, 1975). Lorsque le tube pollinique atteint le sac embryonnaire, il libère deux gamètes mâles. L'un de ces gamètes s'unit à l'un des noyaux du sac embryonnaire - l'oosphère - pour former un zygote, qui se développe par la suite pour former la plante embryonnaire diploïde. L'autre gamète mâle s'unit à deux autres noyaux femelles - les noyaux polaires - pour former une cellule triploïde qui se transforme par la suite en endosperme, un tissu qui fait office de réserve alimentaire pour l'embryon en développement. Les cinq noyaux restants du sac embryonnaire (les deux synergides et les trois antipodes) ne jouent aucun rôle dans le développement de la graine. La fécondation de l'oosphère et la triple fusion avec les noyaux polaires sont l'une et l'autre nécessaires à la formation d'une graine viable.

La transformation de l'ovule fécondé en graine mûre se manifeste dans les divers tissus de la façon suivante (de l'extérieur vers l'intérieur):

1. Les téguments de l'ovule deviennent le tégument de la graine. Ce dernier consiste parfois en deux enveloppes distinctes, l'une externe généralement épaisse, le testa, et l'autre interne généralement mince et membraneuse, le tegmen. Le testa protège l'intérieur de la graine du dessèchement, des chocs ou de l'action des champignons, des bactéries et des insectes jusqu'à ce qu'il se déchire au moment de la germination (Krugman et col., 1974). Les angiospermes présentent cependant une grande variabilité tégumentaire.

2. Le nucelle persiste parfois chez certains genres sous la forme d'une mince enveloppe - le périsperme - qui recouvre la face interne du tégument et fournit des réserves nutritives à l'embryon. Toutefois, chez la plupart des angiospermes, il disparaît rapidement, sa fonction étant remplie par l'endosperme.
3. L'endosperme se développe d'ordinaire plus rapidement que l'embryon pendant la période suivant immédiatement la fécondation. Il accumule des réserves nutritives et renferme, en son plein développement, des quantités substantielles d'hydrates de carbone, de graisses, de protéines et d'hormones de croissance (Kozłowski, 1971). Chez certaines espèces, l'endosperme garde son importance et occupe toujours une plus grande partie de la graine que l'embryon lorsque celle-ci est parvenue à maturité. Chez d'autres, comme *Tectona*, l'embryon absorbe les réserves nutritives accumulées dans l'endosperme durant les stades précédents de développement, de sorte que ce tissu a totalement disparu lorsque la graine est mûre.
4. L'embryon occupe la partie centrale de la graine. Son degré de développement au moment où la graine parvient à maturité varie considérablement d'une essence à l'autre. Chez certaines, il est possible de distinguer tous les éléments de la plante rudimentaire: la radicule, qui deviendra la racine primaire au moment de la germination, les feuilles primordiales ou cotylédons, la plumule, à partir de laquelle se développera la pousse primaire, et enfin l'hypocotyle, qui relie les cotylédons et la radicule. Si l'embryon absorbe toutes les réserves nutritives de l'endosperme, les cotylédons épais et charnus deviennent généralement les principaux organes de stockage de la nourriture et occupent presque la totalité de la cavité interne de la graine.

Quoi que la fonction de stockage à l'intérieur de l'embryon soit normalement remplie par les cotylédons, elle est totalement accomplie par l'hypocotyle chez *Anisophyllea*, *Barringtonia* et *Garcinia*; dans les graines de ces essences, l'hypocotyle gonflé remplit la cavité interne et les cotylédons sont atrophiés ou absents (Ng, 1978). C'est également le cas des genres *Lecythis* et *Bertholletia* (Lubbock, 1892), ce qui explique que le contenu comestible d'une noix du Brésil (*Bertholletia excelsa*) n'est ni de l'endosperme ni du cotylédon, mais de l'hypocotyle.

Chez certaines essences, l'embryon est encore petit et mal développé quand vient le temps de la dissémination des graines. Une fois la graine tombée, l'embryon a besoin d'une période

supplémentaire dans des conditions d'environnement convenables pour qu'il parvienne à maturité et que la germination puisse commencer; c'est par exemple le cas de *Fraxinus excelsior*.

Dans le plus complexe des cas, la graine mûre peut donc être constituée de tissu diploïde issu de l'arbre mère (le tégument, testa et tegmen, et le périsperme), de tissu triploïde (l'endosperme) et de tissu diploïde issu de la nouvelle combinaison génétique propre à la descendance embryonnaire. Toutefois, le périsperme (presque toujours) et l'endosperme (assez souvent) peuvent être absents. Les constituants essentiels de toutes les graines sont l'embryon, l'enveloppe protectrice (le tégument) et une réserve de substances nutritives, qui peuvent être stockées, dans les cotylédons, l'hypocotyle, l'endosperme ou le périsperme.

Il arrive parfois que plusieurs embryons se développent dans une seule graine; cette polyembryonie a été observée chez plusieurs essences (Kozłowski, 1971). Cela reste toutefois exceptionnel.

3- Développement du fruit chez les angiospermes

Le développement de la graine fécondée s'accompagne normalement du développement du fruit. Dans le cas le plus simple, la paroi ovarienne s'épaissit pour former le péricarpe. Celui-ci peut être:

- a. Déhiscent, s'ouvrant alors à maturité pour libérer les graines qu'il contient. C'est ainsi le cas de la capsule (d'*Eucalyptus*, par exemple), un fruit multiloculaire dérivé d'un ovaire syncarpe, et de la gousse des légumineuses (par exemple de *Cassia*), dérivée d'un carpelle unique et qui se fend le long de deux sutures. Au moment de la déhiscence, le péricarpe peut être sec, semi-charnu ou charnu. Les capsules semi-charnues ou charnues sont communes dans les régions tropicales humides (par exemple *Baccaurea*, *Durio*, *Dysoxylum*, *Myristica*) et sont souvent associées à la formation d'une pulpe (arille ou sarcotesta) de couleur, de saveur et d'odeur variées autour de la graine.
- b. Indéhiscent et sec, étroitement soudé à la graine. C'est ainsi le cas de l'akène, un petit fruit dur monosperme à péricarpe membraneux, de la samare, qui ne distingue de l'akène que par le prolongement de son péricarpe en forme d'aile (par

exemple Triplochiton), et de la noix, un fruit monosperme assez gros à péricarpe ligneux ou coriace (par exemple Shorea, Quercus).

- c. Indéhiscents et charnus, souvent caractérisés par une couleur, une odeur et un goût particuliers, qui attirent les oiseaux et les animaux frugivores. On distingue deux catégories de fruits de ce type: la baie, qui comporte une peau externe et une masse charnue interne contenant des graines à tégument dur (par exemple Diospyros ou Pouteria), et la drupe, dont la couche interne du péricarpe est sclérifiée afin de protéger les graines (par exemple Prunus, Gmelina, Azadirachta, Mangifera). Le tégument, qui n'a aucune fonction protectrice dans une drupe, est d'ordinaire parcheminé ou membraneux. Les différentes couches du péricarpe d'une drupe type sont l'épicarpe (la peau), le mésocarpe (la chair) et l'endocarpe (le noyau). Le noyau peut être réellement dur comme de la pierre, comme chez Gmelina, ou avoir la texture du cuir, comme chez Mangifera.

Chez certaines espèces, d'autres parties de la fleur, aussi bien que la paroi de l'ovaire, participent à la formation du fruit. Un bon exemple est fourni par les fruits à pépins, comme les pommes ou les poires, dont la plus grande partie est formée par le réceptacle charnu élargi, alors que le péricarpe forme le cœur. Après soudure, les bractées se développant au-dessous de la fleur - l'involucre - peuvent constituer une enveloppe protectrice partielle ou entière supplémentaire. Cette enveloppe peut être fine comme du papier, comme chez Tectona, ou plus épaisse et coriace, comme dans le cas de la cupule de Quercus. Certains fruits sont formés par coalescence d'une inflorescence entière, comme chez Morus, Chlorophora, Anthocephalus ou Artocarpus.

A l'inverse, chez plusieurs genres de sterculiacées (par exemple Fimiana, Pterocymbium et Scaphium), la formation du fruit ne suit pas du tout la voie normale propre aux angiospermes. Peu après la fécondation, le carpelle (le follicule) se fend latéralement et se transforme en une grande aile membraneuse semblable à une écaille ou en forme de bateau; l'ovule fécondé se développe à nu près de la base ou à la base même du carpelle ouvert, comme cela se passe chez les gymnospermes. Ces fruits sont sans doute les plus primitifs de tous les fruits d'angiospermes (Corner, 1976). A maturité, les graines sont disséminées, fixées à leurs carpelles transformés en ailes.

L'intervalle entre la floraison et la maturation des graines et des fruits varie considérablement d'une espèce à l'autre, même du même genre. En ce qui concerne le genre *Eucalyptus*, cet intervalle varie de un mois chez *E. brachyandra* à dix à seize mois chez *E. diversicolor* (Boland et col., 1980). Chez la plupart des diptérocarpacées malaisiennes, il varie de deux à cinq mois (Tamari, 1976). Chez *Tectona grandis*, il faut 50 jours à compter de la floraison pour que le fruit vert atteigne sa taille maximale, mais 120 à 200 jours avant qu'il soit parfaitement mûr (Hedegart, 1975). Une étude de boutures de *Gmelina arborea* enracinées en pots réalisée au Nigéria a montré qu'à partir de l'apparition des boutons floraux, il fallait attendre 11 jours pour que les fleurs éclosent et 45 jours pour que les fruits parviennent à maturité (Okoro, 1978). Chez *Pterocarpus angolensis*, l'intervalle entre floraison et maturité du fruit est de 8 mois (Boaler, 1966). L'intervalle le plus court jamais enregistré entre la floraison et la maturité de la graine chez une essence tropicale à bois est apparemment de 3 semaines, délai relevé pour *Pterocymbium javanicum* (Ng et Loh, 1974). A l'opposé, chez certaines essences de *Quercus* tempéré, 18 mois séparent la floraison de la production de graines mûres.

Chez la plupart des espèces, la fécondation d'un ou de plusieurs ovules précède la formation du fruit. Toutefois, chez certaines espèces, des fruits se forment et parviennent à maturité sans formation d'une graine ou fécondation d'un ovule. Ces fruits, appelés fruits parthénocarpiques, se rencontrent chez plusieurs genres d'arbres forestiers, dont *Acer*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Betula*, *Diospyros* et *Liriodendron* (Kozlowski, 1971). La présence de fruits mûrs n'est donc pas invariablement l'indice de celle de graines parvenues à maturité, et il est encore moins possible de déduire le nombre de graines saines du nombre de fruits. Chez *Tectona*, le nombre de graines saines par fruit peut varier de 0 à 4 (Kamra, 1973), et l'on a enregistré des variations encore plus grandes chez d'autres genres.

4- Dissémination des graines d'angiospermes

Il existe donc une très grande variété de fruits chez les angiospermes. Cette variété s'explique en grande partie par la nécessité d'une dissémination des graines. Les jeunes plants ont souvent du mal à survivre et à croître sous l'arbre mère, en raison de l'absence de lumière et de l'intense compétition racinaire. La dissémination sur une vaste étendue permet presque à coup sûr à quelques graines de trouver des conditions propices à leur germination et à leur survie, même si la grande majorité périt par suite de conditions défavorables, de la compétition ou de leur destruction par les animaux ou les maladies.

La dissémination par le vent est facilitée lorsque les graines sont très légères et petites, comme chez *Eucalyptus*, ou que le tégument (*Salix*, *Ceiba*, *Dyera*) ou le péricarpe (*Triplochiton*, *Pterocarpus*, *Koompassia*, *Casuarina*, *Fraxinus*) comportent des ailes ou des poils servant à prolonger le vol. Il existe aussi des fruits ailés grâce à l'élargissement de sépales persistants (chez la plupart des diptérocarpacées) ou de pétales persistants (par exemple chez *Gluta* ou *Swintonia*) (Krugman et col., 1974; Ng, 1981).

La distance de dissémination des graines ou des fruits par le vent dépend non seulement de leur poids et de leur forme, mais aussi de la force des vents locaux ainsi que de l'exposition et du degré d'isolement des arbres mères. Des études portant sur les fruits ailés de *Shorea contorta* aux Philippines montrent que 90 pour cent des fruits ne s'éloignent pas de plus de 20 m du tronc de l'arbre mère (Tamari et Jacalne, 1984). D'après une compilation d'autres travaux sur les diptérocarpacées réunie par les mêmes auteurs, la plupart des fruits toucheraient le sol à moins de 30 m ou, au plus, de 40 m du tronc. En comparaison, les lourdes graines sans ailes telles que celles de *Quercus crispula* au Japon ne tombent pas au-delà des 2 à 3 m correspondant au périmètre de la cime, alors que 5 pour cent des légères graines ailées de *Betula ermannii* disséminées sous le vent à partir d'un rideau d'arbres mères conservés dans une zone d'exploitation peuvent parcourir une distance de 60 à 90 m (Konda, 1969, et Nakano et col., 1968, cités dans Tamari et Jacalne, 1984).

Par ailleurs, les fruits comestibles charnus et les graines arillées se prêtent fort bien à la dissémination par les oiseaux ou les mammifères. Après ingestion par les animaux, les graines, protégées par un tégument ou un endocarpe dur, traversent souvent sans dommage l'appareil digestif et sont déposées dans les fèces à une distance considérable du lieu d'ingestion. Dans de nombreux cas, les sucs digestifs contribuent même à la germination en amollissant le tégument. En Afrique, le calao est ainsi un agent de dissémination particulièrement efficace des graines de *Maesopsis eminii*. Le processus est parfois si efficace qu'il en devient embarrassant. Dans certains pays, les chèvres en pâture libre mangent les gousses de *Prosopis* et répandent les graines indistinctement sur de vastes étendues; l'excellente faculté germinative de ces graines et l'agressivité dont font preuve les jeunes plants peuvent alors transformer les plantes de ce genre en de redoutables indésirables. L'enfermement des chèvres en enclos et la récolte des graines sous contrôle strict permettent généralement de résoudre le problème. Dans d'autres cas, l'animal mange les fruits, mais rejette les noyaux ou les graines; toutefois, il transporte souvent le fruit à une certaine distance

de l'arbre mère avant de laisser tomber les graines. Les rongeurs détachent les noix ou les graines des arbres et les stockent; beaucoup sont par la suite mangées, mais un certain nombre sont épargnées et peuvent germer.

Si le vent et les animaux sont les principaux agents de dissémination, l'eau contribue couramment à disséminer certaines essences poussant le long des cours d'eau, tout comme la gravité à l'égard des fruits gros et lourds tombant sur des pentes raides

E- Développement et maturation du fruit : contrôle génétique et hormonal du développement :

Le Fruit, en botanique, est l'organe végétal contenant une ou plusieurs graines. Caractéristique des Angiospermes, il succède à la fleur par transformation du pistil. La paroi de l'ovaire forme le péricarpe du fruit et l'ovule donne la graine.

1- Fonction du fruit :

Le fruit favorise la reproduction de l'espèce, en protégeant la ou les graines et en favorisant leur dissémination. La protection des graines en formation se fait contre les animaux (le jeune fruit n'attire pas les animaux) et les contraintes climatiques. Le fruit mûr favorise ensuite la dissémination des graines. Cette dissémination se fera d'une manière spécifique au type de fruit :

- par le biais des animaux pour les fruits en général colorés, sucrés (mûres) ou riche en nutriments (châtaigne),
- par le vent pour les fruits disposant de parachute (pappus ou akène de pissenlit) ou d'une aile (samare d'érable),
- par l'eau pour les fruits flotteurs (noix de coco).

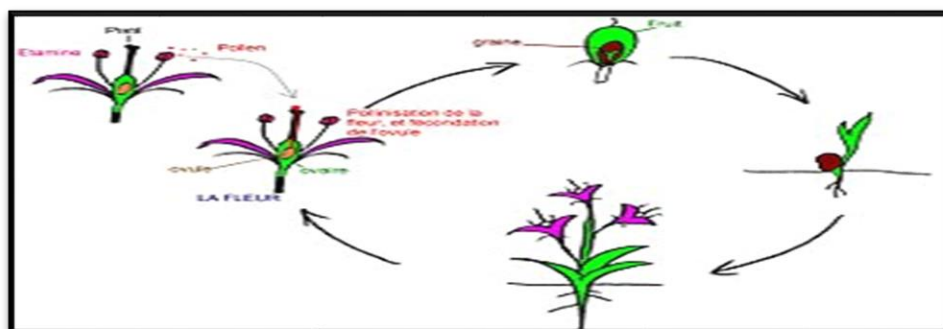


Fig 09 : Le fruit dans le cycle de reproduction.

2- Formation du fruit :

Le fruit se forme à partir de la fleur qui a été pollinisée. Il peut se présenter sous différentes formes : drupe, baie, gousse, capsule, akène, etc.

La formation du fruit résulte de la transformation du pistil après la fécondation, ou parfois sans fécondation (on parle dans ce cas de parthénocarpié). C'est plus précisément la paroi de l'ovaire (partie du pistil qui renferme l'ovule) qui devient la paroi du fruit, appelée péricarpe, entourant les graines. L'épiderme externe de cette paroi devient l'épicarpe, le parenchyme devient le mésocarpe, et l'épiderme interne, l'endocarpe. Selon les transformations de cette paroi, on obtient les différents types de fruits énumérés ci-après.

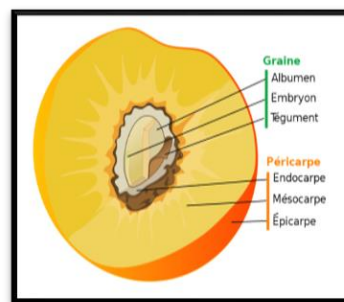


Fig 10 : Structure schématique d'une drupe typique, la pêche, montrant à la fois le fruit et la graine.

Le **péricarpe** est la paroi du fruit issue de la transformation après la fécondation de la paroi de l'ovaire. Pour les faux-fruits, il résulte de la transformation du réceptacle floral.

Le péricarpe est formé de trois couches :

- l'épicarpe, généralement coloré, usuellement nommé la peau ;
- le mésocarpe, qui donne la partie juteuse des fruits charnus ;
- l'endocarpe, parfois lignifié et appelé noyau.

L'**épicarpe** ou **éxocarpe** est en botanique la paroi extérieure d'un fruit.

Il recouvre la couche appelée mésocarpe.

Il est généralement coloré.

Il est usuellement appelé peau ou écorce.

Le **mésocarpe** constitue la partie intermédiaire du fruit communément appelée *pulpe* quand il s'agit de fruits charnus.

Il dérive de la transformation du parenchyme de la paroi de l'ovaire.

Dans le cas particulier des agrumes, la partie externe du mésocarpe, blanche et spongieuse, se nomme albedo.

L'**endocarpe** est le feuillet le plus interne du péricarpe, tissu du fruit entourant la graine. Il permet notamment de différencier une baie d'une drupe parmi les fruits charnus. S'il est sclérifié, il forme un noyau autour de la graine (le fruit sera une drupe), s'il ne l'est pas, la graine sera nommée pépin (le fruit sera une baie).

Ainsi, en botanique, on considérera par exemple que l'avocat contient un pépin et la pêche un noyau.

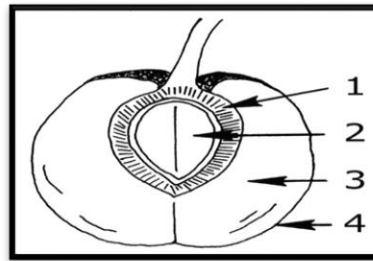


Fig 11 : Section d'un fruit : 1: endocarpe ; 2 : graine ; 3 : mésocarpe ; 4 : épicarpe.

3- Les différents types de fruit :

Tout sur la morphologie, l'anatomie et le développement des différents types de fruits (fruits simples, fruits complexes, fruits secs, fruits multiples, fruits charnus, fruits composés). Le développement des fruits à partir de la fleur ; le rôle des fruits dans la dissémination des graines.

Comme on peut diviser les fruits en deux catégories, climactérique (Un fruit (ou un légume) est dit climactérique si sa maturation est dépendante de l'éthylène¹ (agissant comme hormone végétale), et associée avec une augmentation de la respiration cellulaire de ses tissus.) et non-climactériques, selon qu'ils présentent ou non un pic de respiration et de synthèse d'éthylène au moment de la maturation.

Exemple : Liste des fruits climactériques et non climactériques

Classification	Émission d'éthylène	Fruits
Non climactérique	très basse	agrumes (citron, mandarine, orange, pamplemousse), cerise, fraise, raisin
Non climactérique	basse	ananas, aubergine, framboise, mûres, myrtilles, olive, pastèque, poivron, potiron
Climactérique	modérée	banane, figue, litchi, mangue, tomate
Climactérique	haute	abricot, avocat, brugnion, goyave, kaki, kiwi, mangue, melon, nectarine, paye, pêche, pomme, poire, prune
Climactérique	très haute	fruit de la passion

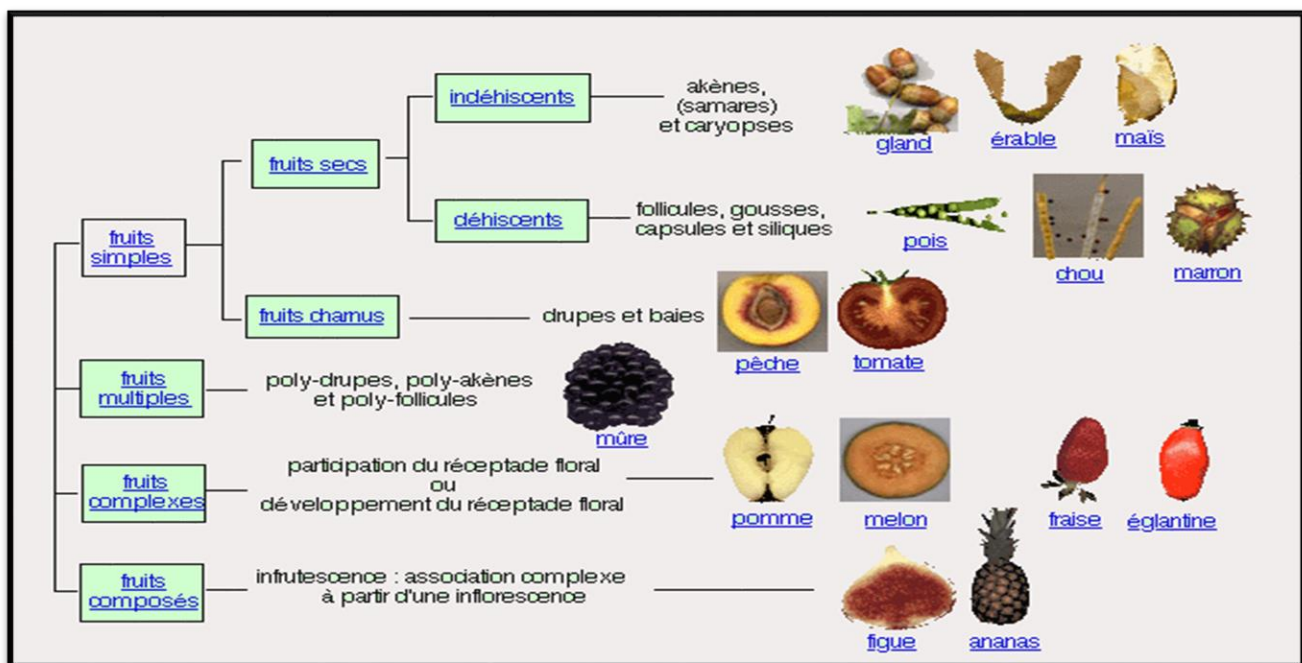


Fig 11 : Les différents types de fruit

4- La maturation du fruit :

La vie des fruits charnus comporte quatre stades repérables, séparant trois périodes : la maturation est comprise entre la période de grande croissance et la sénescence.

La maturation des fruits charnus correspond à une série d'événements biochimiques et structuraux qui rendent le fruit attractif pour le consommateur. Les phénomènes les plus évidents sont liés aux variations de la couleur, de la fermeté, du parfum, et de la saveur des fruits. La banane est un fruit climactérique car il présente un pic de respiration et de synthèse d'éthylène au moment de la maturation.

Les phénomènes biochimiques et physiologiques qui caractérisent la maturation sont très nombreux : accroissement intense de la production d'éthylène, de la respiration et de l'émission organique volatile, hydrolyse de l'amidon et enrichissement en saccharose ; diminution des acides organiques ; synthèse protéique ; synthèse de pigments ; régression des chlorophylles ; solubilisation des composés pectiques ; ...

La maturation constitue une phase de développement génétiquement programmée mettant en œuvre l'expression de gènes spécifiques et modulable par des facteurs extérieurs. La maturation ne peut pas être considérée comme une dégradation progressive du fruit. Les nombreuses synthèses observées montrent que les cellules ont au contraire une vie très active durant cette période. La sénescence du fruit est caractérisée par une chute de l'intensité respiratoire conduisant à la mort.

4-1- Biosynthèse et action de l'éthylène :

L'éthylène est une hormone contrôlant la maturation de nombreux fruits, dont la banane. Les différentes étapes de la biosynthèse de l'hormone sont connues et comprennent la chaîne métabolique suivante :

La première étape correspond à la conversion de la méthionine en S- adénosylméthionine (SAM) par incorporation d'ATP. La SAM ainsi formée est ensuite transformée en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) qui est le précurseur direct de l'éthylène. Les enzymes intervenant dans la chaîne de biosynthèse de l'éthylène chez les plantes sont : l'ACC synthétase et l'ACC oxydase.

Les études sur la régulation de la chaîne de biosynthèse de l'éthylène ont permis de découvrir un certain nombre d'effecteurs capables d'inhiber (-) ou d'activer (+) les enzymes impliquées dans la biosynthèse de l'hormone.

La chaîne de réception et de transduction du signal éthylénique comprend : la fixation de l'éthylène sur un récepteur suivie de phosphorylations successives et d'interactions protéines-protéines aboutissant à l'expression de gènes impliqués dans les processus de développement et en particulier de la maturation des fruits.

4-2- Développement de la compétence à mûrir :

Chez les fruits climactériques, le développement de la compétence à mûrir est intimement lié à la capacité de synthétiser l'éthylène ou de répondre à l'éthylène exogène en termes de déroulement complet du processus de maturation.

L'acquisition de la compétence à répondre à l'éthylène et à synthétiser de l'éthylène de façon autocatalytique ne se produit qu'à partir d'un certain stade de développement de la plante. Ces considérations physiologiques soulignent l'importance de la date de récolte.

On ne connaît pratiquement rien sur les mécanismes impliqués dans l'acquisition de la compétence à mûrir. Une hypothèse couramment admise est celle de la présence d'inhibiteur(s) de maturation. Tant que l'inhibiteur est présent, la formation du complexe éthylène-récepteur serait empêchée, rendant ainsi impossible la réaction de l'éthylène et sa synthèse autocatalytique. La nature chimique de l'inhibiteur est inconnue. Il est possible qu'il s'agisse d'auxines.

4-3- Contrôle de la maturation par la biotechnologie

Un progrès considérable a été réalisé dans la compréhension des mécanismes de la maturation des fruits grâce à la biotechnologie. C'est ainsi que la découverte des gènes de la biosynthèse de l'éthylène et de la réception du signal a permis d'envisager la maîtrise de l'ensemble du processus de maturation de ces fruits par manipulation génétique de l'expression des gènes correspondants. La tomate a été le premier fruit climactérique pour lequel une approche du contrôle de la maturation par transgénèse a été menée. Cette approche a consisté en l'inhibition de la production d'éthylène en appliquant la stratégie des ARN antisens de l'ACC synthétase et de l'ACC oxydase. Les fruits obtenus présentent un

ralentissement plus ou moins important de la maturation qui est réversible par application d'éthylène exogène.

Le melon Cantaloup Charentais est le deuxième fruit ayant fait l'objet de travaux de la biotechnologie en vue de contrôler la maturation.

4-4-Effet des facteurs externes sur la maturation :

- **Effet de la température :** Les basses températures sont appliquées pour prolonger la durée de survie des fruits dans la limite de leur sensibilité à ces températures. Le rôle du froid est de ralentir le métabolisme. Dans certains cas cependant, le passage au froid est indispensable pour assurer l'enclenchement de la maturation. L'effet des températures élevées (35-4°C) appliquées sous forme de chocs thermiques a été étudié au cours de ces dernières années en vue de la désinfection des fruits et de la réduction de la maladie du froid. Pour chaque type de fruit, il est impératif de déterminer la durée et la température ayant des effets bénéfiques sur la maturation et la qualité du fruit.
- **Effet de l'oxygène :** Il existe une corrélation inverse entre l'activité respiratoire et la durée de conservation des fruits de sorte que les faibles taux d'oxygène permettent de prolonger leur durée de survie et de ralentir la maturation. Par ailleurs l'oxygène est un substrat de l'ACC oxydase.
- **Effet du dioxyde de carbone :** Les taux élevés de CO₂ sont considérés comme inhibiteurs de l'action de l'éthylène et par conséquent comme limitant l'induction autocatalytique de l'ACC synthétase. L'un des effets majeurs du CO₂ consiste en une réduction du métabolisme respiratoire.

En conclusion : La maturation des fruits est un ensemble de phénomènes biochimiques, physiologiques et structuraux complexes dont les mécanismes et surtout les modes de régulation sont encore assez mal connus en dépit de progrès considérables réalisés au cours des dernières décennies. En raison de leur intérêt scientifique d'une part, mais aussi économique d'autre part, nul doute que ces connaissances progresseront dans les années à venir et contribueront à toujours garantir aux consommateurs les meilleurs fruits possibles.

5- Contrôle génétique et hormonal du développement

5-1- La morphogénèse végétale et l'établissement du phénotype :

Le phénotype morphologique d'un individu est le résultat des interactions entre l'expression du génotype et son contrôle par l'environnement. L'établissement de ce phénotype met en jeu un ensemble de processus biologiques dont des gènes sont responsables (mitose,

métabolisme cellulaire, action d'hormones, mise en place des structures de l'organisme). Les gènes gouvernent à la fois les grands traits de l'organisation et les détails de la structure, en permettant la synthèse de protéines spécifiques aux diverses échelles qui constituent l'organisme (cellules, tissus, organes, plan d'organisation). L'expression de ces gènes est soumise à des facteurs externes (abiotiques ou biotiques) dont la variabilité s'ajoute à la diversité **allélique** pour aboutir à une diversité phénotypique individuelle. L'étude de la morphogénèse des végétaux permet d'aborder dans un cadre intégré ces différents phénomènes qui contribuent à l'établissement du phénotype. La diversité morphologique des végétaux La morphologie d'un végétal dépend en partie des caractéristiques génétiques de l'espèce. En fonction de leur environnement, des individus d'une même espèce peuvent avoir une morphologie différente. Des réponses morphologiques semblables peuvent être obtenues avec des végétaux d'espèces différentes placés dans un même environnement. La morphogénèse associe la division et la croissance cellulaire au niveau de territoires spécialisés La mitose est localisée dans les méristèmes. Elle permet de produire :

- des cellules qui vont ensuite se différencier et participer à la croissance et à la structuration de l'organisme (feuilles, tiges, racines) ;
- des cellules qui restent indifférenciées et qui vont à leur tour constituer des méristèmes (apical ou axillaire).

* **Limites** : la description détaillée des cellules différenciées, les mécanismes de la différenciation cellulaire et de l'organogénèse, la morphogénèse des feuilles, le contrôle du fonctionnement du méristème et la croissance en épaisseur, ne sont pas au programme.

* **Activités envisageables** : Réalisation d'expériences permettant d'identifier les zones de croissance en longueur. Observation microscopique de méristèmes. Dans la tige, la croissance cellulaire est contrôlée par une hormone : **l'auxine**. La paroi des cellules végétales en extension est essentiellement composée de polysaccharides, dont la cellulose et les hémicelluloses. La pression de turgescence cellulaire et la plasticité pariétale permettent la croissance cellulaire.

L'auxine, facteur de croissance ou hormone végétale, contrôle la croissance cellulaire. Elle est synthétisée par l'apex des tiges. Elle possède une double action : - une action à court terme sur la plasticité pariétale ;

- une action à plus long terme sur l'expression de gènes qui participent aux divers événements du métabolisme nécessaires à la croissance.

* **Limites** : les détails des mécanismes de synthèse et de construction de la paroi (métabolisme de la cellulose, de la construction de la paroi ainsi que la diversité des

molécules qui la composent), les mécanismes détaillés des échanges hydriques et la notion de potentiel hydrique, les mécanismes moléculaires détaillés de l'action de l'auxine sur la paroi, ne sont pas au programme.

* **Activités envisageables** : Réalisation de préparations et (ou) observation de cellules végétales. Mise en évidence de la paroi cellulosique : cellulose, lamelle moyenne. Mise en évidence de la turgescence cellulaire. Obtention et/ ou observation de protoplastes. Étude des expériences historiques de la mise en évidence d'une hormone végétale : l'auxine. Le développement du végétal est influencé par la répartition des hormones en interaction avec les facteurs de l'environnement La répartition inégale de l'auxine dans les tissus, conséquence d'un éclairage anisotrope, permet une croissance orientée. Les ramifications naturelles ou provoquées sont sous la dépendance d'un changement de répartition des hormones dans le végétal qui conduit à un changement de morphologie. **La totipotence** des cellules végétales permet le clonage. Les proportions des différentes hormones (rapport des concentrations d'**auxine** et de **cytokinine**) contrôlent l'organogénèse (tige, racines).

* **Limites** : les mécanismes d'action des **cytokinines** ne sont pas au programme.

* **Activités envisageables** : Réalisation et (ou) analyse d'expériences montrant le rôle de l'auxine sur la croissance différentielle entre les deux faces d'un organe. Réalisation et (ou) analyse d'expériences de clonage de végétaux.

5-2- Le développement post-embryonnaire des Angiospermes :

De la jeune plante à la plante différenciée L'étude est limitée aux Angiospermes. On s'intéresse à la croissance et à la différenciation de la jeune plante issue de la germination.

L'étude de la mise en place des structures végétatives de la tige feuillée et de la racine est conduite en relation avec les travaux pratiques correspondants. Il s'agit de présenter les mécanismes qui accompagnent croissance et développement chez les Angiospermes : **mérisse**, **auxèse**, différenciation.

- Organisation et fonctionnement des apex racinaire et caulinaire. Les caractères cytologiques des cellules méristématiques sont présentés mais le contrôle hormonal du fonctionnement des méristèmes est exclu. On présente les approches génétiques relatives au fonctionnement du méristème apical caulinaire (cas d'*Arabidopsis thaliana*). On souligne la mise en place de méristèmes latéraux, mais les types de ramification et leurs conséquences sur le port du végétal sont hors programme. Le phénomène de dominance apicale n'est que mentionné.

- Grandissement cellulaire et histogénèse. Il s'agit ici de préciser les processus cytologiques et physiologiques du grandissement cellulaire et de la différenciation en se

limitant à l'exemple de l'auxine. L'approche historique de la mise en évidence expérimentale de l'auxine et du phototropisme n'est pas au programme. L'influence des conditions du milieu se limite à l'étude du phototropisme caulinaire et du gravitropisme racinaire.

- Méristèmes secondaires et croissance en épaisseur. La mise en place et le fonctionnement du cambium et du phellogène sont présentés. Cette étude de la croissance en épaisseur complète ainsi celle de la croissance en longueur, abordée dans les deux points précédents.

5-3- Contrôle de l'élongation cellulaire

▪ L'action de l'auxine

La paroi des cellules végétales est principalement composée de polysaccharides (celluloses, pectines, et hémicelluloses) dont l'organisation lui apporte une certaine rigidité. Sous l'action de l'auxine cette structure se modifie, la paroi devient plastique c'est-à-dire déformable de façon irréversible. L'élongation des cellules est alors possible grâce à la pression de turgescence exercée sur la paroi cellulaire par l'eau contenue dans la vacuole. L'auxine agit aussi à long terme sur la croissance des cellules en contrôlant l'expression de certains gènes qui codent pour des enzymes catalysant la synthèse des molécules de la paroi.

▪ L'influence de la lumière : le phototropisme

L'éclairement interagit avec l'auxine et induit une croissance orientée du végétal. L'auxine se répartit préférentiellement sur la face non éclairée du végétal. L'élongation des cellules y est stimulée entraînant une courbure du végétal vers la lumière.

5-4- Contrôle de l'organogénèse

L'auxine n'agit pas seule sur le développement du végétal. L'organogénèse est déterminée par le rapport des concentrations en auxine et en cytokinine, une autre hormone. On parle de balance hormonale.

▪ Au sein de la plante :

L'auxine est répartie selon un gradient basipète : sa concentration décroît de l'extrémité (apex) de la tige à la base du végétal. La forte concentration d'auxine au niveau du bourgeon terminal (ou apical) inhibe le développement des bourgeons dits axillaires, sous jacents. C'est la dominance apicale. Plus les bourgeons sont éloignés du sommet de la plante et plus ils peuvent se développer : des ramifications apparaissent sur la tige.

- **En culture *in vitro* :**

Grâce à la propriété de totipotence des cellules végétales, il est possible d'orienter l'organogenèse en jouant sur la balance hormonale. Une forte concentration d'auxine par rapport à celle de cytokinine stimule la formation de racines ou rhizogenèse tandis qu'un rapport faible entraîne au contraire la caulogenèse c'est-à-dire la formation de tiges.

F. Stratégies de la pollinisation:

1- La polinisation par les animaux ou Zoogamie :

90 % des plantes à fleurs sont pollinisées par des animaux, principalement des insectes⁶, les espèces végétales ayant développé des organes floraux parfois extrêmement complexes afin d'attirer les pollinisateurs. Si de nombreuses plantes présentent des mécanismes de reproduction végétative, ceux-ci ne sont généralement pas suffisants pour assurer la pérennité de l'espèce dans le long terme⁶. Il apparaît dès lors que le maintien des interactions existantes entre les plantes et leurs animaux pollinisateurs, soit crucial pour la conservation de nombreuses Angiospermes.

1-1- Entomogamie ou Entomophilie :

Caractéristique d'une plante qui se fait polliniser par l'intermédiaire d'un insecte. 90 % des espèces d'Angiospermes utilisent ce type de pollinisation entomophile.

En explorant les fleurs à la recherche de nectar, les insectes (entre autres les abeilles, les papillons, les diptères ou certains coléoptères) se frottent aux étamines, récoltant involontairement des grains de pollen (jusqu'à 100 000) qu'ils abandonneront par la suite dans une autre fleur. Chaque insecte est souvent spécialisé pour récolter le pollen d'une ou de quelques espèces en particulier, ainsi le pollen bénéficie souvent d'un transport ciblé jusqu'à une autre fleur de la même espèce.

Les fleurs entomophiles ont souvent des couleurs vives pour se faire mieux repérer des insectes pollinisateurs.

En fait, les insectes tels que les abeilles ont une vision trichromatique et sont sensibles au jaune, au bleu et à l'ultraviolet (mais pas au rouge, le coquelicot rouge leur paraissant noir). La vision dans l'ultraviolet leur permet de repérer des lignes qui convergent des pétales vers le cœur de la fleur et ainsi de mieux localiser les zones riches en nectar.



Fig 12 :Entomogamie ou Entomophile

1-2- Ornithogamie ou Ornithophilie :

Caractéristique d'une pollinisation par l'intermédiaire d'oiseaux. Les oiseaux au long bec pointu tels les oiseaux-mouches ou les souïmangas sont aussi d'importants visiteurs des fleurs. Lorsque leur long bec effilé plonge au fond de la corolle afin d'y puiser le nectar, leur tête se frotte aux étamines et, inmanquablement, le pollen adhère à leurs plumes. Les fleurs ornithophiles sont souvent roses ou rouges, les couleurs que les oiseaux perçoivent le mieux. Les oiseaux visitent les plantes à fleurs au moins depuis 47 millions d'années. Du pollen fossile a été retrouvé dans l'estomac d'oiseaux provenant du site fossilifère de Messel.



Fig 13 : Ornithogamie ou Ornithophile

1-3- Chiroptérogamie ou Chiroptérophilie

Caractéristique d'une pollinisation par l'intermédiaire de chauves-souris. L'importance de la pollinisation par les chauves-souris (écrite chiroptérogamie, cheiroptérogamie, chiroptérophilie ou cheiroptérophilie) est beaucoup plus importante qu'elle n'y paraît. Leur grande diversité, les niches écologiques variées et leur abondance en sont la principale cause. Dans les régions tropicales de l'Amérique, les chauves-souris du genre *Carollia* vivant sous la canopée contribuent à la dispersion des graines épiphytes, alors que les déjections des chauves-souris du genre *Artibeus* survolant la cime des arbres se dispersent au sol. Ainsi, les chauves-souris assurent la dispersion des graines et du pollen et la conservation de la diversité

végétale. Par exemple, 60 % des espèces visitées par les glossophaginées sont butinées exclusivement par ce groupe de chauve-souris.



Fig 14 : Chiroptérogamie ou Chiroptérophilie

2- Pollinisation par le vent : Anémogamie

La méthode la plus simple, mais la moins efficace, consiste à produire des quantités massives de pollen afin que le vent les transporte à bon port. La plante dépense ainsi beaucoup d'énergie à produire du pollen ; en revanche, elle n'a pas besoin de façonner des structures complexes pour attirer des pollinisateurs comme des fleurs colorées, du nectar ou des parfums odorants. Environ 10 % des espèces s'en remettent au vent pour assurer leur pollinisation, parmi lesquelles figurent les graminées (l'un des principaux responsables du rhume des foins) et la plupart des gymnospermes. Dans ce type de pollinisation, le pollen peut aussi être plus léger ou avoir des ballonnets d'air. Aussi les stigmates tels celui du chêne, du saule, du pin réceptionnent facilement le pollen par un stigmate long et plumeux.

Cette reproduction à l'inverse de l'entomophile (pollinisation par les insectes) peut avoir un effet allergisant. En effet, dans le cadre d'une pollinisation effectuée par le vent, le pollen transporté dans l'air peut irriter les yeux ou encore le nez des individus³³.

3- Pollinisation par l'eau : Hydrogamie ou hydrophylie

Quelques rares espèces de plantes aquatiques dispersent leur pollen dans l'eau. Leur pollen est de forme très allongée, ce qui permet aux courants de le transporter d'une plante à l'autre (espèces marines et espèces lacustres).

4- Autogamie et Allogamie :

La pollinisation peut être de type **allogame** (l'ovule est fécondé par du pollen en provenance d'une autre plante) ou **autogame** (le pollen féconde les organes femelles d'une même fleur ou d'autres fleurs d'une même plante).

La plupart des plantes à fleurs étant hermaphrodites, on pourrait penser que l'autogamie est pour elles la solution de reproduction la plus simple. Pourtant, dans bien des

cas, elles font tout pour échapper à ce type de pollinisation, qui assure certes la continuation et la stabilité de l'espèce, mais au prix d'un appauvrissement comparable à l'endogamie chez les humains. On pense en particulier que les plantes autogames seraient incapables de s'adapter à des conditions nouvelles, créées notamment par des modifications climatiques. La stratégie allogame peut prendre des formes très variées. On notera cependant que de nombreuses fleurs, pour des raisons de sécurité, pratiquent à la fois l'allogamie et l'autogamie, tandis que d'autres, apparemment de plus en plus nombreuses, sont exclusivement autogames.

Comment faire pour qu'un ovule ne soit pas fécondé par son propre pollen ? Les plantes utilisent pour cela des moyens très divers, parfois complémentaires (on ne citera pas ici les plantes dioïques, pour lesquelles le problème est forcément résolu puisque les fleurs mâles et femelles ne sont pas sur le même individu) :

*** L'Auto-incompatibilité :**

C'est le cas le plus fréquent, rencontré chez la moitié des angiospermes chez qui on a recherché ce trait. Ce phénomène physiologique dirigé par un système génétique survient lorsqu'un grain de pollen partage un ou plusieurs allèles communs avec la fleur sur le stigmate de laquelle il a été déposé. Un mécanisme permettant d'éviter la fécondation se met alors en place : soit le grain de pollen ne germe pas (il n'est pas hydraté par le style), soit il produit un tube pollinique qui n'atteindra jamais l'ovule (formation de bouchon de callose bloquant la progression de celui-ci).

On distingue actuellement 3 types d'auto-incompatibilité :

***Gamétophytique :**

Le pollen porte un seul allèle, celui porté par son génome,

***Sporophytique :**

Le pollen porte les deux - ou plus - allèles portés par le père,

Cependant il existe des relations de dominance entre les allèles d'une même espèce :

***Auto-incompatibilité post-zygotique :**

Qui regroupe tous les mécanismes conduisant à la mort systématique des embryons issus d'auto-fécondations ou de fécondations entre apparentés (Est-ce uniquement l'observation de l'expression de la dépression de consanguinité ou bien de réels mécanismes génétiques ?).

***La Dichogamie (disjonction des sexes dans le temps) :** Les organes sexuels mâles et femelles ne sont pas fonctionnels en même temps. En général, ce sont les organes mâles qui mûrissent avant les organes femelles, phénomène appelé *protandrie*. Le phénomène est facilement visible sur les géraniums, dont les stigmates se développent alors que les étamines ont déjà disparu. Le phénomène inverse est appelé *protogynie* (hellébore, magnolia).

***L'Herkogamie (disjonction des sexes dans l'espace) :** Les organes mâles et femelles sont disposés de telle façon que l'insecte ne peut atteindre en même temps les anthères et les stigmates.

***L'Hétérostylie :** Les fleurs, toutes hermaphrodites, présentent des formes diverses imposant le croisement. C'est notamment le cas de la primevère commune (*Primula vulgaris*), dont certaines fleurs ont un long style et de courtes étamines, tandis que d'autres ont au contraire un style court et de longues étamines.

G. Systèmes de reproduction et contrôle génétique :

1. Incompatibilités polliniques (contrôle génétique et moléculaire)

Chez beaucoup de plantes qui pourraient, morphologiquement, réaliser au hasard l'autofécondation ou la fécondation croisée, des systèmes d'incompatibilité génétique permettent de favoriser ou même de rendre obligatoire la fécondation croisée. Ces systèmes se situent au niveau de la germination ou du développement du grain de pollen sur le stigmate. Ces systèmes font appel à des gènes d'incompatibilité (S) existant sous forme de nombreux allèles (S1, S2, S3, ..., Sx). Ils peuvent être classés en deux processus : l'auto-incompatibilité **gamétophytique** et l'auto-incompatibilité **sporophytique**.

a. Systèmes Sporophytiques

Auto-incompatibilité sporophytique : Les plantes hétérozygotes disposent pour le gène S de deux allèles. Le pollen, gamétophyte mâle haploïde, ne contient qu'un de ces allèles. Mais une partie des composants de sa paroi a été synthétisée par les cellules nourricières du pollen (le tapis) au cours de sa formation. Ces cellules étaient diploïdes et contenaient donc les deux allèles. Si l'un des deux allèles de la plante diploïde qui a généré le pollen est le même que l'un des deux allèles de l'ovaire (diploïde), le développement du tube pollinique sera bloqué et la fécondation ne pourra avoir lieu. Dans ce cas, l'autofécondation est impossible. Seule la fécondation entre deux plantes éloignées disposant d'allèles différents est possible. Le schéma ci-dessous montre un cas dans lequel un allèle diffère.

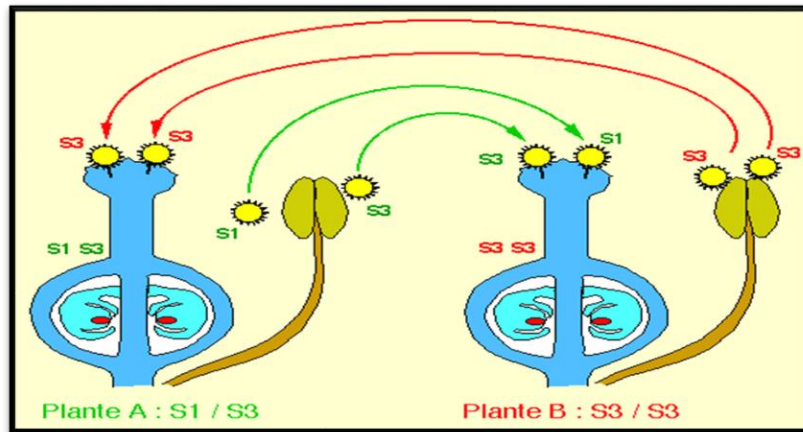


FIG 15 : Auto-incompatibilité sporophytique

Explication de la figure : La plante A (S1/S3) produit des grains de pollen S1 ou S3 qui contiennent dans leur paroi des produits synthétisés par le tapis diploïde et correspondant aux deux allèles S1 et S3. Aucun grain de pollen ne peut germer sur la plante B (S3/S3) car tous contiennent des produits d'origine S3. Il en est de même pour le croisement inverse.

b. Systèmes Gamétophytiques:

Auto-incompatibilité gamétophytique : Les plantes hétérozygotes diploïdes disposent pour le gène S de deux allèles. Le pollen, gaméphyte mâle haploïde, ne contient qu'un de ces allèles. Si l'allèle du pollen est le même que l'un des deux allèles de l'ovaire (diploïde) de l'organe femelle, le développement du tube pollinique sera bloqué et la fécondation ne pourra avoir lieu. Dans ce cas, l'autofécondation est impossible. Seule la fécondation entre deux plantes éloignées disposant d'allèles différents est possible. Le schéma ci-dessous montre un cas dans lequel un allèle diffère entre les deux plantes.

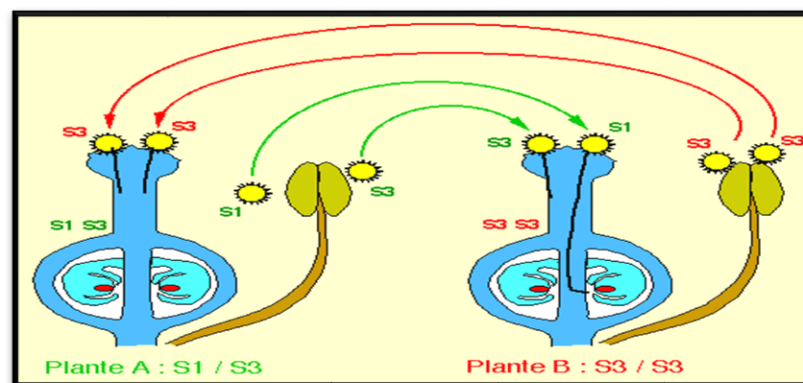


Fig 16: Auto-incompatibilité gamétophytique :

Explicatio de la figure : La plante A (S1/S3) produit des grains de pollen S1 ou S3. Seul le pollen S1 pourra germer puis féconder la plante B (S3/S3). En revanche, la plante B (S3/S3) ne produit que des grains de pollen S3. Ils ne pourront germer sur la plante A (S1/S3) car l'ovaire diploïde contient l'allèle S3.

2. Stérilités mâles et interactions nucléo cytoplasmiques :

On parle de **stérilité mâle** à propos de plantes incapables de se reproduire par autopolinisation, du fait d'une stérilité des éléments mâles des fleurs.

La stérilité-mâle est utilisée par les sélectionneurs pour produire des variétés hybrides chez des espèces cultivées autogames (le blé, par exemple) ou allogames (carotte, chicorée, choux et colza, fenouil, oignon, poireau, radis, etc.). Ceci permet d'obtenir l'effet de vigueur des hybrides F1 ou hétérosis pour des variétés F1.

Le pollen peut ne pas être fonctionnel, ou il peut y avoir des anomalies structurelles des organes de reproduction mâles (par exemple : anomalie au niveau du tapis nourricier (tapetum) des anthères).

Le caractère mâle stérile existe naturellement chez certains individus de nombreuses espèces végétales sauvages ou cultivées (betterave, carotte, fenouil, maïs, oignon, etc.). Ces individus ne peuvent assurer leur descendance s'ils vivent seuls. S'ils vivent au sein d'une population et s'ils n'appartiennent pas à une espèce strictement autogame, ils peuvent être fécondés par des individus normaux (mâles fertiles) et assurer ainsi leur descendance.

2-1- Mainteneur de stérilité (Restaurateur de la fertilité):

Le parent qui maintient la stérilité est appelé mainteneur de stérilité. Cependant, certaines plantes, croisées avec une lignée mâle-stérile, donnent une descendance homogène mâle-fertile. Ces plantes sont dites restauratrices de fertilité. Chez les espèces cultivées pour leur graine (colza, tournesol), le sélectionneur est obligé d'utiliser une lignée restauratrice de fertilité pour que la descendance de l'hybride F1 ne soit pas stérile et qu'elle puisse produire des graines dans le champ de l'agriculteur. Chez les espèces cultivées pour leurs feuilles ou leur racine, le sélectionneur n'est pas obligé d'utiliser une lignée restauratrice de fertilité. En général, il ne l'utilise pas.

2-2- Stérilité mâle cytoplasmique ou CMS :

Le phénotype mâle-stérile est transmis par la mère de manière homogène. La mitochondrie joue un rôle essentiel dans cette stérilité.

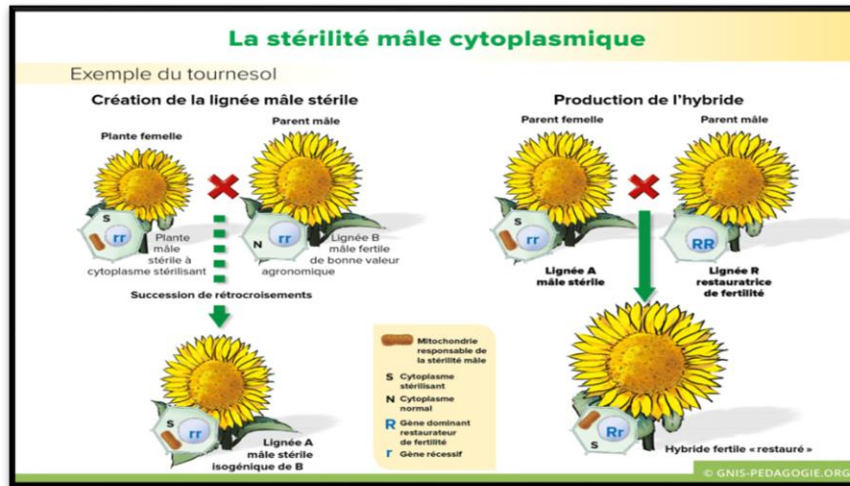


FIG 17 : Stérilité male cytoplasmique ou CMS

2-3- Stérilité mâle nucléaire :

Lorsque la stérilité est d'origine génique,

- soit elle est sous la dépendance d'un gène récessif, le gène dominant est alors le restaurateur,
- soit elle est sous la dépendance d'un gène dominant et il n'y a pas de restaurateur.

2-4- L'hybridation est la fécondation croisée de l'ovule d'une plante par du pollen d'une autre plante de la même espèce :

a- Naturelle pour les plantes allogames :

Les plantes allogames privilégient la fécondation croisée. Elle a lieu pour les plantes qui ont des pieds mâles et femelles séparés, ce sont des espèces dioïques, comme l'asperge. La dissémination du pollen est réalisée par le vent et les insectes.

Chez certaines espèces dites monoïques comme le maïs, les fleurs mâles et femelles sont séparées, mais présentes sur un même pied. La fécondation croisée est favorisée car les organes mâles et femelles d'une même plante ne viennent pas à maturité en même temps.

Enfin, pour des espèces où les fleurs sont bisexuées, il peut exister des barrières physiologiques ou physiques à l'autofécondation (luzerne, orchidées, primevère), imposant là encore la fécondation croisée.

b- Provoquée par le sélectionneur pour les plantes autogames :

Le sélectionneur, lorsqu'il croise deux plantes pour associer des caractères intéressants, réalise une fécondation croisée ou hybridation.

Dans le cas du blé par exemple, les deux géniteurs étant choisis, le sélectionneur va castrer manuellement les fleurs d'un épi, c'est-à-dire retirer toutes les étamines contenant le pollen. Cette plante constituera la plante femelle. Il récupère ensuite le pollen de l'autre parent, qu'il dépose sur le stigmate de l'épi castré.

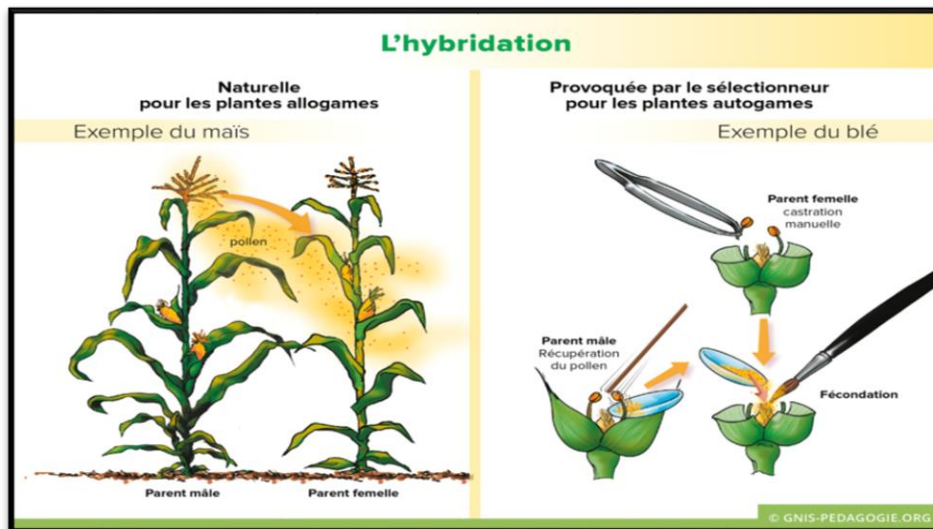


Fig 18 : L'hybridation

H. Apomixie:

1- Definition:

En botanique, l'**apomixie** (du grec *apo*, « à l'écart » et *mixis*, « mélange ») ou **apogamie** (du grec *apo*, « à l'écart » et *gamos*, « union »), est une forme de multiplication asexuée, sans fécondation ni méiose, qui fait intervenir la graine sans qu'il y ait union entre gamètes mâles et femelles. La pollinisation ne conduit pas à la formation d'une graine contenant un embryon hybride, mais stimule le développement de l'une des cellules diploïdes de l'ovule qui reproduit ainsi le génotype strictement maternel. L'apomixie est un type particulier de parthénogenèse.

La méiose modifiée crée des graines génétiquement identiques à la plante mère. Bien que les avantages évolutifs liés à la reproduction soient perdus (élimination des mutations délétères, brassage génétique augmentant le potentiel adaptatif), l'apomixie transmet des

mutations somatiques, permettant ainsi une forme d'évolution. Elle favorise aussi la colonisation de nouveaux milieux assez loin de la plante mère grâce à la propagation des graines.

Les plantes apomictiques sont génétiquement identiques d'une génération à l'autre, certaines lignées ont les caractères d'une espèce à part entière et maintiennent des différences phénotypiques avec leurs congénères apomictes, tout en ayant entre elles des différences plus minimales que celles existantes entre les espèces de la plupart des genres. Les apomictes sont donc souvent appelés **micro-espèces**.

Dans certains genres, il est possible d'identifier et de nommer des centaines voire des milliers de micro-espèces, qui peuvent être regroupées sous le nom d'**espèces agrégées**, généralement répertoriées dans les flores sous la convention « *Genre espèce agg.* » (par exemple : la ronce commune, *Rubus fruticosus agg.*).

2- Exemples :

On peut trouver de bons exemples de plantes apomictiques dans les genres suivants : le mil, la potentille, le cotonneaster, l'aubépine, *Sorbus* (Sorbier des oiseleurs et Alisier blanc), *Rubus* (ronces ou mûres), *Hieracium* et les pissenlits du genre *Taraxacum*. Certains pommiers comme *Malus hupehensis* sont apomictiques.

Certains agrumes sont aussi capables d'apomixie. On peut parler aussi, dans ce cas au moins, d'automixie; et cela a des applications en agronomie, en permettant de fixer des caractères génétiques intéressants et en supprimant toute variabilité génétique de ces caractères. Sur ce genre *Citrus*, on fait référence aussi à de l'Agamospermie, on constate par exemple une polyembryonisation, dans laquelle on peut trouver plusieurs embryons par graine, certains sexuels, d'autres asexuels. Un exemple d'**apomixie mâle** a été récemment découvert chez le Cyprès du Tassili, *Cupressus dupreziana*, où les graines sont dérivées entièrement du pollen sans contribution génétique du « parent » femelle.

3- Le mystérieux sexe des fleurs :

En identifiant le mécanisme génétique qui détermine le sexe des fleurs du melon et du concombre, Abdelhafid Bendahmane et son équipe ouvrent de nouvelles perspectives d'amélioration des plantes. De nombreuses applications en agronomie existent déjà. Le lundi 13 février 2017

Chez les plantes à fleurs, le sexe n'est pas à traiter à la légère. Agriculteurs et jardiniers le savent : pour qu'un noisetier femelle produise des noisettes, il faut planter au moins un plant mâle (non productif) dans le voisinage. Le pommier, en revanche, est hermaphrodite, mais pas autofécondable : il vous faudra donc deux pommiers voisins (mais cette fois-ci identiques) pour que chacun d'entre eux vous procure une bonne récolte. D'autres, comme le melon, présentent sur le même plant des fleurs strictement mâles et des fleurs strictement femelles. Jusqu'ici, on n'avait pas la moindre idée des mécanismes génétiques attribuant tel ou tel sexe aux fleurs.

C'est donc un terrain quasi inexploré qu'Abdelhafid Bendahmane et son équipe de l'Institut des sciences des plantes à Saclay ont commencé à prospecter. Après des années d'études et de croisements de différents mutants du concombre et du melon, ils ont identifié trois gènes qui déterminent la formation du sexe chez ces plantes. Leurs travaux font déjà l'objet de nombreuses applications agronomiques, un domaine où la question de la sexualité des plantes, qui conditionne leur fécondation, est cruciale.

En 2008, l'équipe identifie un premier gène, qu'elle baptise M (pour monoécie (*)). M bloque en effet le développement des étamines et conduit à des fleurs femelles. En 2009, c'est le tour du gène G (pour gynécie), qui, lui, empêche le développement du pistil et conduit à la formation de fleurs mâles. Reste à comprendre comment les sexes sont répartis sur le plant : il doit exister un mécanisme qui décide que, dans les fleurs mâles, G s'exprime et pas M, et que, dans les fleurs femelles, M s'exprime et pas G.

Pour identifier (et localiser) le mécanisme qui permet la cohabitation des sexes, l'équipe se penche sur une variété de concombre où elle est absente : il existe en effet des plants de concombre entièrement mâles. Qu'est-ce qui les différencie des plants monoïques ? La méthode du clonage positionnel pointe un gène atrophié chez les concombres mâles : le gène A (pour androécie). Il s'agit d'un gène impliqué dans la synthèse de l'éthylène, un gaz qui sert par exemple à faire mûrir les fruits cueillis verts. Serait-ce lui, le responsable de la cohabitation des sexes ?

- **Influence de l'environnement**

Pour le vérifier, l'équipe mute ce gène chez des plants de melon et obtient, effectivement, des melons portant uniquement des fleurs mâles. Plus fort : s'ils mettent le plant mâle en contact avec de l'éthylène au moment de la formation des fleurs, ils provoquent la formation de fleurs femelles. Enfin, les scientifiques observent que, chez les melons monoïques, le gène A s'exprime effectivement sur les branches latérales (où poussent les fleurs femelles), mais pas sur la tige principale (où poussent les fleurs mâles). L'expression de A serait donc bien dépendante de l'environnement, et déterminerait la fabrication d'éthylène, responsable de la féminisation des fleurs.

Restait à comprendre les relations troubles entre ces trois gènes A, G et M. En effectuant plusieurs types de mutations, les généticiens observent que M ne s'exprime que si G ne s'exprime pas, et que G ne s'exprime que si A ne s'exprime pas. « *En fait, ces trois gènes constituent une chaîne. A inhibe G, et G inhibe M* », explique Abdelhafid Bendahmane. A est sous l'influence de l'environnement. S'il s'exprime dans un plant possédant les deux gènes G et M, il bloque l'action de G. G empêchant la formation de pistil et inhibant l'action anti-étamine de M, on obtient une fleur avec pistil et sans étamines : une fleur femelle. Si A ne s'exprime pas, alors G s'exprime et empêche M de s'exprimer : on obtient des fleurs mâles. « *Ce que nous avons mis en évidence, souligne Abdelhafid Bendahmane, c'est un mécanisme finalement assez simple de détermination sexuelle reposant sur seulement trois gènes.* »



Fig 18 : Chez les fleurs de melon, la détermination sexuelle repose sur trois gènes : G, M et A. Dans les fleurs mâles, G s'est exprimé et a inhibé M. Pour les fleurs femelles, c'est l'inverse : M a pu s'exprimer parce que A a inhibé G. Chez les fleurs hermaphrodites, le gène A a subi une mutation entraînant le développement d'organe mâle dans les fleurs femelles. © DR / La Recherche

Au-delà de ces considérations théoriques, la découverte ouvre d'énormes possibilités en agronomie. En témoignent les trois brevets qui ont déjà été déposés par l'équipe : ils proposent des méthodes pour produire différentes formes sexuelles de cucurbitacées et ainsi améliorer la production de semences ou créer des espèces plus productives. *«La mutation du gène G conduit par exemple à la production de plantes complètement femelles. La mutation du gène A donne des plantes complètement mâles. Ces plantes peuvent être utilisées pour faciliter la production des semences hybrides»*, indique Abdelhafid Bendahmane. Ces semences, dites F1, sont obtenues en croisant des variétés d'intérêts complémentaires, par exemple une variété résistante contre une maladie et une autre à haut rendement. Disposer de plantes mâles d'une variété et d'une plante femelle de l'autre variété permet d'être certain que les semences obtenues sont des croisements de ces deux variétés, et non pas issues de possibles autofécondations.

BON COURAGE