Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 3. Reproduction des individus et pérennité des populations
>> Cours <<

Chapitre 14

La reproduction des Embryophytes : l'exemple des Angiospermes

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
3.1 Reproduction des animaux et végétaux	
La reproduction sexuée des organismes s'inscrit dans un cycle de développement	- décrire les cycles de développement d'un Embryophyte et d'un Métazoaire - placer les phases haploïde et diploïde sur ces deux cycles - identifier les étapes de changement de phase (méiose et fécondation) sur ces cycles - positionner les étapes de formation des gamètes (des spores et des gamétophytes), à la fois dans l'organisme et dans le cycle de développement
Reproduction sexuée des Embryophytes Chez les Angiospermes, la pollinisation permet le rapprochement des cellules impliquées dans une double fécondation.	- décrire l'organisation de la fleur des Angiospermes et des gamétophytes en tant que structures reproductrices (un exemple) - identifier différents types de pollinisation et les caractères des fleurs et des grains de pollen associés
Après tri des tubes polliniques, la double fécondation conduit à l'évolution du sac embryonnaire en embryon, de l'ovule en graine et de la fleur en fruit.	- faire le lien entre les systèmes d'auto-incompatibilité et le brassage génétique lié à la reproduction sexuée **Lien** : 3.2 (chapitre 16. Aspects génétiques et chromosomiques de la reproduction) - exposer les modalités de la double fécondation - décrire les devenirs du sac embryonnaire fécondé, de l'ovule et de la fleur, sans connaître les mécanismes de ces évolutions - identifier les caractéristiques des fruits en lien avec les modalités de la dissémination - montrer que les modalités de reproduction sexuée des Angiospermes sont liées à leur mode et milieu de vie **Limites** : Les détails moléculaires des systèmes d'autoincompatibilité ne sont pas attendus.
Multiplication végétative naturelle chez les Angiospermes Certains organismes peuvent réaliser une reproduction asexuée.	- décrire quelques exemples de multiplication végétative chez les Angiospermes. - discuter l'intérêt cultural de la multiplication végétative.

Introduction

Les **Embryophytes (= Cormophytes = Archégoniates = Plantes terrestres)** correspondent à l'ensemble des ***Plantes terrestres caractérisées par un appareil végétatif différencié de type cormus (tige feuillée, avec au moins des feuilles rudimentaires)***.

Voir TP 5.3. Biologie et phylogénie des organismes photosynthétiques

Au sein des **Cormophytes**, l'embranchement des **Angiospermes** constituent un ***groupe diversifié rassemblant 250 000 à 300 000 espèces*** (selon les auteurs) ***caractérisées par la fleur, le fruit qui en découle et divers caractères*** abordés dans le TP 5.4. qu'il convient de revoir et maîtriser.

Chez les Angiospermes, on peut noter que le **cycle de vie** est **haplodiplophasique** : ***une génération diploïde (sporophyte), ici dominante, coexiste avec une génération haploïde (gamétophyte)***. Ce sont des **organismes fixés** dont la **reproduction sexuée** est permise par le **déplacement passif** du ***gamétophyte mâle*** (**grain de pollen**) qui est déposé sur le stigmate : ***sa germination permet ensuite la fécondation du gamétophyte femelle (sac embryonnaire)*** situé dans l'**ovule**, lui-même situé dans un **ovaire** ; c'est la **siphonogamie**. La **graine** qui ***dérive de l'ovule*** (***l'ovaire donnant*** le **fruit**) permettra la ***dissémination de l'espèce*** et subira une **germination** (= ***libération et début de croissance d'une jeune plantule***).

À côté de cette **reproduction sexuée**, on notera l'existence d'une **reproduction asexuée**, c'est-à-dire une ***reproduction obtenue sans fécondation à partir d'un individu parental unique***.

Comment les Angiospermes parviennent-elles à produire une descendance, tant par reproduction asexuée que par reproduction sexuée ?

I. Les modalités de la reproduction sexuée

A. Une reproduction qui s'inscrit dans un cycle de développement digénétique haplodiplophasique

Capacités exigibles	✓ **Décrire** les cycles de développement d'un[e] Embryophyte ✓ **Placer** les phases haploïde et diploïde sur [ce cycle] ✓ **Identifier** les étapes de changement de phase (méiose et fécondation) sur [ce cycle] ✓ **Positionner** les étapes de formation des gamètes (des spores et des gamétophytes), à la fois dans l'organisme et dans le cycle de développement

Le vocabulaire des cycles vitaux

➢ **Cycle de vie** = **cycle biotique** = **cycle biologique** = **cycle vital** = **cycle de reproduction** = **cycle de développement** = ***ensemble cyclique du déroulement de la vie d'un organisme eucaryote impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation***.

➢ **Phase** : ***épisode chromosomique associé à un cycle de reproduction, pouvant être haploïde (haplophase) ou diploïde (diplophase)***.

>> ***Si la méiose est immédiatement suivie de la fécondation (sans mitoses)*** : **cycle diplophasique** (ou **diplobiontique**, ou **diploïde**). Cas des Métazoaires.

>> ***Si la fécondation est immédiatement suivie d'une méiose (le zygote la subit immédiatement)*** : **cycle haplophasique** (ou **haplobiontique**, ou **haploïde**). Cas de nombreux 'champignons'.

>> **La plupart des cycles végétaux sont haplodiplophasiques (haplodiplobiontiques)**. Cas de nombreuses 'algues' et des Embryophytes, dont les Angiospermes.

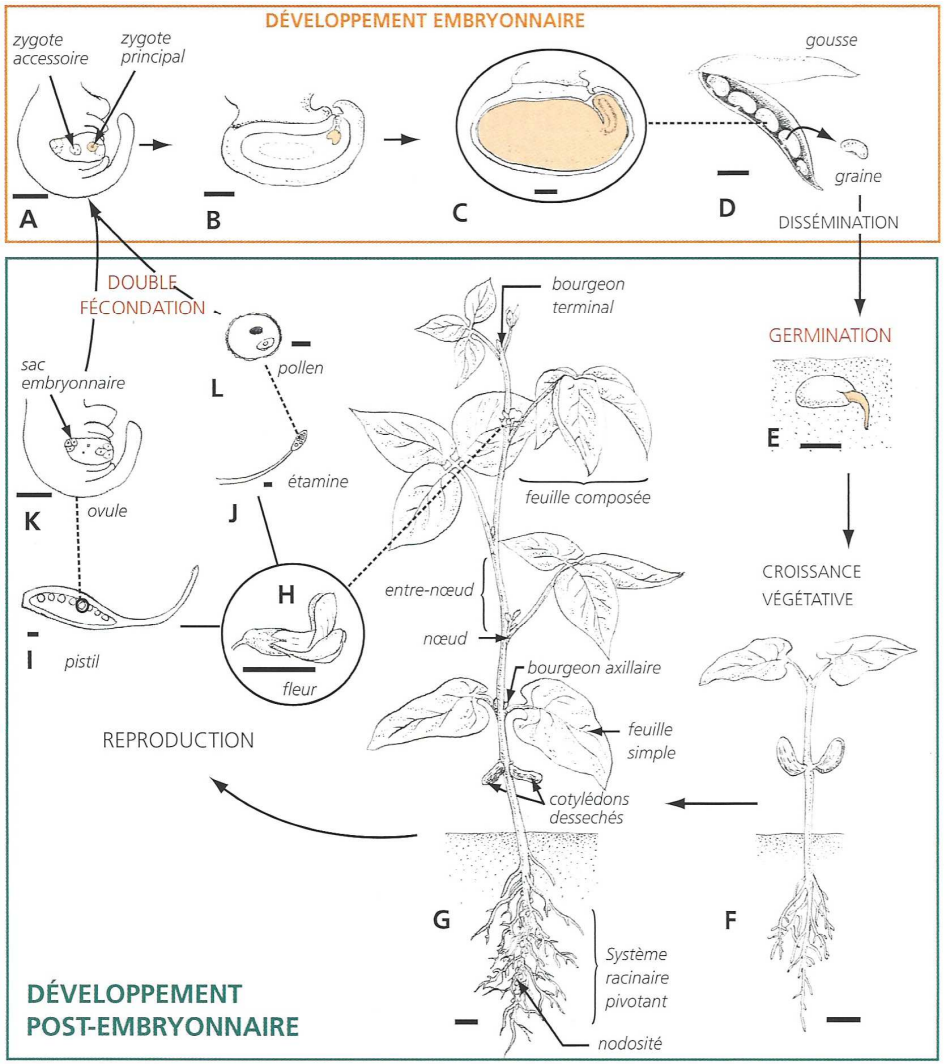
➢ **Génération** : ***étape du cycle vital comprenant au moins une mitose (développement végétatif)***.
Une génération va du zygote ou d'une spore jusqu'à la production de gamètes ou de spores après un épisode végétatif plus ou moins long (pas de génération si fécondation juste après méiose, ou si méiose juste après fécondation).
Si ***1 génération dans le cycle*** : **cycle monogénétique** [cas des Métazoaires]
Si ***2 générations*** : **cycle digénétique** [cas de nombreuses 'plantes' dont les Angiospermes]
Si ***3 générations*** : **cycle trigénétique**.

➢ **Spore** = ***cellule généralement haploïde dont les divisions cellulaires (mitoses) produisent généralement un gamétophyte***. Ce **gamétophyte** est une ***génération haploïde qui produit des gamètes***.

➢ **Gamète** : ***cellule haploïde qui subit la fécondation***. Après fécondation, il y a obtention d'un **zygote** qui subit des **mitoses** et donne le **sporophyte *diploïde***. Nous allons voir que, chez les Angiospermes, la situation est un peu particulière parce qu'il y a **double fécondation**.

NB Chez les Angiospermes (comme chez des nombreux végétaux), ***les cellules obtenues après méiose ne sont pas des gamètes*** : ce sont des « **spores** » (**macrospore** pour la spore femelle, **microspore** pour la spore mâle). En subissant des **mitoses à l'état haploïde** (n > n), elles génèrent un **gamétophyte** (gamétophyte femelle : **sac embryonnaire** ; gamétophyte mâle : **grain de pollen**). Notons que la génération gamétophytique est assez réduite chez les Angiospermes.

- Le **cycle des Angiospermes** (figures 1-3) est :
  - **Digénétique** : il ***comprend deux générations***.
  - **Haplodiplophasique** : ***une génération est diploïde et l'autre est haploïde***.



développement du haricot (*Phaseolus vulgaris*, Fabacées)
A-D. développement embryonnaire. **A-C.** sections longitudinales. **A.** ovule juste après la fécondation. **B.** embryon au stade torpille en orange, albumen en gris. **C.** graine mûre exalbuminée. **D.** dissémination des graines mûres à l'ouverture du fruit. **E-L.** développement post-embryonnaire. **E.** sortie de la radicule au cours de la germination. **F-G.** croissance végétative jusqu'au stade adulte. **H-L.** phase reproductrice (cf. figure 5-17). Échelles : 100 µm (**A, B, K, L**), 1 mm (**C, I, J**), 1 cm (**D-H**).

FIGURE 1. Une première vision du cycle des Angiospermes.
D'après MEYER *et al.* (2008).

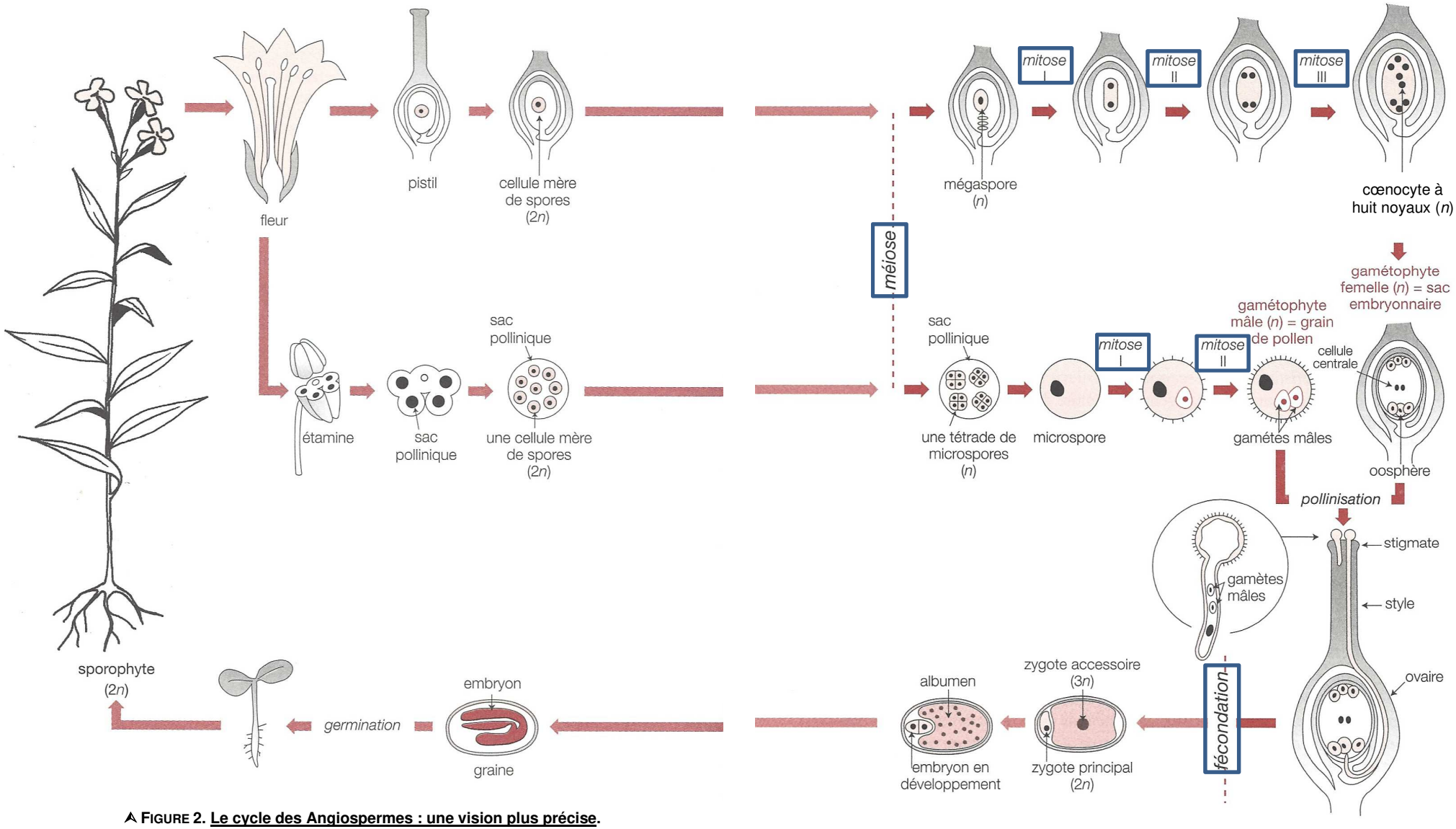


FIGURE 2. <u>Le cycle des Angiospermes : une vision plus précise</u>.
D'après KLEIMAN (2001), légèrement modifié.

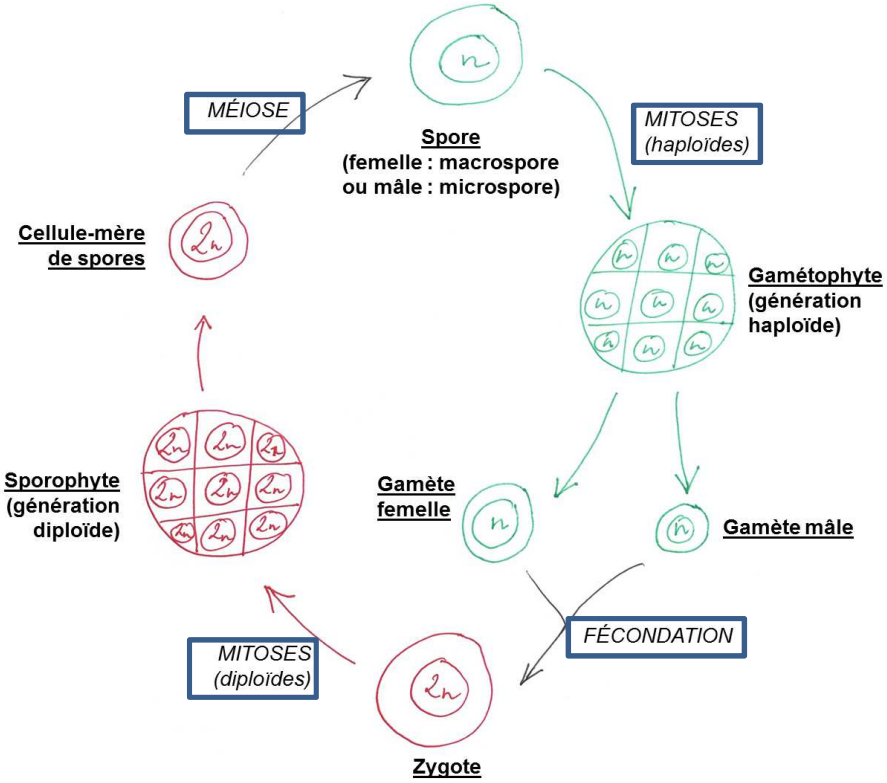


FIGURE 3. **Le cycle des Angiospermes : principe d'un cycle digénétique haplodiplophasique.**
Génération haploïde = **gamétophyte** // ***génération diploïde*** = **sporophyte**

B. La fleur, les « spores » et les gamétophytes des Angiospermes

Capacité exigible	✓ **Décrire** l'organisation de la fleur des Angiospermes et des gamétophytes en tant que structures reproductrices (un exemple)

1. Une fleur typique : la fleur hermaphrodite

a. Une structure mise en place à partir d'un méristème floral

- Le ***mécanisme par lequel un bouton floral s'épanouit jusqu'à mise en place d'une fleur fonctionnelle*** s'appelle **floraison**.
- Ce **bouton floral** provient lui-même d'un **méristème floral**, lequel est un **méristème apical caulinaire transformé** : le ***processus de transformation*** s'appelle **évocation florale** ; il est **irréversible**.
- ***Des mécanismes moléculaires interviennent en amont de la différenciation du méristème en méristème floral*** : c'est l'**induction florale**.

Tous ces **aspects** sont abordés dans le **chapitre 12** (Les Angiospermes et le passage de la mauvaise saison).

b. Une structure s'organisant autour d'un plan typique comprenant des pièces stériles et des pièces fertiles

- Une **fleur** (figures 4-5) est un ***dispositif reproducteur des Angiospermes composé de 4 séries de pièces verticillées*** qui sont (des plus externes aux plus internes) :

Revoir les TP 3.2. et 3.4. (y compris les **diagrammes floraux**, **formules florales**…)

*- 2 séries de **pièces stériles** (qui forment le **périanthe**) :*

- Les **sépales** (dont ***l'ensemble*** forme le **calice**) : ce sont des structures d'allure foliacée (fines, plates, souvent chlorophylliennes). Leur rôle semble essentiellement **protecteur** (que ce soit dans un bourgeon ou après épanouissement de la fleur).

Le mot « sépale » est masculin !

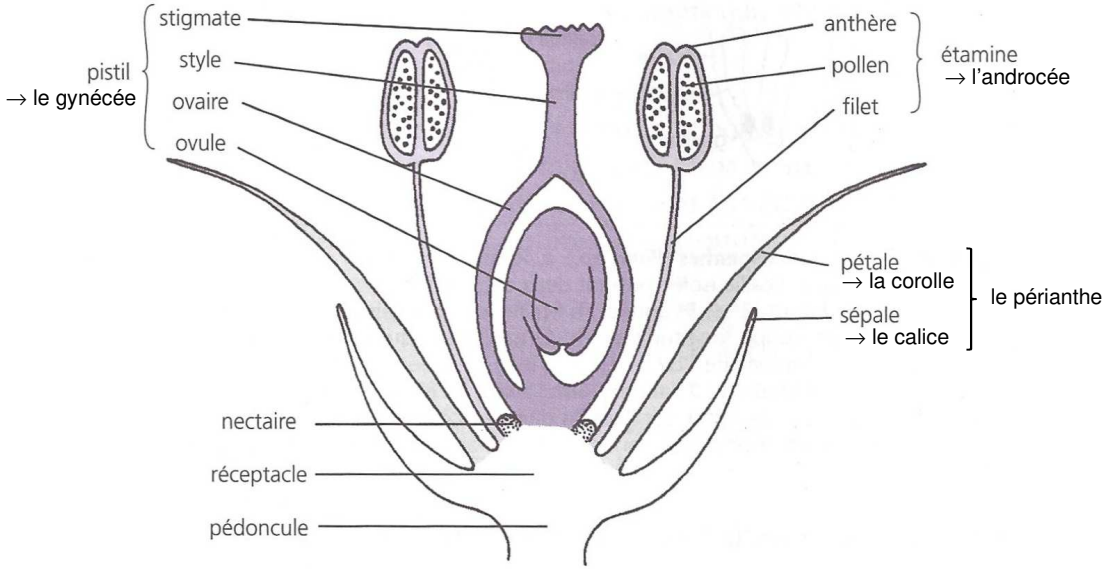
- Les **pétales** (dont ***l'ensemble*** forme la **corolle**) : ce sont des ***structures aplaties à surface plus ou moins importante, très souvent pourvues de couleurs vives***. Leur **rôle protecteur** est parfois avancé mais, clairement, leur **fonction principale** est la **signalisation vis-à-vis des Insectes pollinisateurs** qui détectent leurs **couleurs**.

Le mot « pétale » est masculin !

*- 2 séries de **pièces fertiles** au sein desquelles se forment les **gamétophytes** :*

- Les **pièces mâles** ou **étamines** (dont ***l'ensemble*** forme l'**androcée**) (figure 6) : ce sont des ***structures comprenant un axe fin nommé filet portant à son extrémité une structure renflée nommée anthère au sein de laquelle on trouve quatre sacs polliniques où se développent les gamétophytes mâles ou grains de pollen***. La ***zone reliant le filet à l'anthère*** s'appelle **connectif** et on y trouve un **faisceau cribro-vasculaire**.

Les mots « étamine » et « anthère » sont féminins ! Les mots « filet » ou « androcée » (malgré le E) sont masculins !



Organisation générale de la fleur d'angiosperme, ici en coupe longitudinale.

FIGURE 4. **Une fleur hermaphrodite syncarpe à carpelles soudés en ovaire unique.**
D'après DUCREUX (2002), modifié.

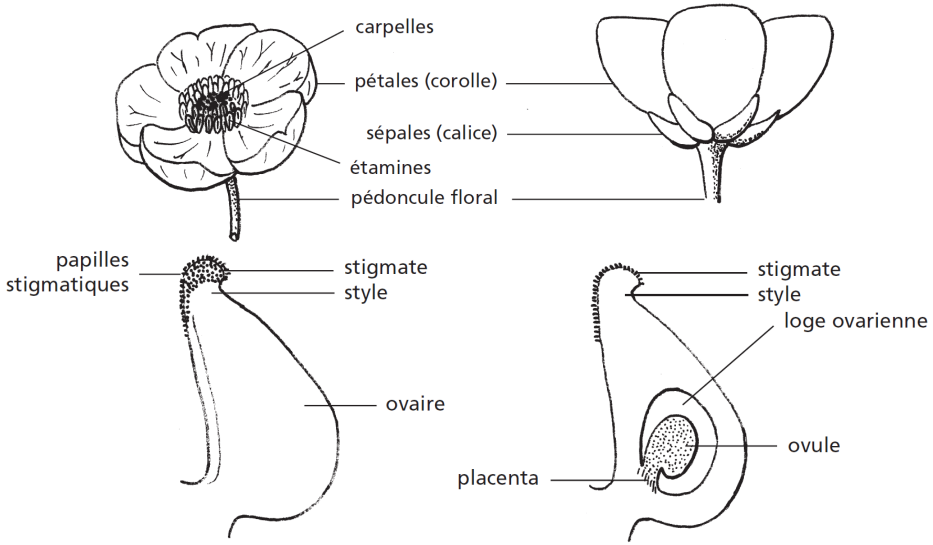


FIGURE 5. Une fleur hermaphrodite cœnocarpe à carpelles libres (en haut) avec un gros plan sur un carpelle (en bas).
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

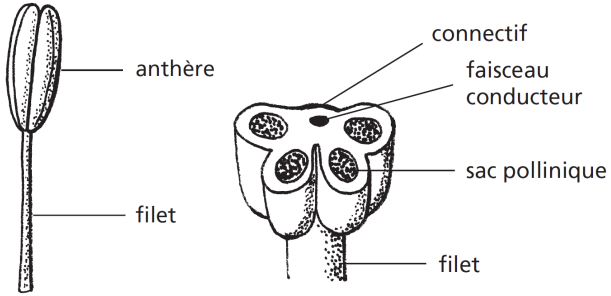


FIGURE 6. Vue externe (à gauche) et en coupe transversale au niveau de l'anthère (à droite) d'une étamine. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

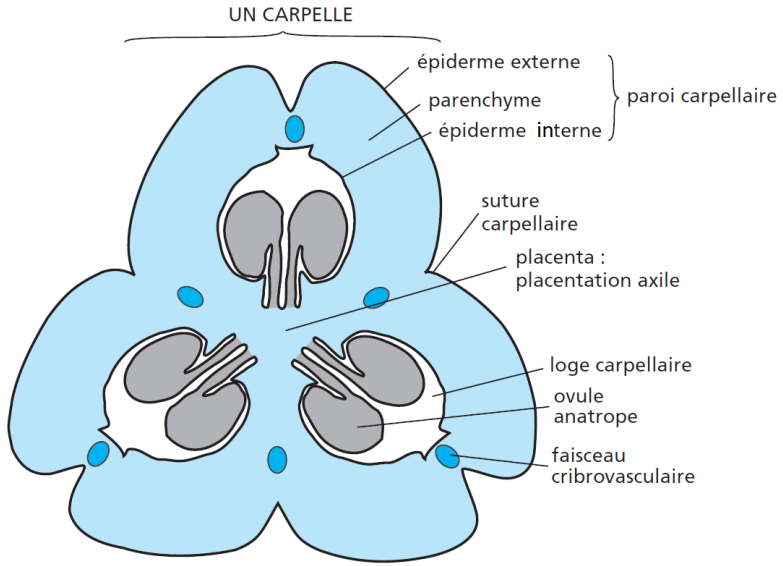


FIGURE 7. Coupe transversale d'un ovaire de fleur syncarpe à 3 carpelles (Lis).
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- L'***ensemble des pièces femelles*** aussi appelé le **gynécée** (figures 4-5 et 7). Celles-ci comprennent :
  - Un ou plusieurs **carpelles**, ***unités de base pourvues d'une paroi délimitant un espace creux nommé loge carpellaire, d'un tissu nourricier nommé placenta et d'ovules, structures ovoïdes (branchées sur le placenta) où se développe le gamétophyte femelle ou sac embryonnaire***.
  - Un ou plusieurs **styles**, ***structures plus ou moins allongées surmontant les carpelles et où s'effectuera la germination du tube pollinique***.
  - Un ou plusieurs **stigmates**, ***structures pourvues de papilles souvent muqueuses où peuvent se déposer et s'accrocher les grains de pollen***.

Les **fleurs apocarpes** (= **cœnocarpes**) (= ***constituées de carpelles libres***) (figure 5) ne figurent pas dans les familles au programme mais doivent être connues. Les familles au programme présentent des **fleurs syncarpes** (= ***constituées de carpelles soudés ou d'un carpelle unique*** ; le **gynécée** présente alors ***un ovaire unique constitué des différents carpelles fusionnés, un style unique et un stigmate unique*** ; un ***tel gynécée*** s'appelle un **pistil**) (figure 4).

- Comme ***ce type de fleur comprend à la fois des pièces mâles et femelles***, on peut la qualifier de **bisexuée** ou d'**hermaphrodite**.

- À la **base des étamines**, on peut souvent trouver des **nectaires** plus ou moins visibles (figure 4) : ce sont des ***protubérances surtout composées de tissus sécréteur qui exsude un liquide sucré (le nectar) qui attire et nourrit les pollinisateurs***.

- La fleur est portée par un ***axe dressé souvent chlorophyllien*** qu'on nomme le **pédoncule** (figure 4). Cet axe peut porter de ***petites feuilles à sa base***, les **bractées**.
- Cet axe se termine par une ***zone aplatie qui porte les pièces florales*** : c'est le **réceptacle floral** (figure 4). ***S'il a une forme concave***, on peut l'appeler **conceptacle floral** (cas fréquent si l'ovaire est **infère**).

2. Les variations de morphologie des fleurs

- Lors des TP, nous avons vu que les **fleurs** peuvent présenter une ***symétrie axiale*** (**fleurs actinomorphes**) ou ***bilatérale*** (**fleurs zygomorphes**), que les **pièces stériles** peuvent être ***soudées ou libres*** (**fleurs gamo- / dialysépales** ou **gamo- / dialypétales**), peuvent présenter un **ovaire infère** ou **supère**, une **placentation axile / centrale / pariétale**, *etc.* Nous renvoyons aux TP pour revoir tous ces aspects.
- Notons, en outre, que parfois **certaines pièces florales** font **défaut**.

3. L'existence de fleurs unisexuées chez les espèces monoïques et dioïques

- Les fleurs que nous venons de traiter sont **bisexuées** ou **hermaphrodites**.
- Il existe aussi des **fleurs unisexuées**, soit **mâles** (= ***présence d'un androcée mais pas de gynécée***), soit **femelles** (= ***présence d'un gynécée mais pas d'androcée***).

- On peut donc finalement distinguer **trois types d'espèces végétales** (figure 8) :
  - Les **espèces hermaphrodites** où ***les individus présentent des fleurs hermaphrodites***. C'est le cas le plus **fréquent** (75 % des Angiospermes).
  - Les **espèces monoïques** où ***les fleurs sont unisexuées mais avec les deux sexes représentés sur un même pied***. La **monoécie** concerne 20 % des Angiospermes (ex. Chênes, Bouleau, Maïs…).
  - Les **espèces dioïques** où ***les fleurs sont unisexuées, les deux sexes étant portés par des individus différents*** : il y a donc des **pieds mâles** (avec uniquement des fleurs mâles) et des **pieds femelles** (avec uniquement des fleurs femelles). La **dioécie** est **plutôt rare** et concerne 5 % des espèces (ex. Ortie dioïque, Peuplier, Mercuriale…). Il existe alors des **chromosomes sexuels**, comme chez les Métazoaires.

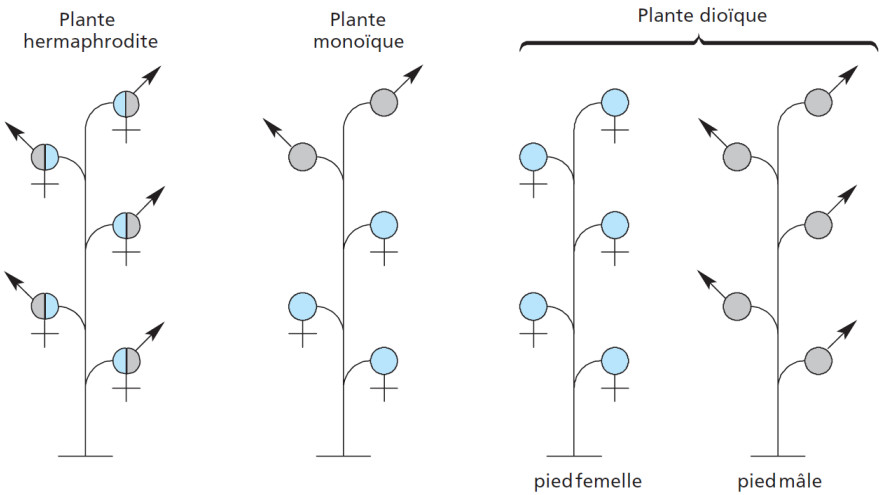


FIGURE 8. Hermaphrodisme, monoécie, dioécie. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

4. Des fleurs souvent groupées en inflorescences

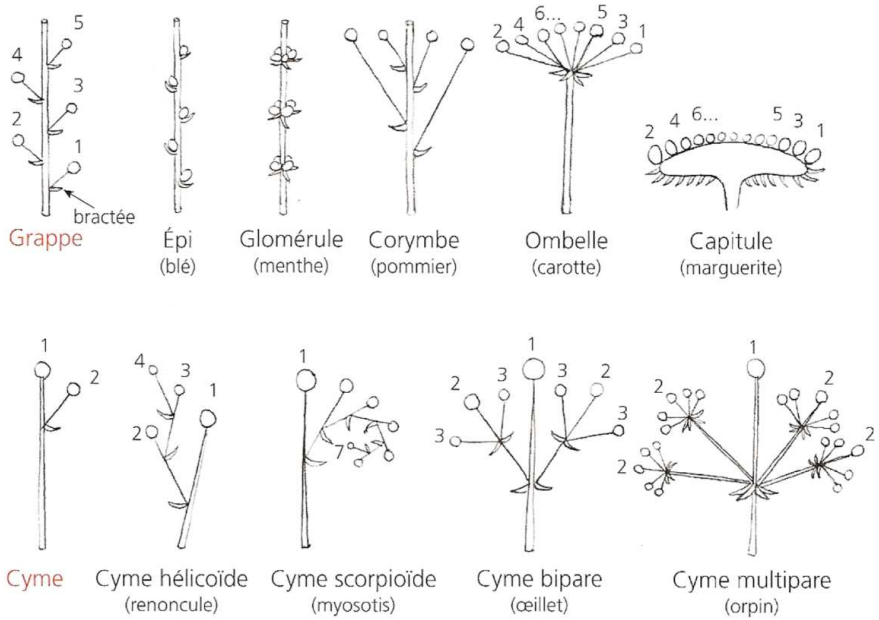
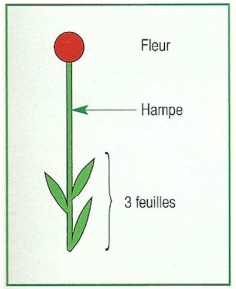


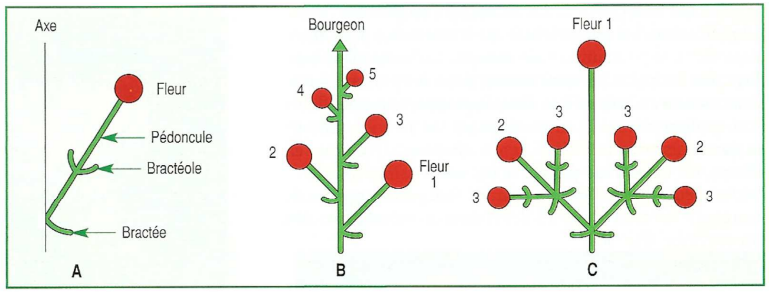
FIGURE 9. Types d'inflorescences. D'après MEYER *et al.* (2008).

Les **grands types d'inflorescences** doivent être connus et pouvoir être **commentés**, notamment concernant les **familles au programme** : revoyez le TP 5.4. N'oubliez pas les **Poacées** traitées dans l'annexe.

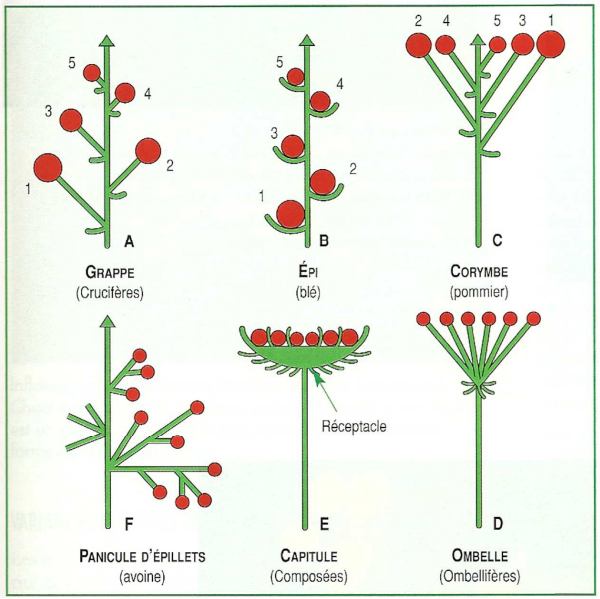
- Les **inflorescences** sont des ***regroupements de fleurs caractérisés par une disposition donnée***.
- Rappelons simplement qu'on distingue **deux grands types d'inflorescences** (figures 9-10) :
  - Les **grappes**, ***inflorescences à croissance indéfinie : le méristème apical met en place les nouvelles fleurs latéralement et demeure fonctionnel***, l'inflorescence subissant une **croissance apicale indéfinie**. Généralement, les fleurs les plus anciennes (1, 2…) sont situées en périphérie de l'inflorescence.
  - Les **cymes**, ***inflorescences à croissance définie : le méristème apical se transforme en fleur et disparaît alors, les nouvelles fleurs étant mises en place par des méristèmes latéraux qui eux-mêmes se transforment en fleurs, etc.***, l'inflorescence subissant donc une **croissance apicale interrompue** par la mise en place de la fleur. Généralement, les fleurs les plus anciennes (1, 2…) sont situées au centre de l'inflorescence (*mais attention aux cas trompeurs !*).



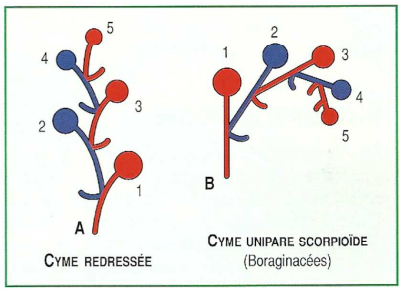
Fleur solitaire (tulipe).



Inflorescences : B. Indéfinie (type grappe) ; C. Définie (type cyme).



Inflorescences de type grappe.



Inflorescences de type cyme.

FIGURE 10. Types d'inflorescences : une autre vision. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003).

5. La fleur, organe sporophytique où se forment les gamétophytes

a. Quelques rappels sur le cycle digénétique des Angiospermes et la notion de gamétophyte

- Rappelons que le **cycle des Angiospermes** est **digénétique**, c'est-à-dire qu'il présente ***deux générations***. Rappelons qu'une **génération** une ***étape du cycle vital comprenant au moins une mitose (développement végétatif)***. Chaque **phase** (***épisode chromosomique associé à un cycle de reproduction, pouvant être haploïde [haplophase] ou diploïde [diplophase]***) est donc ici aussi une génération : on qualifie souvent aussi le cycle d'**haplodiplophasique**.

Rappel : une **génération** va ***du zygote ou d'une spore jusqu'à la production de gamètes ou de spores après un épisode végétatif plus ou moins long*** (il n'y **pas de génération ~~s'il y a fécondation juste après méiose, ou s'il y a méiose juste après fécondation~~** : ne confondez pas « phase » et « génération » !).

- Dans le cas présent, l'essentiel du **cycle des Angiospermes** (encadré A) est représenté par la ***génération diploïde*** qu'on nomme **sporophyte** : **toutes les parties de la plante (racines, tige, feuilles… jusqu'à l'essentiel de la fleur)** constituent ce **sporophyte**.
- Le **gamétophyte** est une ***génération haploïde*** ; il est donc ***formé par une méiose suivie d'au moins quelques mitoses***. Chez les **Angiospermes**, il est contenu dans le **sporophyte**, plus précisément dans la **fleur** où il est produit :
  - Le **gamétophyte mâle** correspond au **grain de pollen** qui est ***produit au sein des loges polliniques des étamines***. Celui-ci sera ensuite ***libéré dans le milieu quand les étamines seront à maturité***.
  - Le **gamétophyte femelle** correspond au **sac embryonnaire**, ***ensemble de 8 noyaux haploïdes situé à l'intérieur d'un ovule***.

b. La formation des « spores » des Angiospermes : notions de macro- et microsporogenèse

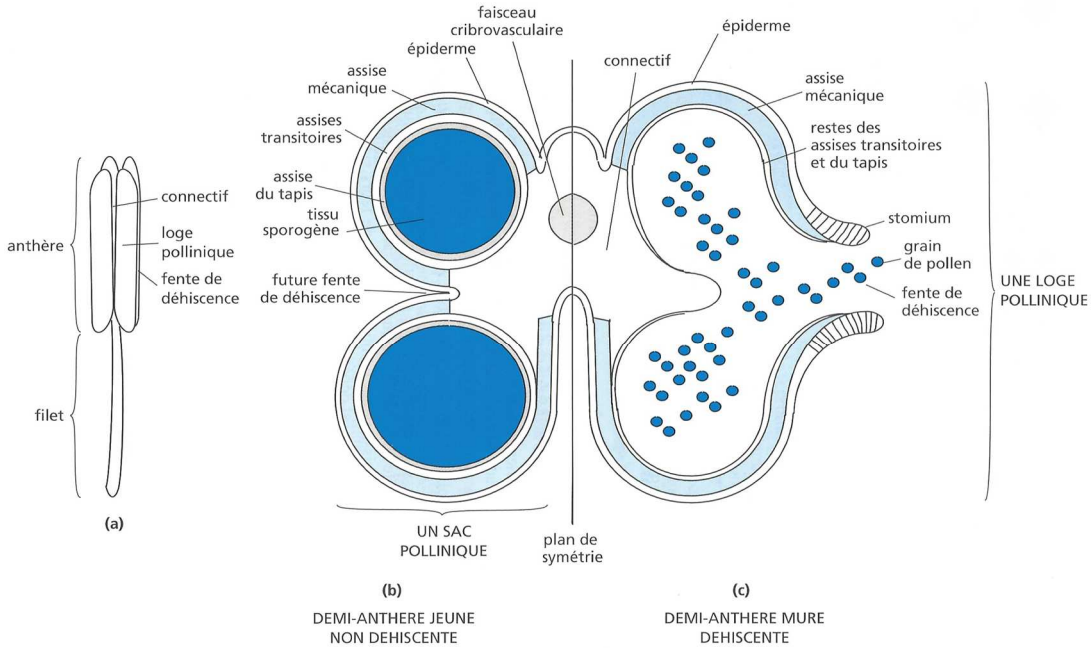
- Dans le cycle des Angiospermes, on appelle **spore** ou **méiospore** une ***cellule issue de la méiose et qui va subir un développement végétatif (donc des mitoses – mais à l'état haploïdes) à l'origine du gamétophyte***. Contrairement aux spores de nombreux organismes végétaux, les **spores des Angiospermes** ne sont **pas mobiles** : elles restent dans les structures de la fleur **où elles se sont formées**.
- Les ***processus qui aboutissent à la formation d'une spore*** sont rassemblés derrière le vocable de **sporogenèse**. Une ***spore à l'origine du sac embryonnaire*** s'appelle une **macrospore** ou **mégaspore** et on appellera **macrosporogenèse** (ou **mégasporogenèse**) sa ***formation***. Une ***spore à l'origine d'un grain de pollen*** s'appelle une **microspore** et on appellera **microsporogenèse** sa ***formation***.

c. Les processus assurant la formation du grain de pollen, gamétophyte mâle

α. Un processus qui se déroule dans les étamines et accompagne leur maturation

- La **formation du grain de pollen** est étroitement liée à l'**évolution** de l'**anthère** qui subit une **maturation progressive**.
- Dans une jeune étamine, la **paroi de l'anthère** comprend, au niveau d'un futur **sac pollinique** (de l'extérieur vers l'intérieur) (figure 11) :
  - Un **épiderme**, ***couche unicellulaire de revêtement externe***.
  - Une **assise mécanique (= endothécium)**, ***couche cellulaire prismatique à grande vacuole dont la déshydratation sera à l'origine de la déhiscence de la loge pollinique***.
  - Plusieurs **assises transitoires**, ***couches cellulaires de type plutôt parenchymateux qui disparaissent à mesure sur l'étamine mature***.
  - Une ***assise nourricière*** nommée **tapis staminal**. Son rôle est à la fois de **nourrir les cellules sporogènes** puis les **grains de pollen**, mais aussi de **produire le manteau pollinique**, ***revêtement le plus externe du grain de pollen***.
- Au centre de la jeune anthère, on trouve du **tissu sporogène**, c'est-à-dire des ***cellules à l'origine des cellules mères des spores (cellules sporogènes)*** qui ***subissent des mitoses et deviennent ainsi des cellules-mères de spores***.

- Progressivement, la **maturation de l'étamine** s'accompagne des **phénomènes** suivants (figure 11) :
  - **Formation progressive** des **grains de pollen**.
  - **Creusement des sacs polliniques** qui **fusionnent** dans chaque demi-anthère et donnent ainsi **une loge pollinique** de chaque côté.
  - **Disparition des assises transitoires** et du **tapis** qui sont résorbés et dont les **produits de dégradation** participent à la **nutrition** des **grains de pollen** en formation.
  - **Dessèchement progressif** de l'**assise mécanique** qui aboutit, chez l'**anthère mature**, à la **déhiscence de la loge pollinique** au niveau de la **fente**, ce qui permet finalement la **libération des grains de pollen** à maturité.



Morphologie d'une étamine **(a)** et coupes transversales de deux demi-anthères jeune **(b)** et déhiscente **(c)**.

FIGURE 11. Une étamine jeune et mature (comparaison de demi-anthères).
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

β. D'une cellule-mère de spore à quatre grains de pollen

- La **formation d'un grain de pollen** passe par les étapes suivantes (figures 12-23) :
  - La **microsporogenèse** : ***une cellule-mère de spore (diploïde) subit la méiose, ce qui produit quatre cellules haploïdes qu'on nomme microspores***. Ces cellules sont ***contenues par quatre dans une expansion pariétale faite en callose*** : cette structure constitue une **tétrade de microspores**. Assez rapidement, **chaque microspore** est **individualisée**.
  - Chaque **microspore** subit une **mitose à l'état haploïde** qui aboutit à ***une cellule principale comprenant un premier noyau*** dite **cellule végétative**, et une ***petite cellule contenue dans l'autre*** (chacune ayant sa membrane) qu'on nomme **cellule générative** ou **cellule spermatogène**.

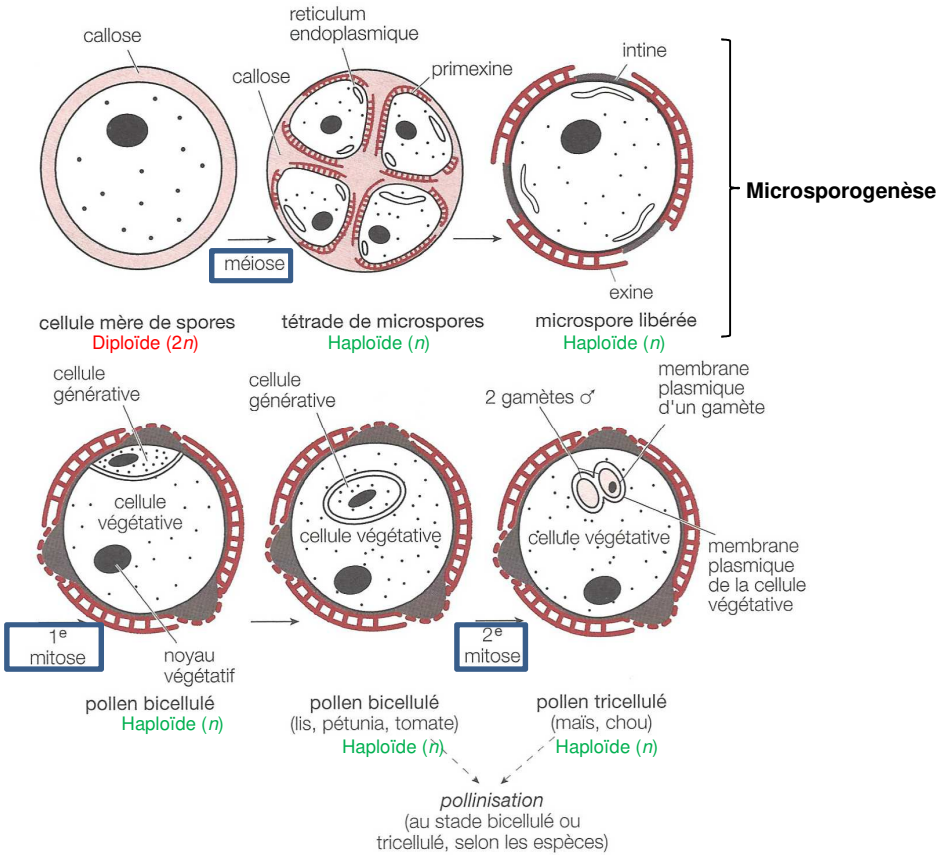


FIGURE 13. Étapes de la formation d'un grain de pollen.
D'après KLEIMAN (2001).

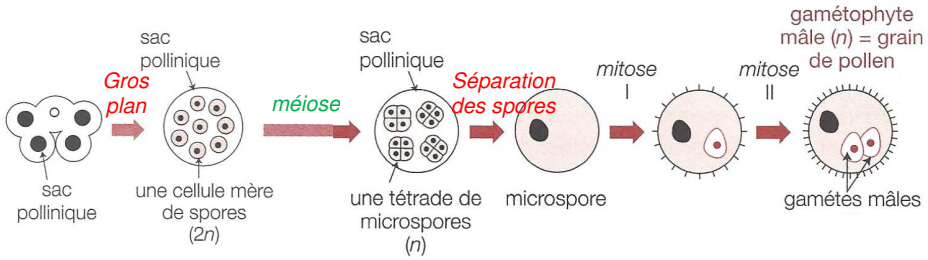


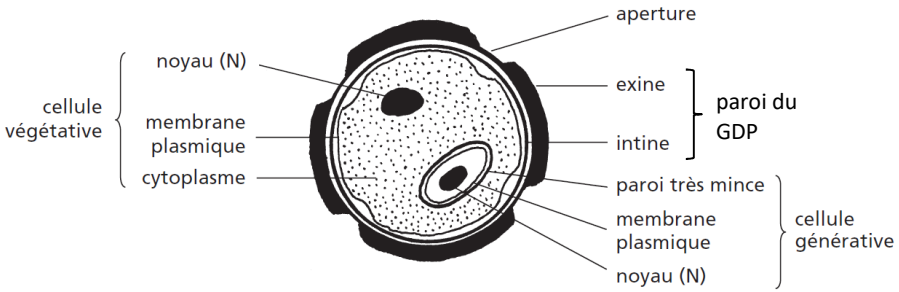
FIGURE 13. Étapes de la formation d'un grain de pollen : une vision simplifiée.
D'après KLEIMAN (2001).

- Il y a alors **deux cas de figures** (figure 12) :
  - Soit ***la structure obtenue EST le grain de pollen*** (c'est un **pollen bicellulé**). Dans ce cas, ***la seconde division de mitose (toujours à l'état haploïde) qui affecte le noyau végétatif et produit les deux noyaux spermatiques (= gamètes mâles) n'intervient que lorsque le tube pollinique commence à germer***, donc **après pollinisation**. C'est le cas le plus **fréquent**.
  - Soit ***la structure obtenue subit immédiatement une seconde division de mitose (toujours à l'état haploïde) qui affecte le noyau génératif et produit les deux noyaux spermatiques (= gamètes mâles)***, donc ici **avant pollinisation**. C'est alors ce **pollen tricellulé** qui **subira la pollinisation**.

γ. Structure et organisation du grain de pollen

Le grain de pollen est fait de deux cellules haploïdes de tailles très inégales : la **cellule végétative** — de grande taille — et la **cellule reproductrice** de petite taille incluse dans la plus grande. La cellule reproductrice est aussi appelée **cellule spermatogène** et **cellule générative**. Le grain de pollen présente une double paroi : la couche interne (**intine**) mince est surtout cellulosique alors que la couche externe (**exine**) plus épaisse est constituée de **sporopollénine** et de protéines (glycoprotéines). Cette paroi comporte des **pores** (ou apertures). Ce ne sont pas de véritables orifices : à ce niveau, l'intine est plus épaisse mais l'exine est discontinue et amincie (figure 14).

D'après PEYCRU *et al. (2010b)*



La structure du grain de pollen.

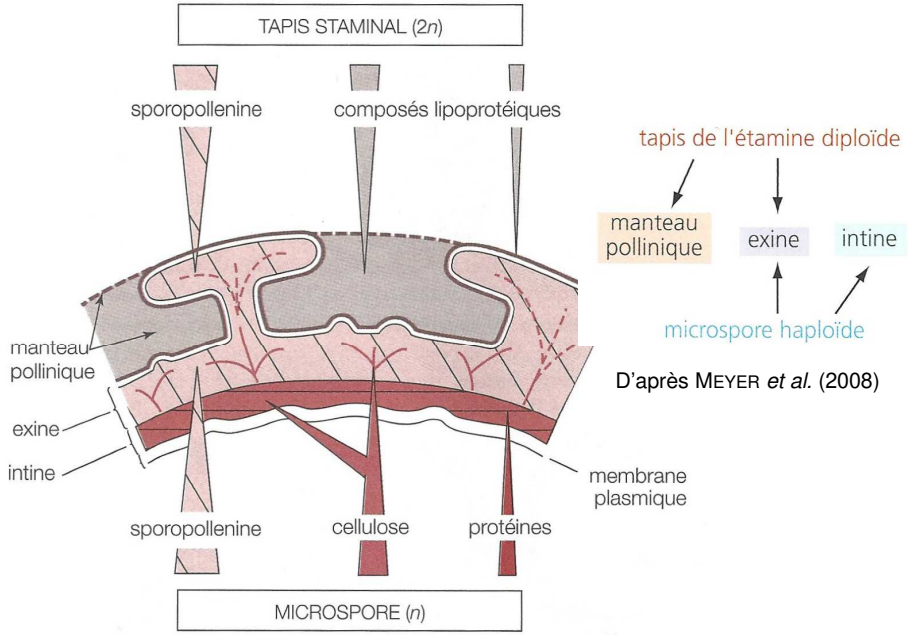
Le pollen est en général formé de 2 cellules (pollen bicellulaire). La plus grosse cellule (cellule végétative) possède une paroi à double couche (exine et intine) et elle englobe la plus petite dite cellule générative qui est dotée d'une paroi très mince. À la différence de la cellule générative, la cellule végétative est riche en organites.

FIGURE 14. Structure du grain de pollen (cas d'un grain de pollen bicellulé).
D'après PEYCRU *et al.* (2010b). *Le manteau n'est pas représenté.*

- Notons que le **grain de pollen mature** est **déshydraté**, **chargé de réserves** et en **vie ralentie**, ce qui à mettre en lien avec sa **dispersion** et sa **survie en milieu aérien**. Sa **longévité** dépend des espèces (de quelques heures à la centaine de jours !).
- Remarquez dès à présent que le **grain de pollen** est **mobile** (***il subit un déplacement***) mais **non motile** (***son déplacement est passif et non pas dû à une mise en mouvement active propre***).

δ. Quelques précisions sur la paroi du grain de pollen et l'origine de ses constituants

- La **paroi du tube pollinique** comprend, de **l'intérieur** vers **l'extérieur** (figure 15) :
  - Une ***fine couche essentiellement cellulosique (mais comprenant aussi diverses protéines)*** qu'on nomme **intine**. Elle est ***produite par le grain de pollen*** lui-même (= **origine gamétophytique**).
  - Une ***couche épaisse essentiellement constituée de sporopollénine, un polymère de métabolites secondaires plutôt dérivés de lipides*** (phénols, caroténoïdes, acides gras) : c'est l'**exine**. Elle serait ***produite par le grain de pollen lui-même mais aussi le tapis staminal*** (= **double origine gamétophytique et sporophytique**). Cette couche comprend des **ornementations** qui **favorisent la fixation du pollen** sur les **papilles stigmatiques** et qui sont **caractéristiques d'une espèce**, ainsi que des ***zones amincies au niveau desquelles peut s'effectuer la germination du tube pollinique*** : les **apertures** (il y en **trois** chez les **Eudicotylédones**, et **une seule** chez les **Monocotylédones**).
  - Un ***revêtement externe de nature lipidique et protéique produit uniquement par le tapis*** (= **origine sporophytique**) : c'est le **manteau pollinique**. Sa **constitution** est **importante** dans les **processus d'autoincompatibilités** que nous verrons plus loin.



D'après MEYER *et al.* (2008)

L'origine des constituants de la paroi pollinique.— (D'après Zandonella et coll., *Apidologie*, 12, 1981, pp. 383–396.)

FIGURE 15. Les couches de la paroi du grain de pollen, leurs constituants et leur origine.
D'après KLEIMAN (2001).

d. Les processus assurant la formation du sac embryonnaire, gamétophyte femelle

α. Un processus qui a lieu dans les ovules

- Un **ovule** (figures 16-17) est une ***structure ovoïde composée d'un tissu central, le nucelle, au milieu duquel on trouve le sac embryonnaire (gamétophyte femelle), et limitée extérieurement par deux enveloppes tégumentaires***. Ces téguments **s'interrompent** au niveau d'un ***orifice par où pénètre le tube pollinique lors de la fécondation*** : le **micropyle**.
- L'ovule est **relié** par un **funicule** au ***tissu alimentant l'ovule (comprenant des tissus conducteurs)*** qu'on nomme **placenta** et qui est une ***expansion de la paroi de l'ovaire*** (**placentation pariétale**) ou ***de sa zone centrale*** (**placentation axile**, ***s'il y a des cloisons intercarpellaires*** / **centrale** ***s'il n'y en a pas***) (figure 18).
- On peut distinguer **trois types d'ovules** (figure 17) : les ***ovules droits*** (= **orthotropes**), les ***ovules couchés ou courbés*** (= **campylotropes**) et les ***ovules retournés ou renversés*** (= **anatropes**).

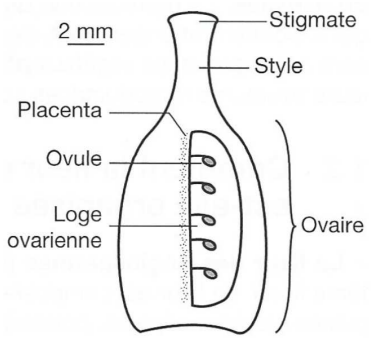


FIGURE 16. Localisation des ovules. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

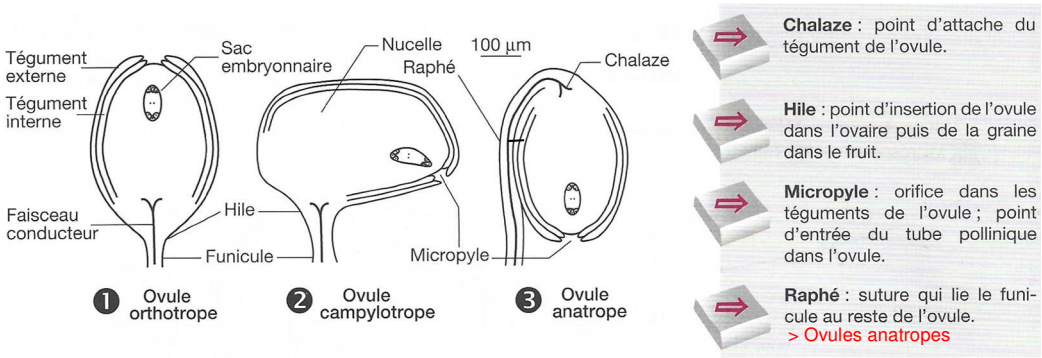


FIGURE 17. Diversité des ovules (et terminologie associée). D'après DENŒUD *et al.* (2011).

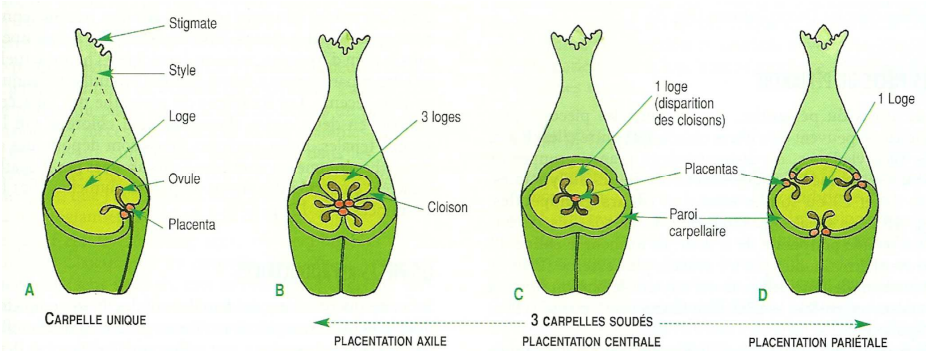
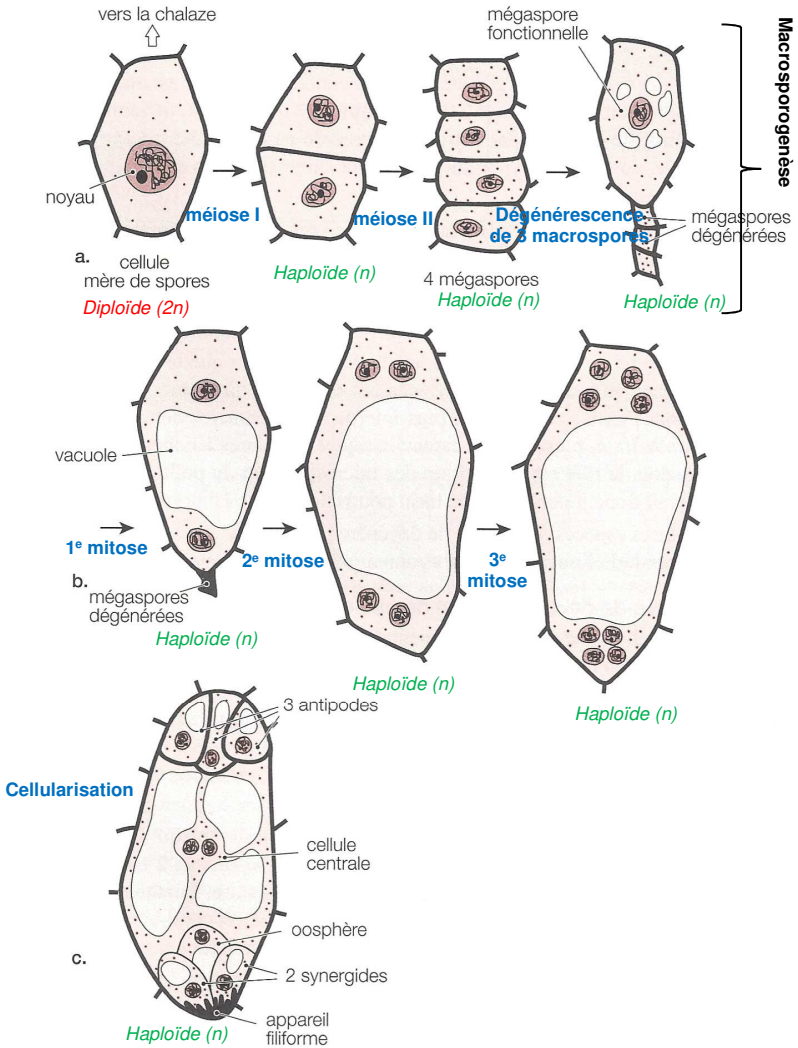


FIGURE 18. Types de placentation. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2013).

β. D'une cellule-mère de spore à un sac embryonnaire (un seul !)

- Chaque **ovule** ne peut contenir qu'un seul **sac embryonnaire**.
- ***Au sein du nucelle***, une cellule se spécifie et devient une **cellule-mère de spore**.
- Cette **cellule-mère** subit la **macrosporogenèse** (= **mégasporogenèse**) : ***elle subit la méiose*** qui donne **quatre mégaspores** (= **macrospores**) dont **trois dégénèrent** rapidement (figures 19-20).
- La **macrospore** restante dite **fonctionnelle** subit alors, **à l'état haploïde, trois mitoses successives** qui affectent tous les **noyaux** : on obtient ainsi une **cellule unique cœnocytique** avec **huit noyaux** (figures 19-20).
- Enfin, **la structure se cellularise** par la formation de **membranes** et de **fines parois** qui aboutissent à **l'individualisation de 6 cellules** (**deux noyaux** restent toutefois ensemble dans la **cellule centrale**) : le **sac embryonnaire** est formé (figures 19-20). On notera qu'il se met également en place au **pôle micropylaire** un **appareil filiforme**, une ***zone où la paroi présente des épaississements digités*** ; son **rôle** n'est **pas très clair** (il guiderait le tube pollinique lors de la fécondation).

*En réalité, le **sac embryonnaire** peut présenter un **nombre de noyaux variable** et être **plus ou moins cellularisé** selon les **espèces**. Nous faisons ici référence au cas des **Euangiospermes**.*



La formation du sac embryonnaire de type *Polygonum* (renouée).— a. Mégasporogenèse. **b.** Mégagamétogenèse. **c.** Sac embryonnaire. Le micropyle est situé vers le bas. (Modifié d'après Esau, *Anatomy of Seeds Plants*, John Wiley and sons, 1977.)

FIGURE 19. Formation d'un sac embryonnaire (type *Polygonum*).
D'après KLEIMAN (2001).

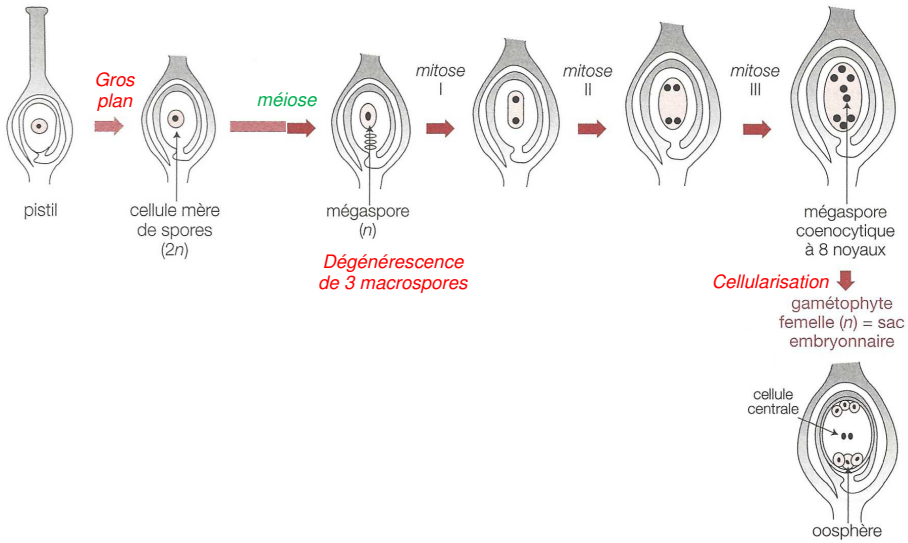


FIGURE 20. Étapes de la formation d'un sac embryonnaire : une vision simplifiée.
D'après KLEIMAN (2001).

γ. Structure et organisation du sac embryonnaire

- Chez la **plupart des Angiospermes** (chez les Euangiospermes pour être précis), ce sac embryonnaire comprend **huit noyaux haploïdes** répartis de manière **polarisée** (figure 21) :
  - Au **pôle micropylaire**, on trouve deux **synergides**, ***cellules pouvant présenter des digitations du cytoplasme (ce qu'on nomme « appareil filiforme ») à cause d'épaississements de la paroi***. Entre les synergides se trouve l'**oosphère** qui est le ***gamète femelle***.
  - Au centre, on trouve la **cellule centrale** ***pourvue de deux noyaux, présentant une grande vacuole et de grande taille***.
  - Au **pôle chalazial**, on trouve les **antipodes**, ***trois cellules qui dégénèrent après fécondation***.

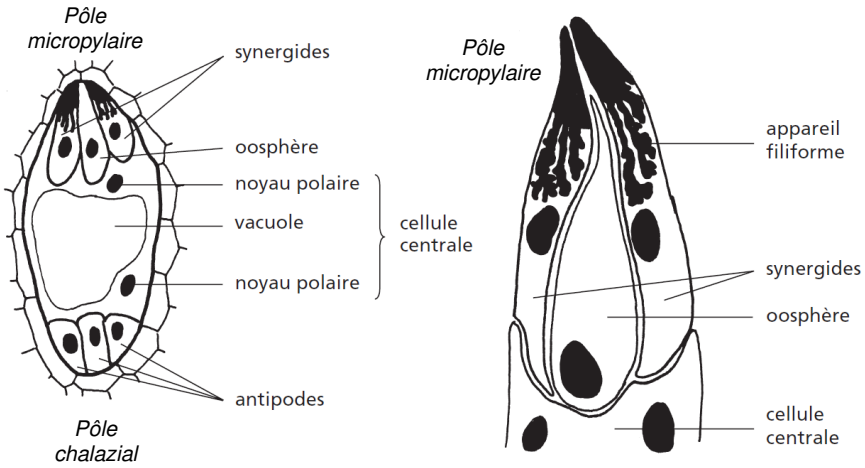


Schéma de sac embryonnaire de type polygonum.

Les 8 noyaux cellulaires haploïdes sont répartis dans 7 cellules ; la cellule centrale renferme 2 noyaux. Le pôle micropylaire comporte 3 cellules : 2 synergides et une oosphère.

FIGURE 21. Sac embryonnaire d'un *Polygonum*. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

C. La rencontre des gamétophytes et la double fécondation chez les Angiospermes

Capacités exigibles	✓ **Identifier** différents types de pollinisation et les caractères des fleurs et des grains de pollen associés ✓ **Faire le lien** entre les systèmes d'auto-incompatibilité et le brassage génétique lié à la reproduction sexuée ✓ **Exposer** les modalités de la double fécondation

1. La rencontre des gamétophytes par le transport passif des grains de pollen jusqu'au stigmate : la pollinisation

- On appelle **pollinisation** le ***transport des grains de pollen depuis une anthère jusqu'à un stigmate de fleur d'une même espèce***.

a. Un processus qui peut se faire au sein d'un même individu (autogamie = autopollinisation) ou entre fleurs différentes (allogamie = allopollinisation)

- La **pollinisation** peut être de **deux types** (figure 22) :
  - **Autogamie (= autopollinisation)** : il y a ***pollinisation entre le pollen et le stigmate d'une même fleur ou de fleurs d'un même pied***. Ce processus est permis par **simple agitation des étamines** par le **vent** ou le passage d'un **Insecte**.
  - **Allogamie (= allopollinisation = pollinisation croisée)** : il y a ***pollinisation entre le pollen et le stigmate de fleurs issues de pieds différents***. Ce processus domine chez la **plupart des espèces**.

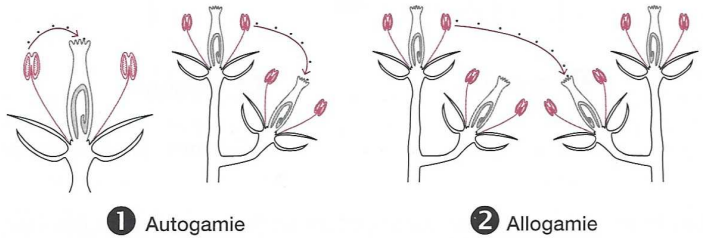
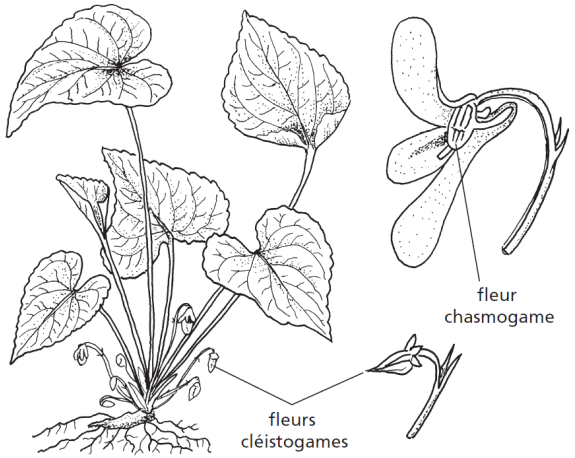


FIGURE 22. Pollinisations autogame et allogame. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

b. Une autogamie plutôt rare quoique pouvant être parfois privilégiée chez certaines espèces (cas des anthères introrses ou de la cléistogamie)



Les fleurs de violette.

Chez la violette, les fleurs cléistogames discrètes succèdent aux odorantes fleurs chasmogames du printemps.

FIGURE 23. Les Violettes, fleurs où se succèdent des fleurs chasmogames et cléistogames (au périanthe verdâtre et assez discrètes). D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- Bien que plutôt **simple à réaliser**, l'autogamie **ne domine pas**, chez la plupart des espèces végétales.
- **Certaines espèces** présentent toutefois une **autogamie fréquente** (voire **quasi-exclusive**). Les mécanismes qui **favorisent** l'autogamie sont :
  - La **cléistogamie**, c'est-à-dire que ***les fleurs ne s'ouvrent pas ou s'ouvrent après fécondation***. C'est le cas du **Blé cultivé**, du **Pois cultivé**…
  - Des **anthères introrses**, c'est-à-dire ***tournées vers le pistil dont elles sont proches*** (cas d'*Arabidopsis thaliana*).
- Il y a néanmoins souvent **cohabitation** avec une **pollinisation croisée** plus ou moins fréquente. Par exemple, chez la Violette (figure 23), on trouve à la fois des fleurs **cléistogames** et des **fleurs chasmogames**, c'est-à-dire ***dont le périanthe s'ouvre avant la maturité complète des pièces fertiles***.

c. Une dispersion du pollen qui suppose des agents extérieurs : diversité des modes de pollinisation (les « -gamies » ou « -philies »)

- La **plupart des plantes** étant **chasmogames**, et comme le **pollen** ne possède **pas de motilité propre**, la **pollinisation** suppose la **prise en charge** des **grains de pollen** par un **agent extérieur** qui en assurera ainsi le **déplacement passif**.

> Attention à bien parler de **dispersion du pollen** et non pas de ~~**dissémination**~~ ! On ne peut parler de **dissémination** que ***lorsque la structure déplacée permet de produire un nouvel individu, favorisant ainsi l'occupation du milieu***. Le terme « **dissémination** » s'appliquera donc aux **semences**.

α. L'anémogamie (= anémophilie) : transport du pollen par le vent

- L'**anémogamie (= anémophilie)** est un ***mode de pollinisation dû à un transport du pollen par le vent***.
- Au niveau du **pollen**, on peut noter les **adaptations** suivantes : pollen souvent de **petite taille**, **peu ornementé**, de **masse légère**, produit en **très grande quantité**.
- Au niveau de la **fleur**, on peut noter que celle-ci est généralement **peu colorée** (d'où une **faible attractivité** vis-à-vis des **Insectes**) et présente des **filets plus ou moins longs** et **pendants**, portant souvent les **étamines** à **l'extérieur du périanthe**, augmentant ainsi la **prise au vent**. La **fleur de Poacée** (revoir le TP A8 et son annexe + rappels figure 24) est un **exemple typique** de pollinisation anémophile, mais on trouve aussi cette modalité ailleurs, comme chez certains **arbres à chatons** tels que le Bouleau.

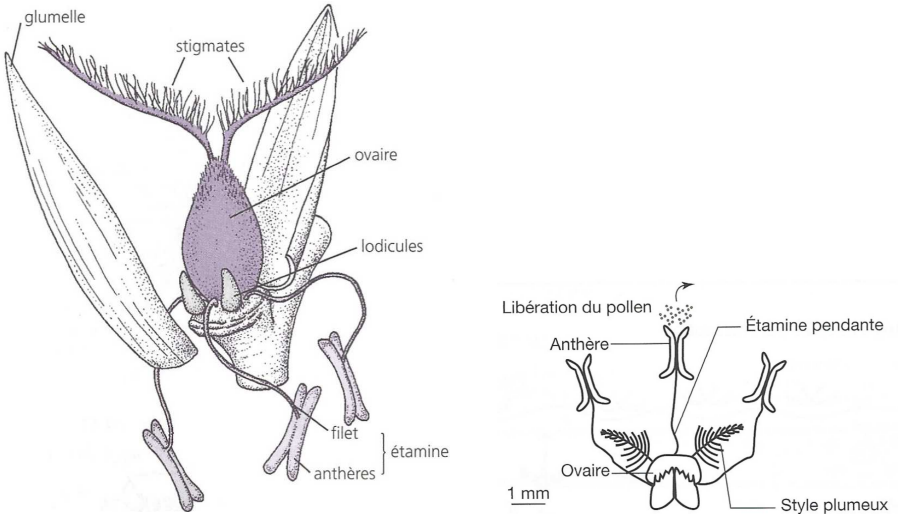


FIGURE 24. Fleurs de Poacée avec glumelles (gauche) ou simplifiée sans représentation des glumelles (à droite). D'après DUCREUX (2002) et DENŒUD *et al.* (2011).

β. L'entomogamie (= entomophilie) : une relation interspécifique mutualiste où le pollen est pris en charge par des Insectes [+ notion de coévolution]

- L'**entomophilie (= entomogamie)** est un ***mode de pollinisation dû à un transport du pollen par des Insectes***.
- Au niveau du **pollen**, on peut noter les **adaptations** suivantes : pollen de **taille variable**, souvent de **plus grande taille** / **plus lourd** / produit en **plus faible quantité** que le pollen anémophile. La **paroi des grains** est aussi souvent **très ornementée**, ce qui **favorise sa fixation** sur les Insectes.
- Au niveau de la **fleur**, on peut noter que celle-ci :
  - Est généralement **vivement colorée**, avec des **pétales plus ou moins développés**, d'où une **forte attractivité visuelle** vis-à-vis des Insectes.
  - Présentent des **nectaires** dont on rappelle qu'ils exsudent un **liquide sucré** (riche en saccharose, fructose, glucose…) nommé **nectar** qui **nourrit** les **Insectes**. Ce **nectar**, ainsi qu'éventuellement **d'autres substances** attractives produites par la plante, exerce en outre une **attraction chimique** sur les Insectes.

Les Insectes peuvent aussi consommer des **exsudats huileux** ou, plus fréquemment, du **pollen** dont par exemple se nourrissent les **larves d'Abeilles sauvages**.

> Sans être complètement une « ~~**symbiose**~~ » au sens où nous l'avons défini en début d'année (puisque la **relation plante-pollinisateur** est **brève** = **transitoire** et **non durable**), la pollinisation entomophile est un bien un **mutualisme** : c'est une ***relation interspécifique à bénéfices réciproques***. En effet, **l'Insecte assure la pollinisation** de la fleur et permet donc sa **reproduction sexuée** alors que la **plante** assure la **nutrition de l'Insecte**.
>
> **80 % des Angiospermes** seraient **entomophiles**
> et **dépendraient** donc des **Insectes** dans leur **survie** !

  - + Peut parfois présenter **d'autres adaptations particulières** :
    - **Corolle gamopétale tubulaire** de certaines plantes **actinomorphes** ou **zygomorphes** obligeant l'Insecte à **frotter** les **pièces florales** pour atteindre les **nectaires**.
    - **Dispositif de bascule des étamines** lorsque l'Insecte se pose : exemple de la Sauge (figure 25).
    - **Regroupement du pollen** dans deux ***petits globules prolongés par un axe terminé par un disque muqueux et adhésif*** (= **pollinies**) ; ce dispositif est couplé au **dispositif de bascule** (simplement dû au poids de l'Insecte) ce qui assure **l'adhésion des pollinies** sur l'Insecte en train de butiner (Orchidées) (figure 26).
    - **Production d'une odeur attractive**, voire **d'odeur** et de **chaleur** comme chez l'*Arum* où le **spadice** assure cette fonction (figure 27).
    - Émission de **substances attractives** mais sans présenter de **nectaires** : **l'Insecte** est donc **floué** ! On peut citer le cas de **certaines Orchidées** qui imitent **l'odeur de femelles** d'Hyménoptères, ***le mâle croyant alors s'accoupler lorsqu'il se pose sur la fleur*** : on parle de **pseudocopulation** (figure 28).
- On rappelle que les **principaux pollinisateurs** sont des **Hyménoptères** (notamment les Abeilles), des **Diptères**, des **Lépidoptères**… mais **d'autres ordres** sont aussi concernés de manière plus anecdotique (TP 4.1. abordant les Insectes).

> **Beaucoup d'Angiospermes** et **d'Insectes** ont **co-évolué** (encadré A) ; on constate ainsi que la **radiation évolutive** (= ***augmentation brutale du nombre d'espèces d'un groupe taxonomique au cours des temps géologiques***) des **Angiospermes** coïncide avec celle des **Abeilles** ! Et les **exemples** que nous venons de citer illustrent clairement des **co-adaptations**.
>
> Il existe d'ailleurs de nombreux exemples d'**Angiospermes pollinisées** par **une seule espèce de pollinisateur** (et inversement des **pollinisateurs inféodés** à **une seule espèce d'Angiosperme**).

Encadré A Rappel du rôle des relations interspécifiques dans l'évolution

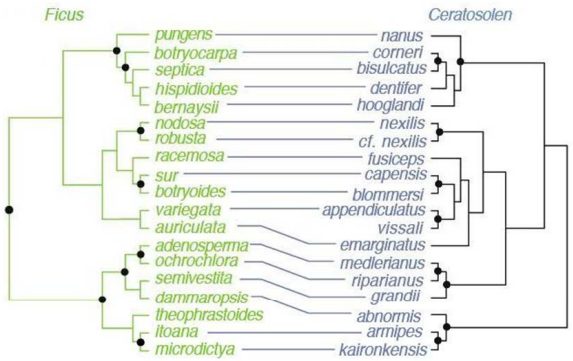
D'après mon cours de Capes

a. Mise en évidence de cospéciations par les phylogénies en miroirs (= cophylogénies)

◆ On appelle **cospéciation** la ***spéciation parallèle et simultanée de taxons*** dont on peut établir (souvent à l'aide **phylogénies en miroir**) que les spéciations sont bien concomitantes.

◆ *Cela ne signifie pas forcément que les espèces ayant subit une* ***cospéciation*** *ont coévolué** : la **coévolution** (= **coadaptation**) désigne, rigoureusement, une ***cospéciation où l'on peut démontrer que les espèces en question ont exercé une pression de sélection mutuelle qui est l'origine de la spéciation***. La coévolution est donc plus **difficile à montrer**.

◆ Les **interactions interspécifiques étroites, durables et spécialisées** que sont les **symbioses** ou des **parasitismes** sont des cas privilégiés d'observation de la **cospéciation** et de la **coévolution**.



Un exemple de cospéciation entre Figuiers (Ficus) et les Hyménoptères les pollinisant (*Ceratosolen*)

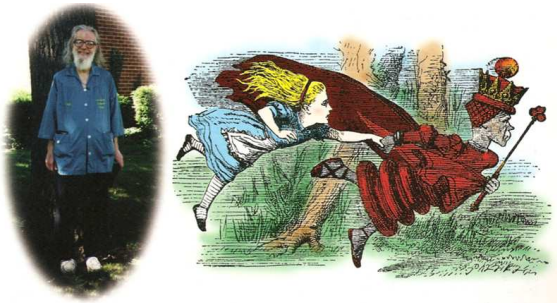
http://cnx.org/content/m34732/latest/ (consulté en septembre 2013)

**** Exemple théorique pour comprendre en quoi une cospéciation n'est pas forcément une coévolution :*** *les Puces qui restent sur un type de Mammifère vont continuer à échanger des gènes avec les Puces qu'elles rencontrent sur ce Mammifère, se séparant ainsi progressivement des autres Puces (se trouvant sur d'autres Mammifères) mais sans que la Puce ne s'adapte particulièrement au Mammifère qui l'héberge. Il peut donc y avoir séparation des populations de Puces en fonction de l'hôte qu'elles occupent (**cospéciation** Puces-Mammifères : les deux vont évoluer parallèlement) mais sans adaptation particulière de la part des Puces ou des hôtes (ce qui serait une **coévolution**).*

b. Course aux armements et théorie de la Reine rouge

◆ Les **interactions** des organismes avec l'**environnement abiotique** ou avec les **congénères de la même espèce** (sélection sexuelle, compétition pour les ressources...) ont longtemps été présentées comme les **principaux moteurs de sélection naturelle** et donc d'évolution. Dans un article de **1973** (pour lequel l'auteur dut créer une nouvelle revue scientifique car aucune autre n'accepta son papier), **Leigh Van Valen** rappelle et montre que ***les relations interspécifiques aussi sont un moteur important de sélection***.

◆ *Van Valen constate que* ***les taux d'extinction d'espèces*** *sont constants dans l'évolution, ce qui laisse à penser que* ***les nouveautés produites par l'évolution ne sont pas tellement plus efficaces dans la survie que les anciens attributs***. *L'auteur l'explique par une* ***course aux armements*** *(= c'est-à-dire une course aux innovations, une* ***course aux adaptations) entre les espèces***. *Ainsi, si la sélection naturelle favorise les prédateurs les plus rapides, elle favorise aussi les proies les plus rapides, ce qui a pour résultat un* ***rapport de forces inchangé*** *entre les espèces.* ***La course aux armements permet juste de « rester dans la course » et de survivre.*** *Cela se vérifie particulièrement dans les* ***interactions durables (symbioses, parasitisme...)*** *où* ***la spécificité de l'interaction favorise la coévolution***.



1. LEIGH VAN VALEN *(à gauche)* a proposé, dans un article paru en 1973, d'expliquer la complexification du vivant par une « course » entre les êtres vivants, où chaque espèce reste en deçà de son optimum adaptatif en raison des innovations continuelles de ses compétiteurs. Un tel mouvement auto-entretenu ne rend pas les espèces « meilleures », ce qui explique que la probabilité d'extinction ne varie pas en fonction de l'âge de la lignée évolutive. Leigh Van Valen a baptisé son hypothèse du nom de la Reine Rouge, le personnage de Lewis Caroll qui entraîne Alice, passée *De l'autre côté du miroir*, dans une course immobile ; Alice s'étonne : « Dans notre pays, si l'on courait très vite pendant longtemps, comme nous venons de le faire, on arrivait généralement quelque part, ailleurs. » « Un pays bien lent ! », répond la Reine. « Tandis qu'ici, il faut courir de toute la vitesse de ses jambes pour simplement rester là où l'on est. Si l'on veut aller quelque part, ailleurs, il faut courir au moins deux fois plus vite que ça ! »

L. Van Valen (1935-2010) et la Reine rouge

D'après Combes *in* Le Guyader (1998)

◆ De tempérament joueur, Van Valen baptise son hypothèse « **la Reine rouge** », en référence au **personnage de Lewis Caroll dans *De l'Autre côté du Miroir*** (suite d'*Alice au Pays des Merveilles*). Dans un chapitre du livre, **Alice et la Reine rouge se retrouvent à courir rapidement mais sans avancer** (car le monde tourne autour d'elles), simplement **pour rester à la même place**, un peu comme *les organismes vivants qui s'adaptent en permanence de manière à rester dans la course et à survivre face aux espèces avec lesquelles ils interagissent.*

La fleur de sauge (coupe longitudinale).

L'ovaire est surmonté du style plaqué sous la lèvre supérieure. Quand l'insecte pollinisateur pénètre dans le tube de la corolle, il pousse la charnière et fait basculer les anthères qui viennent au contact du dos de l'insecte et y déposent leur pollen.

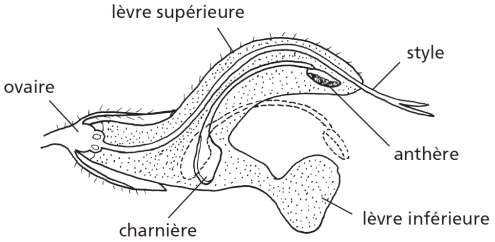


FIGURE 25. Dispositif de bascule des étamines à charnière de la Sauge.
D'après Peycru *et al.* (2010b).

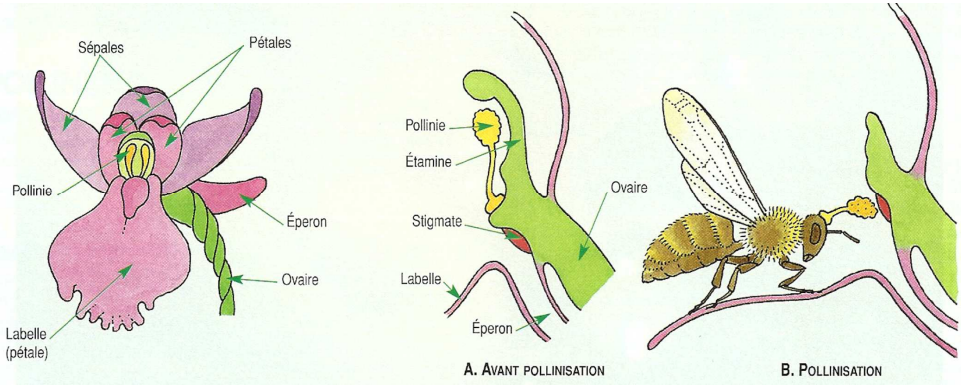
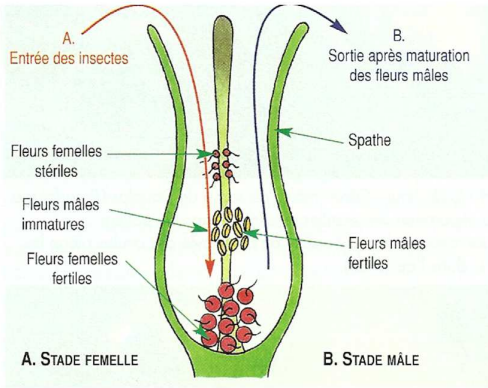


FIGURE 26. Les pollinies, dispositif d'accrochage du pollen chez les Orchidées.
D'après Morère, Pujol *et al.* (2013).



Spadice d'*Arum maculatum*. *Entomophilie – Allogamie.*
Dichogamie – *Protrandrie favorisant l'allogamie.*

FIGURE 27. Le spadice (chauffant et odoriférant) de l'*Arum*.
D'après Morère, Pujol *et al.* (2013).

⮝ **FIGURE 28. Pseudocopulation d'une Abeille (Andrène) sur une Orchidée.**
https://insecte.org/forum/viewtopic.php?t=72534 (consultation février 2017).

γ. L'existence d'autres modalités (hydrogamie, autres zoogamies…) [*pour information*]

- On peut citer **d'autres agents** pouvant assurer la **pollinisation** :
  - ***L'eau*** (**hydrogamie = hydrophilie**), notamment chez diverses plantes aquatiques.
  - ***D'autres animaux*** (autre **zoogamies** = « zoophilies » – *second terme à éviter !*) : Oiseaux (ornithogamie, comme les Colibris tropicaux), Araignées (arachnogamie)…

δ. Bilan : comparaison anémogamie / entomogamie

⮟ **TABLEAU I. Anémophilie vs. entomophilie.** D'après MEYER *et al.* (2008)

	Fleur anémophile	Fleur entomophile
Exemples	*Poa* (Poacées)	*Ophrys* (Orchidacées)
Morphologie	Fleur discrète, terne, sans parfum, ni odeur, ni nectar. Étamines exposées au vent, stigmates plumeux	Fleur voyante petite en inflorescence ou grande et isolée, de formes très diverses. Couleurs vives, parfum, odeur, nectar (cf. chapitre 6)
Pollen	Production d'une grande quantité de petits grains de pollen lisses dispersés à grande distance	Production plus réduite de gros grains de pollen à exine très ornementée adhérant au pollinisateur. Dispersion à courte distance
Type de végétaux	Anémophilie fréquente chez les plantes monoïques (arbres en particulier) + Poacées hermaphrodites	Entomophilie fréquente chez les plantes dioïques et hermaphrodites

Pas de généralisation abusive !

d. L'existence fréquente de mécanismes limitant l'autogamie et favorisant l'allogamie (et donc l'hétérozygotie)

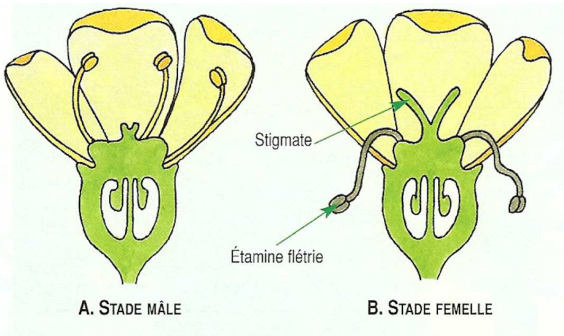
- L'**allogamie** accentue notoirement le **brassage génétique** par rapport à l'**autogamie** (en effet, bien qu'il y ait brassage, c'est toujours le **génome d'un même individu** qui est concerné dans l'**allogamie**). Ainsi, la **fécondation croisée augmente la probabilité d'hétérozygotie** sur les **loci**, gage d'**adaptabilité** des populations.
- Si l'**allogamie** est fréquente, c'est qu'elle est **favorisée** par divers mécanismes.

α. La séparation spatiale des fleurs mâles et femelles sur des individus différents : la dioécie

- Bien que **rare** (**5 % des Angiospermes**), la **dioécie** oblige *de facto* à la **fécondation croisée** puisque les **fleurs mâles** et les **fleurs femelles** sont portées par des **pieds différents**.

β. La séparation temporelle des structures mâles et femelles : la dichogamie (protogynie, protandrie)

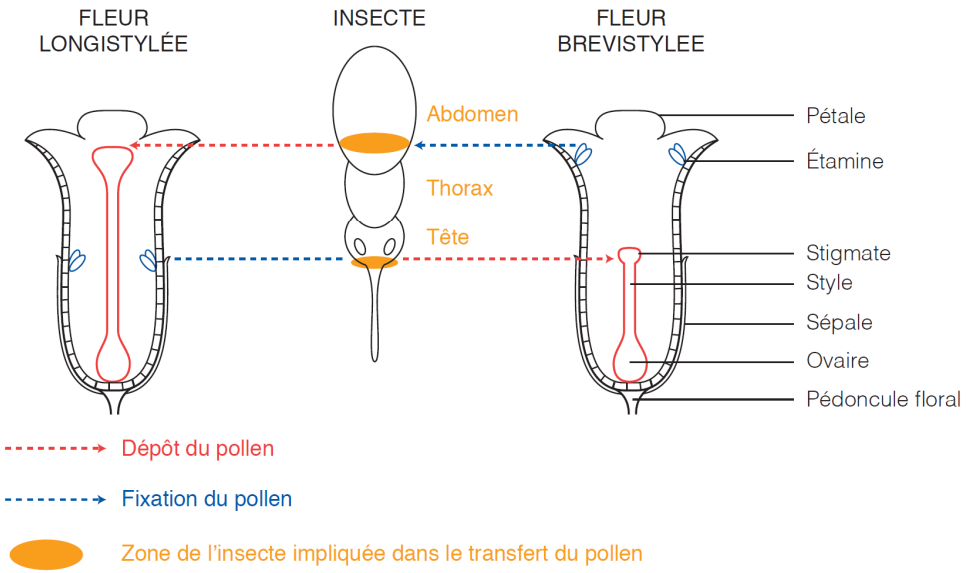
- Certaines **espèces hermaphrodites** ou **monoïques** sont **dichogames**, c'est-à-dire que ***les pièces (ou fleurs) mâles et les pièces (ou fleurs) femelles n'arrivent pas à maturité au même moment au sein d'une même fleur (ou d'un même pied)***. Ce peut être ***les organes femelles qui sont premiers*** (**protogynie**) (ex. Rosacées, Poacées, Plantain…) ou bien ***les organes mâles*** (**protandrie**) (ex. Sauge, certaines Apiacées… figure 29). Dans les deux cas, la **fécondation croisée** est alors imposée.



⮝ **FIGURE 29. Un exemple de fleur protandre (Apiacée).**
D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2013).

γ. Des obstacles morpho-anatomiques à l'autofécondation : les autoincompatibilités hétéromorphes (exemple des fleurs hétérostylées de Primevère)

- On appelle **autoincompatibilité** la ***situation où des fleurs hermaphrodites (ou des fleurs monoïques) ne peuvent pas s'autoféconder, bien que les organes mâles et femelles soient à maturité en même temps***.
- Si ***la cause réside dans des obstacles de type morphologique et/ou anatomique***, on parle alors d'**autoincompatibilité hétéromorphe**.



photographie des deux morphes de primevères : longistylé à gauche et brévistylé à droite.
représentation schématique d'une coupe longitudinale de fleurs longistylée et brévistylée avec position relative de l'insecte pollinisateur. (Cliché D. Busti, ENS de Lyon)

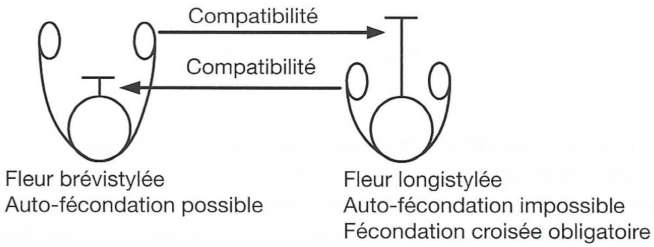
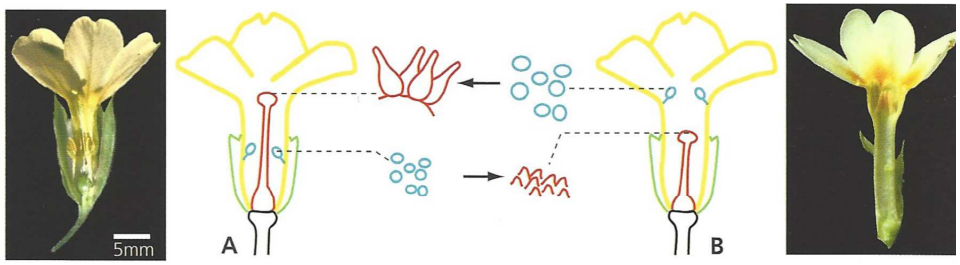


FIGURE 30. Hétérostylie des Primevères : cliché, schéma précis, schéma simple. D'après SEGARRA *et al.* (2014) et DENŒUD *et al.* (2011).



Hétérostylie de la primevère (*Primula sp.*, Primulacées)
A. fleur longistylée à grandes papilles stigmatiques et petit pollen. **B.** fleur brévistylée à petites papilles stigmatiques et grand pollen. Les flèches indiquent la pollinisation croisée.

FIGURE 31. Hétérostylie des Primevères : taille du pollen et des papilles stigmatiques associées. D'après MEYER *et al.* (2011).

- Exemple : chez la **Primevère**, on note :
  - Des phénomènes de **longistylie** (***pistil long***, **étamines** situées **au milieu** de la **corolle tubulaire**) et de **brévistylie** (***pistil court***, **étamines** situées **en haut** de la **corolle tubulaire**) : on parle d'**hétérostylie** des **fleurs**. L'**Insecte** met donc **mécaniquement en contact** le **pollen prélevé en hauteur** avec les **stigmates en hauteur**, et le **pollen prélevé en profondeur** avec des **stigmatiques en profondeur** (figure 30), ce qui favorise l'**allofécondation**. Ce **mécanisme seul** n'est toutefois **pas suffisant** pour garantir la **fécondation croisée**.

Problème : **certains auteurs** se sont quand même dit qu'un tel **dispositif était peu convaincant** et **n'évitait pas complétement les transferts de pollen** au sein d'une **même fleur**. Aussi, on a recherché **d'autres obstacles** qui pourraient **se superposer à l'hétérostylie** qui sont ci-après :

  - Des **papilles stigmatiques** et des **grains de pollen** de **tailles différentes** entre les **fleurs longistylées** et **brévistylées** (figure 31) : les fleurs longistylées présentent un **pollen de petite taille** qui n'est pas compatible avec les g**rosses papilles stigmatiques** de son stigmate, alors que les **fleurs brévistylées** présentent symétriquement un **gros pollen** et des **petites papilles**. En revanche, le **petit pollen** des premières fleurs peut **féconder** les **petites papilles** des secondes, et inversement le **gros pollen** des secondes fleurs peut **féconder** les **grosses papilles** des premières.
  - Des phénomènes de **reconnaissance moléculaire** impliquant des petits oligosaccharides.

δ. Des obstacles moléculaires à l'autofécondation : les autoincompatibilités homomorphes (reposant sur un complexe S pluri-allélique)

- Si ***la cause d'une autoincompatibilité ne réside pas dans des obstacles de type morpho-anatomiques mais repose sur des obstacles moléculaires***, on parle alors d'**autoincompatibilité homomorphe** (en ce sens où les fleurs concernées ont la même morphologie).
- Ces **incompatibilités** sont gouvernées par un **locus multiallélique** : le **gène S** (*Self incompatibility*). ***Pour que le pollen puisse germer ou croître, il faut qu'il exprime un ou deux allèles différents des deux allèles exprimés par la plante réceptrice du pollen***, ce qui rend de fait **impossible** l'autofécondation.

- On distingue **deux types d'autoincompatibilités** : le **type sporophytique** et le **type gamétophytique** (figure 32).

*Les **modèles moléculaires** expliquant ces autoincompatibilités sont explicitement **hors programme**. Ils font intervenir des **molécules de signalisation (produits S)** qui **activent ou inhibent des voies de transduction** à l'origine de la **germination du tube pollinique** ou de son **blocage**.*

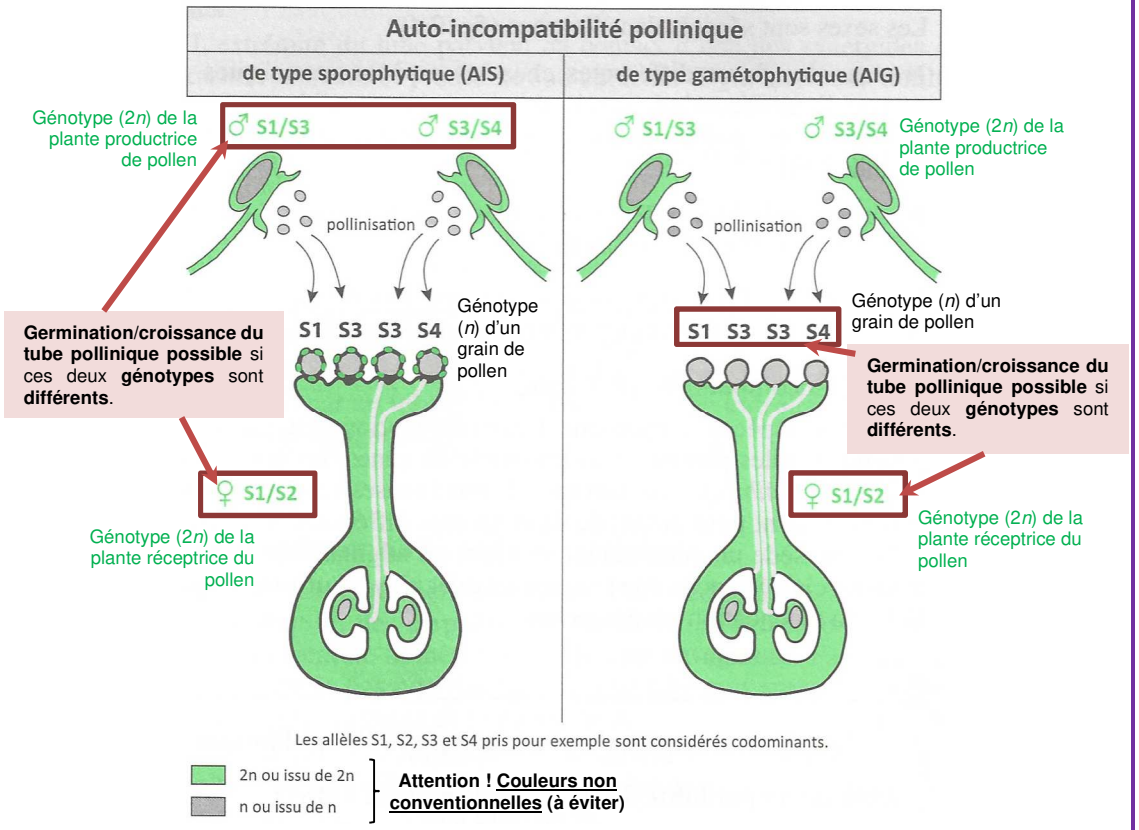


FIGURE 32. Autoincompatibilités sporophytique et gamétophytique.
D'après CHASSANY *et al.* (2012), précisé.
Attention, couleurs à modifier (diploïde → rouge, haploïde → vert).

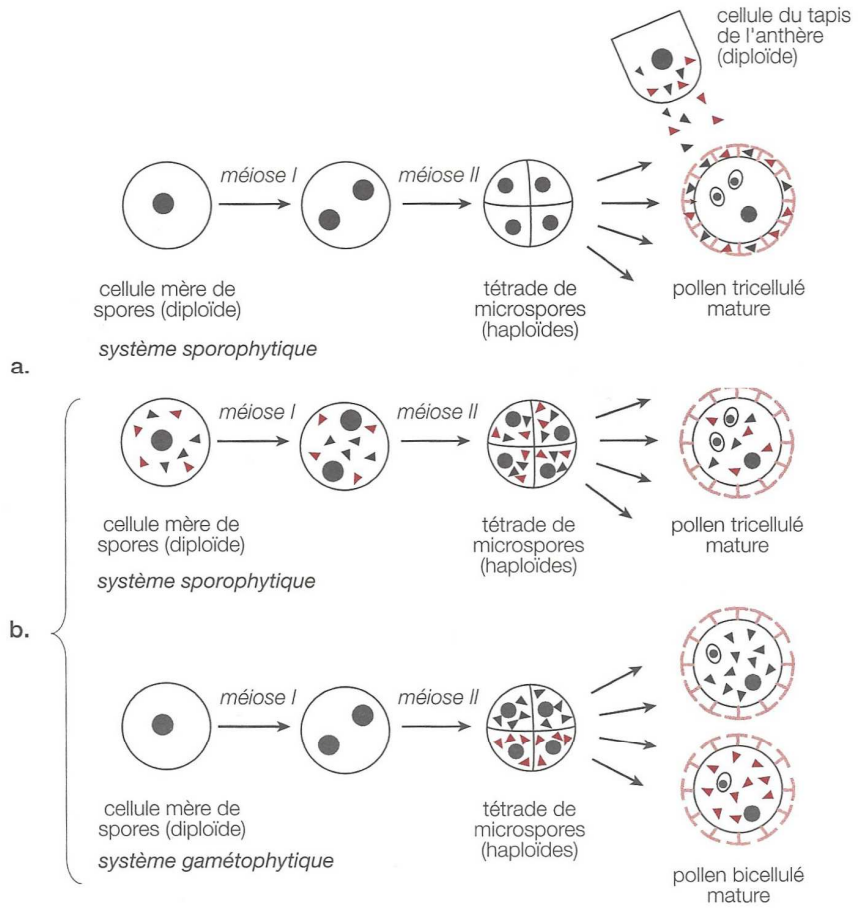
i. Les autoincompatibilités sporophytiques (AIS) (exemple du Chou)

- Dans le cas d'une **autoincompatibilité sporophytique**, ***les molécules de signalisation présentes dans la paroi pollinique sont codées par le génotype (diploïde) de la plante (= sporophyte) car produites en totalité ou en partie par le tapis de l'étamine*** (encadré B), ce qui implique que les **deux allèles S de la plante productrice** de **pollen** soient **différents** des **deux allèles de la plante réceptrice** du pollen pour que la **germination** ou la **croissance** du **tube pollinique** – et donc *in fine* la **fécondation** – soit **possible** (figure 32).

En réalité, il existe des **situations plus complexes** où **certains allèles** sont **récessifs** par rapport à **d'autres** qui les **dominent**… mais il semble exclu de rentrer dans de tels détails.

Encadré B Origine des composés S dans les pollens concernés par les autoincompatibilités sporo- ou gamétophytiques

Pour information – d'après KLEIMAN (2001)



Différentes hypothèses expliquant l'origine des produits des allèles *S*.— a. Les produits des 2 allèles *S* (triangles noirs et triangles rouges) sont issus des cellules diploïdes du tapis de l'anthère et sont présents dans le grain de pollen mature. **b.** Les produits *S* sont synthétisés dans les cellules à l'origine du grain de pollen, soit avant la méiose, soit après la méiose ; dans le premier cas les produits des 2 allèles *S* sont présents dans le grain de pollen, dans le second cas les produits d'un seul allèle *S* sont présents dans le grain de pollen. (Modifié d'après Newbigin et coll., *The Plant Cell*, 5, 1993, pp. 1315–1324.)

- Le **modèle historique** étudié est le **Chou** *Brassica* ; on connaît cette autoincompatibilité chez de nombreuses autres **Brassicacées** et chez les **Astéracées**.

ii. Les autoincompatibilités gamétophytiques (AIG) (exemple du Tabac)

- Dans le cas d'une **autoincompatibilité gamétophytique**, ***les molécules de signalisation présentes dans la paroi pollinique sont codées par le génotype (haploïde) du grain de pollen (= gamétophyte) car produites en totalité par le grain de pollen lui-même (ou la microspore en amont)*** (encadré C), ce qui implique que seul **l'allèle S porté par le grain de pollen** soit **différent** des **deux allèles de la plante réceptrice** du pollen pour que la **germination** ou la **croissance** du **tube pollinique** – et donc *in fine* la **fécondation** – soit **possible** (figure 32).
- Le **modèle historique** étudié est le **Tabac** *Nicotinia* ; on connaît cette autoincompatibilité chez les **Solanacées**, les **Liliacées** et les **Fabacées**.

ε. Des obstacles mécaniques à l'autofécondation : l'hercogamie (exemple chez les Orchidacées)

- Pouvant être **rapprochés de l'autoincompatibilité hétéromorphe**, il existe des ***obstacles mécaniques empêchant la mise en contact du pollen d'une fleur hermaphrodite avec son propre stigmate*** : c'est l'**hercogamie** (du gr. *herkos*, mur).
- Par exemple : chez les **Orchidées** (= Orchidacées), ***les pollinies sont séparées du stigmate par une pièce florale*** nommée **rostellum** (figure 33 – revoir aussi la figure 26, page 14).

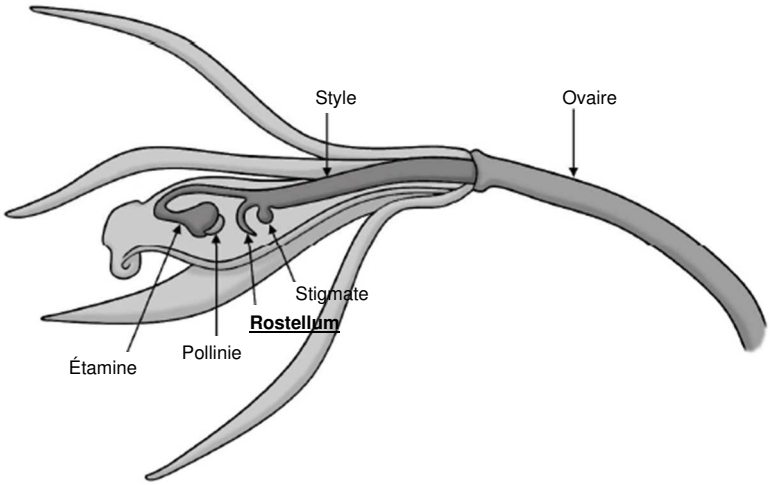


FIGURE 33. La fleur de Vanille (Orchidée) en coupe longitudinale montrant le rostellum. D'après Baccalauréat scientifique, épreuve de SVT, session 2015, Amérique du Sud.

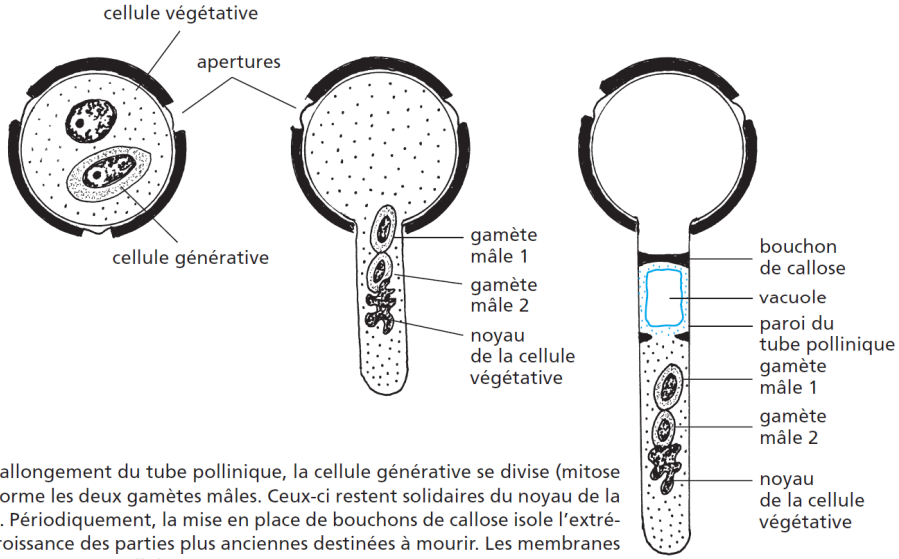
2. La germination du tube pollinique, sa croissance et la double fécondation : la siphonogamie

- On appelle **siphonogamie** le ***processus de fécondation qui fait suite à la germination et la croissance d'un tube pollinique apportant le gamète mâle, voire les gamètes mâles en l'occurrence chez les Angiospermes***.

Ce processus s'oppose à la **zoïdogamie** fréquente de **nombreux autres groupes végétaux** où ***un gamète mâle flagellé féconde le gamète femelle***.

a. La réhydratation et la germination du pollen, suite à son dépôt sur le stigmate

- Les processus que nous allons voir à présent font suite au **dépôt du pollen** sur le **stigmate** d'une **fleur compatible**.
- Les **papilles stigmatiques** sécrètent un **mucus adhésif glycoprotéique (mucilagineux)** qui retient les **grains de pollen** et qui est très **riche en eau**. À son contact, le **grain de pollen se réhydrate**, ce qui **augmente la turgescence** de la **cellule végétative** et tend à produire des **excroissances** au niveau des **apertures**, zones de moindre résistance. **Une seule excroissance perdure** (suivant des mécanismes pas forcément bien compris) et est à l'origine du **tube pollinique** (figure 34).



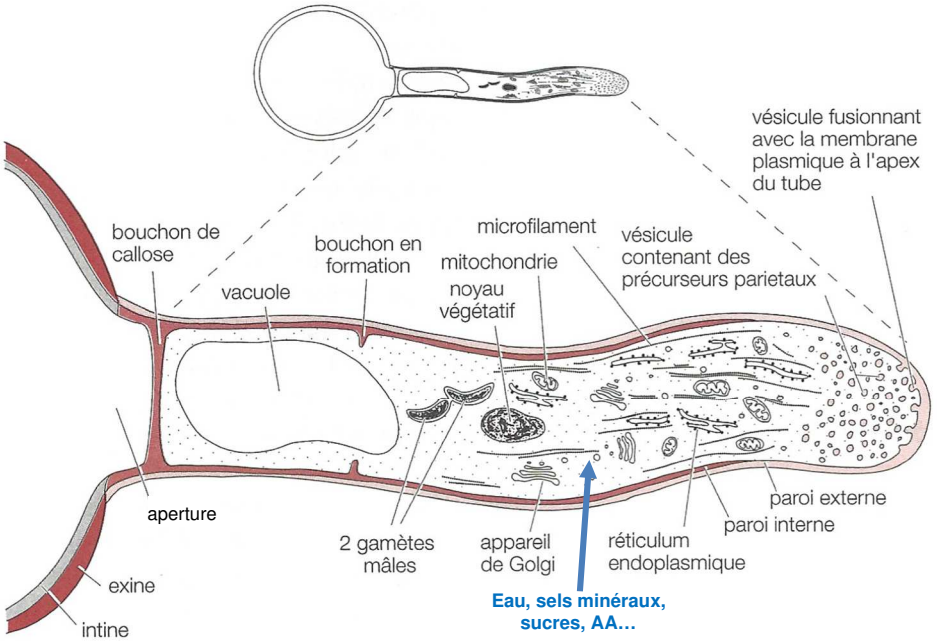
Dès le début de l'allongement du tube pollinique, la cellule générative se divise (mitose gamétogène) et forme les deux gamètes mâles. Ceux-ci restent solidaires du noyau de la cellule végétative. Périodiquement, la mise en place de bouchons de callose isole l'extrémité vivante en croissance des parties plus anciennes destinées à mourir. Les membranes cellulaires adossées aux parois cellulaires ne sont pas représentées.

FIGURE 34. Le grain de pollen et sa germination. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

b. La croissance du tube pollinique, un processus complexe permis par une turgescence, guidé par des interactions moléculaires et s'accompagnant d'une synthèse de composés pariétaux

- Le **tube pollinique germe** et **croît** au sein du **tissu stigmatique** puis du **style**.

Rapidement, souvent peu de temps après la **germination** du **tube pollinique**, la **cellule générative** des **pollens bicellulés** subit une **mitose** à l'origine des **deux gamètes mâles**.
*Bien entendu, **cette mitose n'existe pas dans les pollens tricellulés** puisqu'elle est **déjà intervenue en amont**, dès la **formation** du grain de pollen dans les **anthères**.*

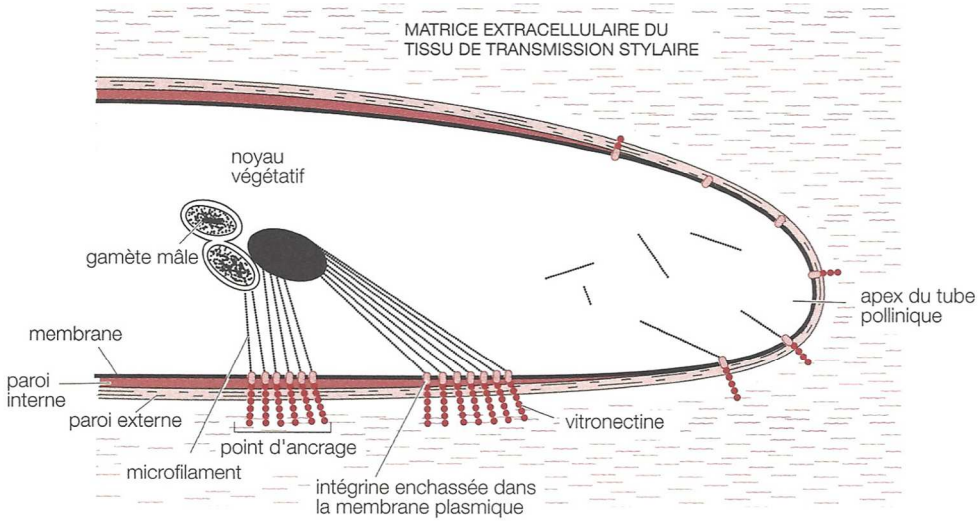


Représentation schématique d'un tube pollinique en croissance (organites non à l'échelle).— À l'apex du tube, la paroi est constituée d'une seule couche, la paroi externe, perméable. En arrière, elle est doublée d'une seconde paroi, formée plus tard, la paroi interne. (Modifié d'après Mascarenhas, *The Plant Cell*, 5, 1993, pp. 1303–1314 et d'après Bedinger et coll., *Trends in Cell Biology*, 4, 1994, pp. 132–138.)

FIGURE 35. <u>Mécanismes de la croissance pollinique</u>. D'après KLEIMAN (2001).

- Le **tube pollinique** s'accroît par **expansion de la cellule végétative** dont la **membrane plasmique** et **l'intine s'allongent** de concert. L'**élongation du tube pollinique** (figure 35) suppose :

  - **<u>1</u>/** Une **orientation de la croissance** permise par :
    - l'**orientation des fibres de cellulose** qui favorise le profilage allongé du tube pollinique ;
    - la **minceur de la paroi à l'apex**, qui **favorisent l'expansion** de la cellule **à l'apex** du **tube pollinique** (figure 35) ;
    - l'**accrochage** du **tube pollinique** (en partie apicale) sur des **composés pariétaux et membranaires** des **cellules du style** qui **guident la croissance** (figure 36) ;
    - l'existence de ***substances chimiques attractives vis-à-vis du tube pollinique, de plus en plus concentrées à mesure qu'on s'approche de l'ovule*** : il s'agit de **chimiotactisme** (= ***mouvement – ici, plutôt croissance – orienté[e] par la répartition spatiale d'une substance chimique***).



Modèle de croissance guidée du tube pollinique dans le tissu de transmission.— À l'apex, le cytosquelette est désorganisé, les intégrines sont peu denses et certaines ne sont pas liées à des vitronectines. Elles peuvent diffuser dans le membrane plasmique. En arrière de l'apex, le cytosquelette est très organisé, les intégrines sont regroupées et fortement liées au cytosquelette et aux vitronectines. Les intégrines sont peu mobiles dans la membrane plasmique. (Modifié d'après Lord et Sanders, *Developmental Biology*, 153, 1992, pp. 16–28.)

FIGURE 36. <u>Quelques molécules impliquées dans la croissance pollinique [*pour information*]</u>. D'après KLEIMAN (2001).
*On peut noter que les **gamètes mâles** sont **associés** au **noyau végétatif**, lui-même **tracté** par le **cytosquelette**.*

  - **<u>2</u>/** Le maintien d'une **turgescence du tube pollinique**. Cela est permis par :
    - **l'entrée d'eau spontanée** par **osmose** dans la **cellule végétative**, possédant une **osmolarité plus élevée** que les **tissus du style** (figure 35) ;
    - une **vacuolisation forte** de la **partie distale** de la **cellule générative** qui fait **effet de poussée** (figures 34-35) ;
    - la **formation régulière** de ***parois transverses qui obturent le tube en aval et condamnent les portions anciennes***, isolant la **cellule végétative (vivante et turgescente)** des **zones devenues « inutiles »** dans le tube pollinique qui **meurent** rapidement : ces **parois** sont les **bouchons de callose** (figures 34-35).

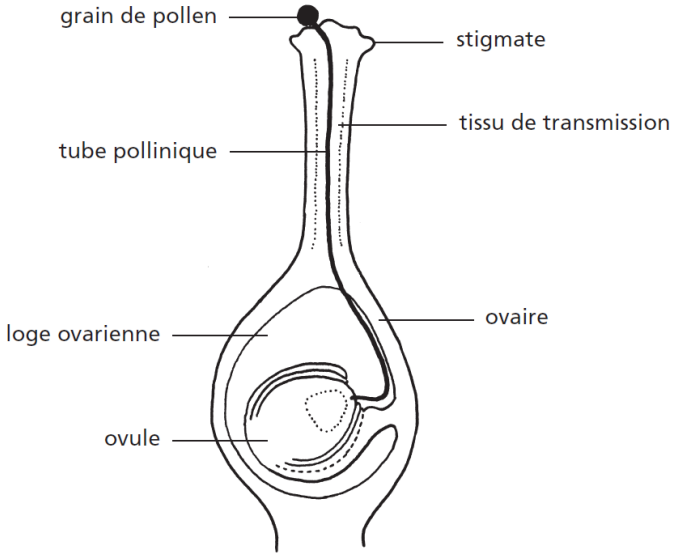
  - **<u>3</u>/** L'**exocytose** de **vésicules golgiennes** remplies de **composés pariétaux** au **pôle apical** qui assurent la **mise en place d'une nouvelle paroi** (+ **synthèse membranaire de cellulose**) en même temps que l'**exocytose** permet d'accroître la **taille de la membrane en élongation** par **adjonction de membrane** justement (figure 35).

- **4/** La sécrétion apicale d'enzymes (notamment des **pectinases**, en lien avec le **caractère hautement gélifié du parenchyme du style**) qui **digèrent** ou du moins **affaiblissent la paroi végétale** des cellules du **style**, facilitant ainsi **l'avancée** du **tube pollinique**.

Selon les cas, le **style** peut présenter un **tube creux** à la **surface** duquel se développe le **tube pollinique** ou **être plein**. Le ***parenchyme très gélifié au sein duquel (ou sur lequel, en cas de tube creux) s'effectue la croissance pollinique*** peut être appelé **tissu de transmission** ou **tissu de conduction**.

- Notons que la **croissance du tube pollinique** est un **processus rapide** (**1,5 à 3 mm/h** en moyenne – jusqu'à 10 mm/h chez le Maïs).
- Comme on peut s'y attendre, la **croissance du tube pollinique** est hautement **consommatrice d'énergie** et les **mitochondries** de la **cellule végétative** sont fortement sollicitées. Les **maigres réserves du grain de pollen** ne lui suffisent pas à l'accomplissement de sa **longue croissance** et il **prélève** les **nutriments** dont il a besoin (**eau**, **glucides**, **acides aminés**, **ions**…) au niveau du **style** (parenchymes + tissus conducteurs) (figure 35) : on peut dire que ***le tube pollinique parasite le pistil***.

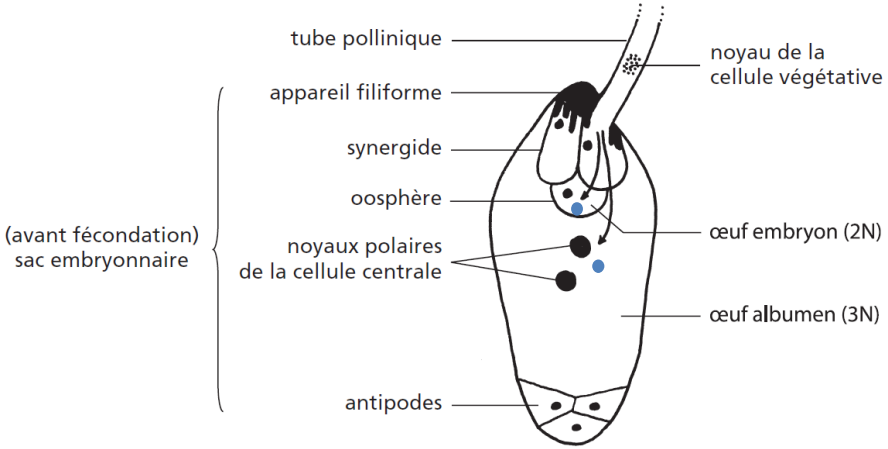
c. La double fécondation, un processus à l'origine d'un embryon principal et d'un embryon accessoire (que l'on peut considérer comme vivipares)



La siphonogamie et le trajet du tube pollinique.

Sur cette figure, le tube pollinique apparaît sous la forme d'un trait épais mais il ne faut pas oublier que seule l'extrémité en croissance est vivante. Quand elle pénètre dans l'ovule, les parties amont sont mortes.

FIGURE 37. Trajet complet du tube pollinique. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).



La double fécondation.

Elle est ainsi qualifiée car les deux gamètes mâles participent à la formation de deux zygotes différents : le zygote principal résulte de la fusion de l'oosphère et d'un gamète mâle alors que la zygote accessoire résulte de la fusion de la cellule centrale et de l'autre gamète mâle. L'une des deux synergides joue là le rôle de cellule de transfert.

FIGURE 38. La double fécondation. D'après PEYCRU *et al.* (2010b), modifié.
En bleu : noyaux des gamètes mâles.

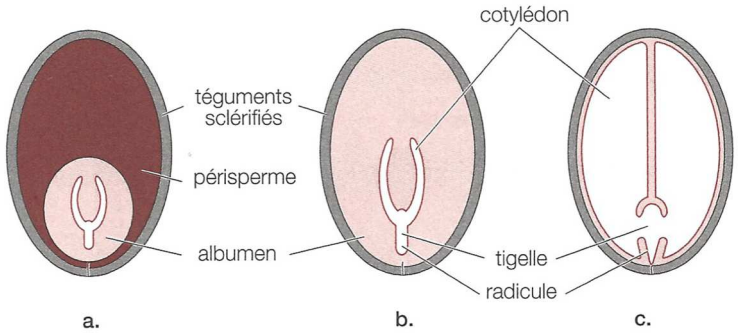
- Le **tube pollinique** poursuit sa **croissance** jusqu'au **sac embryonnaire** (figure 37).
- **L'extrémité du tube pollinique pénètre par une des deux synergides** et traverse **l'appareil filiforme** (*à fonction inconnue : il faciliterait l'entrée du tube pollinique*). Au contact du cytoplasme, sa **paroi terminale** est **lysée** enzymatiquement, ce qui conduit à la **décharge des deux gamètes mâles** (le noyau végétatif dégénère) (figure 38) :
  - L'un des gamètes mâles migre alors vers l'**oosphère** et la féconde, ce qui génère le ***zygote principal diploïde à l'origine de l'embryon*** qui est à l'origine d'un **nouvel individu de type sporophytique**.
  - L'autre gamète mâle migre vers la **cellule centrale** et la féconde, ce qui génère un ***zygote accessoire triploïde à l'origine de l'albumen***.
- Il y a donc bien **double fécondation**.
- Comme ***le développement embryonnaire et l'albuminogenèse s'effectuent au sein de la plante-mère***, on peut parler d'une forme de **viviparité**.
- Après la **fécondation**, les **synergides** et les **antipodes dégénèrent**. Le **tube pollinique**, quant à lui, **se dessèche** avec le **style** et le **stigmate**.

D. La formation des semences (graines et fruits) et leur dissémination chez les Angiospermes

Capacités exigibles	✓ **Décrire** les devenirs du sac embryonnaire fécondé, de l'ovule et de la fleur, sans connaître les mécanismes de ces évolutions ✓ **Identifier** les caractéristiques des fruits en lien avec les modalités de la dissémination. ✓ **Montrer** que les modalités de reproduction sexuée des Angiospermes sont liées à leur mode et milieu de vie.

1. Des graines dérivant chacune d'un ovule

- Un **ovule fécondé** devient une **graine** :
  - Les ***téguments de l'ovule*** (parfois appelés le **spermoderme**) deviennent le **tégument de la graine**.
  - Le **zygote principal** donne **l'embryon principal** et donc **la plantule**.
  - Le **zygote accessoire** donne l'**albumen**, un ***tissu de réserve triploïde***.
- Profitons de l'occasion pour rappeler qu'il existe les **types de graines** suivants chez les **Angiospermes** (figure 39) :
  - Les **graines albuminées** comme celle du Ricin. ***L'albumen y est développé et constitue le tissu de réserve***. *Le nucelle a disparu.*
  - Les **graines exalbuminées** comme celle des Fabacées. ***Les réserves sont localisées dans les cotylédons, transformés en tissus d'accumulation***. *L'albumen et le nucelle ont été consommés par le développement embryonnaire.*
  - Les **graines à périsperme** sont des ***graines (plutôt rares) chez lesquelles le nucelle n'a pas été complètement digéré et forme un tissu de réserve***, le **périsperme**. *Le périsperme peut être le* ***seul tissu de réserve*** *ou bien* ***cohabiter avec l'albumen*** *(cas de la graine de Poivrier).*



Différents types de graines.— **a.** Graine à périsperme (Nymphéacées, Caryophyllacées). **b.** Graine albuminée (Poacées, Renonculacées, Apiacées). **c.** Graine exalbuminée (Fabacées, Brassicacées, Astéracées).

FIGURE 39. Typologie des graines. D'après KLEIMAN (2001).

2. Formation et diversité des fruits

a. Le fruit, structure dérivant de l'ovaire

- Les **ovules fécondés** se transforment en **graines** et l'**ovaire** se transforme en **fruit** (figure 40). Les **fruits** sont ainsi les ***structures dérivant de l'ovaire et renfermant la ou les graine***
- Ce phénomène s'accompagne du **flétrissement** (allant parfois jusqu'à la **chute/disparition**) des **autres pièces florales** : **sépales**, **pétales**, **étamines**, **style**, **stigmates** (figure 40).

> Ces **pièces flétries**, quand elles perdurent, sont un **indice** clair de **l'origine ovarienne du fruit** (que vous devez signaler à l'oral).

- La **paroi de l'ovaire** se transforme en ***paroi du fruit*** qu'on appelle **péricarpe** et qui se compose de **trois couches** (figure 40) :
  - L'**épicarpe** : ***couche externe dérivée de l'épiderme externe de la paroi ovarienne***.
  - Le **mésocarpe** : ***couche moyenne dérivant du parenchyme de la paroi ovarienne***.

    C'est la **couche qui se développe** et se gorge de **substances nutritives consommées par les Animaux** dans les **fruits charnus**.
  - L'**endocarpe** : ***couche interne dérivée de l'épiderme interne de la paroi ovarienne***.
- Au sein de l'ovaire, le **placenta** et les **funicules** sont **conservés** et **se développent**, permettant la **nutrition** des **graines en formation** (figure 40).

> Notons que, chez les **fruits complexes** (= **faux-fruits** = **pseudo-fruits**), ***les parties charnues proviennent en partie d'autres pièces florales que l'ovaire, notamment le réceptacle floral*** (qu'on nomme **conceptacle** ***lorsqu'il est concave***).

- Enfin, il existe des **fruits parthénocarpiques** : ce sont ***des fruits qui se développent sans fécondation et dont les ovules ne se développent pas en graines*** (exemples : Bananes cultivées, fruits variés « sans pépins »…) (voir le TP 3.2.). Son **déterminisme** peut être **génétique** (cas des variétés cultivées) ou **accidentel** (par exemple, un accident de gel).

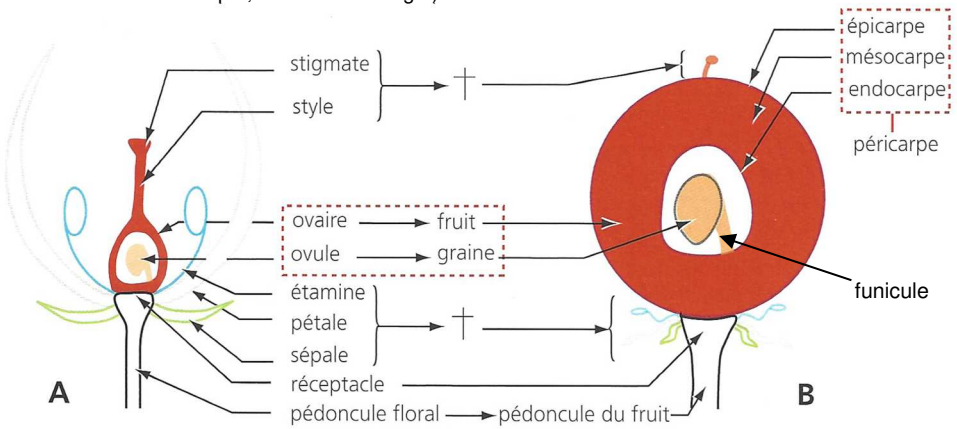


FIGURE 40. De la fleur (A) au fruit (B). D'après MEYER *et al.* (2008).

b. La fructification, un processus en trois temps à médiation phytohormonale

- On peut appeler **fructification** ***l'ensemble des processus aboutissant, à partir d'un ovaire dont les ovules sont fécondés, à un fruit*** ; au **sens large**, ***on y inclut la maturation du fruit***.

On trouvera parfois les termes « **frutaison** » ou « **fruitaison** » mais ils semblent **incorrects linguistiquement**, bien qu'employés notamment dans les **domaines agricoles et techniques**.

En **arboriculture**, on parle de **nouaison** pour désigner ***la conversion de l'ovaire en fruit et le début du développement du fruit***.

α. Un processus en trois temps : mise à fruit, croissance, maturation

- On peut diviser la **formation du fruit** en **trois étapes** :
  - 1/ La **mise à fruit** : il s'agit de ***l'induction de la transformation de l'ovaire en fruit***. Elle fait **suite à la double fécondation** ; il s'agit d'un **processus moléculaire**.
  - 2/ La **croissance** du fruit : il s'agit d'une ***expansion des tissus de l'ovaire permis par un allongement des cellules (= auxèse) de l'ovaire d'un facteur 10 à 100*** (parfois, les tissus de l'ovaire en formation peuvent aussi présenter de la **multiplication cellulaire** ou **mérèse**).
  - 3/ La **maturation** du fruit (ou « **mûrissement** » – *à éviter en botanique*) : il s'agit de la ***dernière phase*** qui comprend :
    - Une ***transformation du péricarpe*** dont les **parois se lignifient** dans les **fruits secs** ou au contraire **se gélifient** dans les **fruits charnus**.
    - Un ***changement de coloration*** : le **fruit**, initialement **vert**, perd ses **pigments photosynthétiques** (notamment les **chlorophylles**) et acquiert de **nouveaux pigments** stockés dans les vacuoles (**flavonoïdes** tels que **flavonols** jaunes, **anthocyanes*** bleues/mauves/rouges…) ou dans des **gouttelettes lipidiques** au sein de **chromoplastes** (souvent des **caroténoïdes** orange à rouges).

      * **Anthocyane = anthocyanine** = mot **féminin** (syn. **anthocyanoside** = mot **masculin** !)
    - [Chez les **fruits charnus** :] une ***accumulation dans les vacuoles de nutriments glucidiques*** (surtout **saccharose**, **fructose**, **glucose**) essentiellement **prélevés** directement dans la **sève élaborée** (mais pouvant être produits localement par **hydrolyse d'amidon**) ainsi que de **molécules aromatiques variées**.
    - [Chez les **fruits dits climactériques**] Une **augmentation sensible de l'activité métabolique globale** et notamment de **l'activité respiratoire**.

      Les **fruits non climactériques** ne présentent ***pas cette augmentation brutale et notoire de l'activité métabolique lors de leur maturation***.

β. Un processus (déclenché par la fécondation) à médiation phytohormonale

- La **double fécondation** induit la **transformation des ovules** en **graines** : il s'ensuit la production d'**auxines**, de **gibbérellines** et de **cytokinines** par les **jeunes embryons**, notamment **l'embryon principal**. Ces **phytohormones** seraient à leur tour **responsables** de la **mise à fruit** puis de la **croissance** du fruit.
- Chez les **fruits climactériques** (et seulement eux !), on note ***la production importante d'éthylène, une phytohormone gazeuse (C_2H_4) qui stimule la maturation du fruit la produisant mais aussi les fruits alentour***.

Cela explique **l'accélération du mûrissement** de certains **fruits placés ensemble**. Notons que les **industriels** utilisent parfois **l'éthylène** pour **accélérer artificiellement** la **maturation** de certains fruits.

Le commencement de la production d'éthylène marque, chez les fruits climactériques, le début de leur maturation : on appelle « **crise climactérique** » ce moment.

c. Diversité des fruits

- La **diversité des fruits** est abordée dans le TP 3.2. (et aussi en partie illustrée dans le TP 5.4.), avec les **subtilités de vocabulaire** qui y sont associées. Une clef de détermination y est associée. *Nous ne reprendrons pas ici toutes ces notions* in extenso, *de manière à ne pas alourdir le cours.*
- Pour faciliter la **mémorisation**, nous proposons toutefois ci-après plusieurs **figures de synthèse** illustrant la **diversité des fruits** (figures 41-43) et un **tableau** (tableau II) qui la résume.
- Prolongeant les paragraphes précédents, l'encadré C montre comment **se forment quelques fruits typiques** ; cela peut être utile pour l'oral.

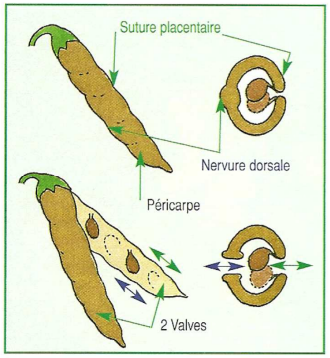


Fig. 1 : Gousse ou légume (Papilionacées).

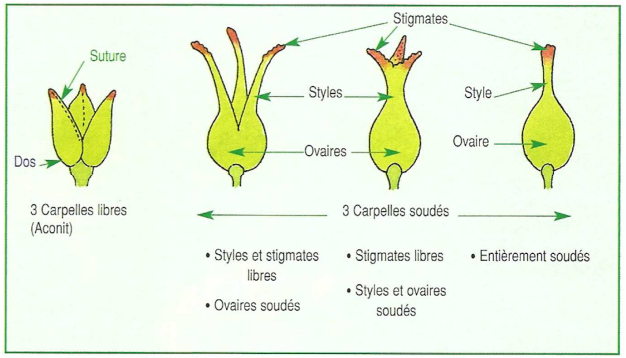


Fig. 2 : Pistils formés de trois carpelles.

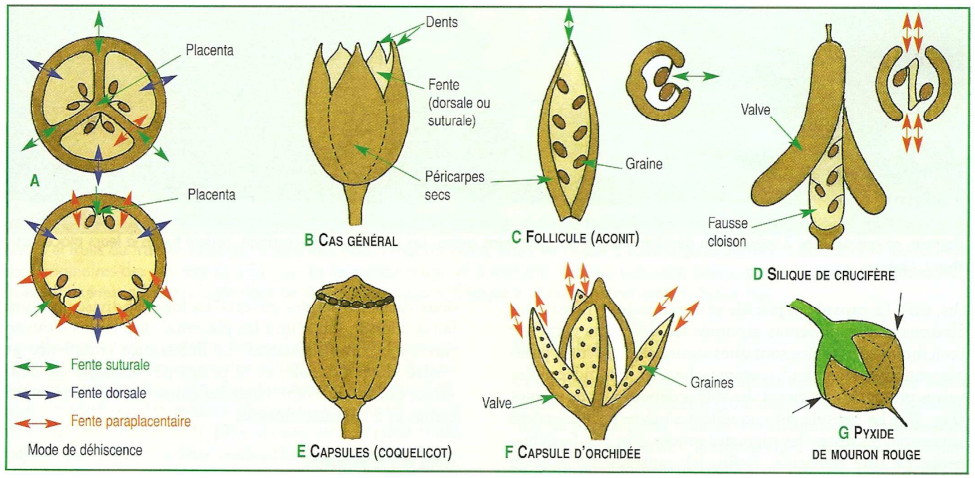


Fig. 3 : Fruits secs déhiscents.

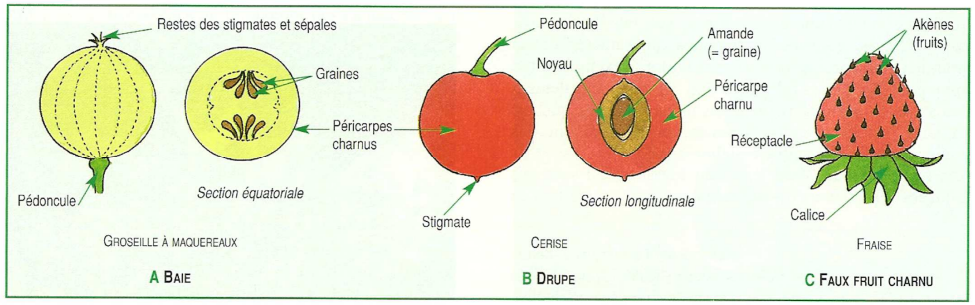
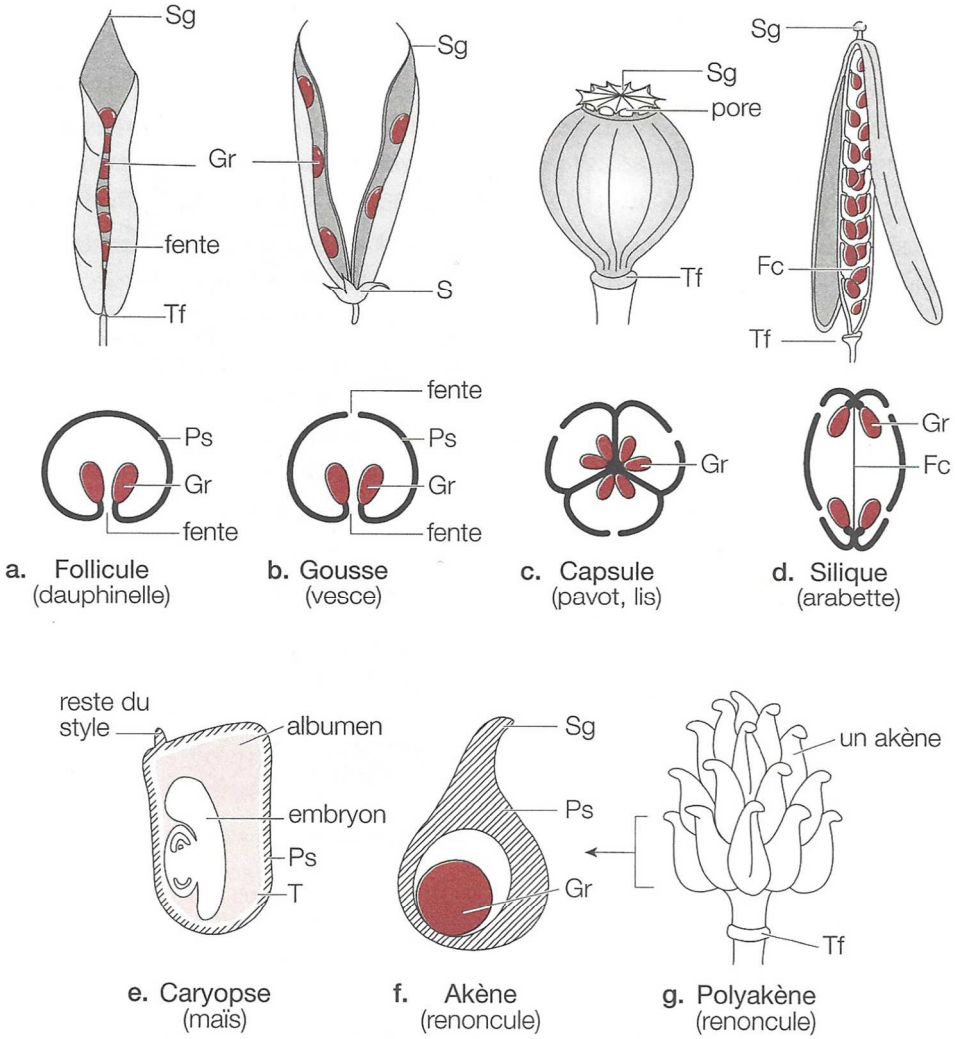


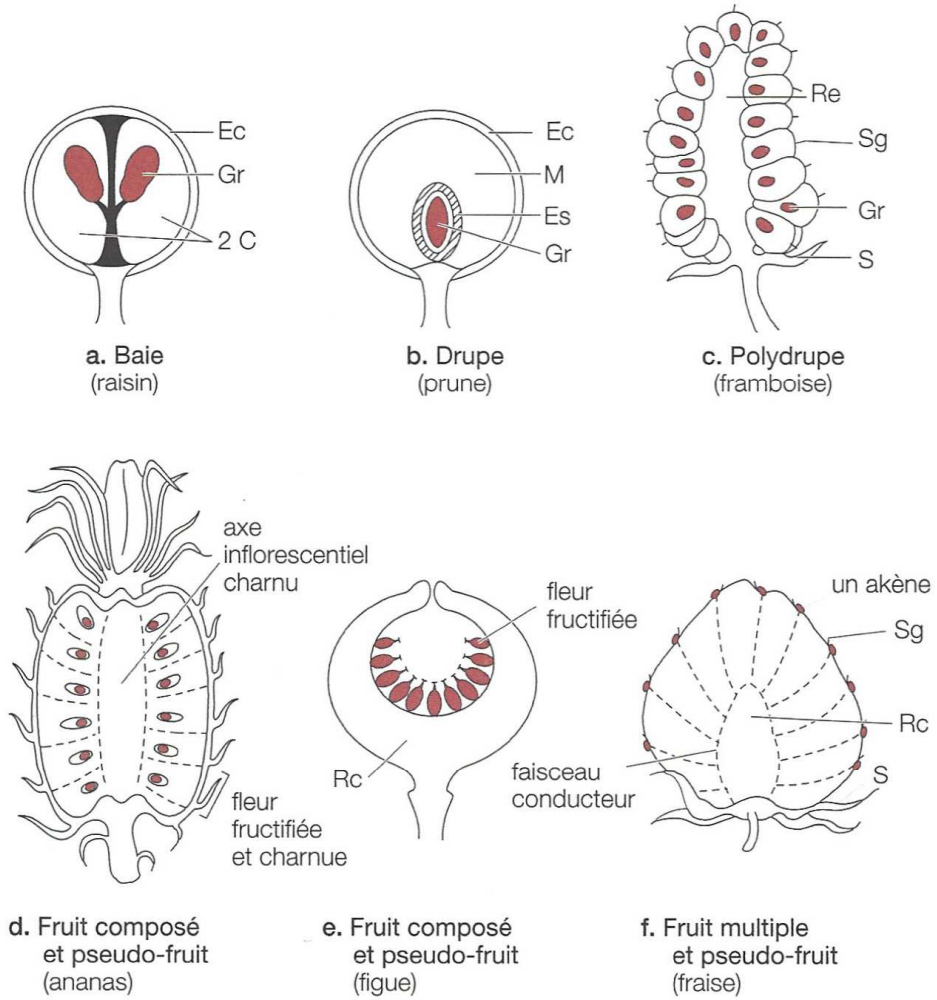
Fig. 4 : Fruits charnus.

FIGURE 41. Les principaux fruits simples (+ un faux-fruit). D'après MEYER *et al.* (2008).



Quelques exemples de fruits secs.— **a** à **d.** Fruits secs déhiscents. **e** à **g.** Fruits secs indéhiscents.
Fc, fausse cloison ; *Gr*, graine ; *Ps*, péricarpe sclérifié ; *S*, sépale ; *Sg*, stigmate ; *T*, tégument de la graine soudée au péricarpe ; *Tf*, trace d'insertion du périanthe et des étamines.

FIGURE 42. Quelques exemples de fruits secs (simples ou multiples). D'après KLEIMAN (2001).



Quelques exemples de fruits charnus.— *C*, carpelle ; *Ec*, épicarpe ; *Es*, endocarpe sclérifié ; *Gr*, graine ; *M*, mésocarpe ; *Rc*, réceptacle charnu de l'inflorescence ; *Re*, réceptacle ; *S*, sépale ; *Sg*, stigmate.

FIGURE 43. Quelques exemples de fruits charnus (simples ou multiples), fruits complexes et fruits composés. D'après KLEIMAN (2001).

TABLEAU II. Les principaux types de fruits. *Original.*

NB : ***un fruit simple qui ne contient qu'une seule graine*** est dit **monosperme** (ou **monospermé**) alors qu'***un fruit simple qui contient plusieurs graines*** est dit **polysperme** (ou **polyspermé**).

Fruit simple = *fruit **unique**, dérivant d'un **ovaire syncarpe** (**1** carpelle ou plusieurs **carpelles soudés**)*	**Fruit charnu** = *fruit dont le **péricarpe** est **hypertrophié** et gorgé de **nutriments souvent sucrés** comestibles par les Animaux*	**Baie (= fruit à pépin[s])** = *fruit dont le **péricarpe** est **complètement charnu*** Souvent polysperme (mais pas toujours !)	
		Drupe (= fruit à noyau[x]) = *fruit dont le péricarpe est charnu sauf **l'endocarpe** qui est **lignifié*** Souvent monosperme (mais pas toujours !)	
	Fruit sec = *fruit dont le **péricarpe** est **fin** et tend à **sécher à maturité***	**Fruit sec indéhiscent** = *fruit dont le **péricarpe** ne présente **pas de zone d'ouverture*** Monosperme	**Caryopse** = *fruit dont le **péricarpe** est **soudé aux téguments de la graine*** [Poacées]
			Akène = *fruit dont le **péricarpe** n'est **pas soudé** aux **téguments de la graine** (graine « libre »)* NB Cas particuliers : **samare** (*présence d'une aile*), **akène à aigrette**…
		Fruit sec déhiscent = *fruit dont le **péricarpe s'ouvre** le long d'**ouvertures préférentielles**, souvent linéaires* Polysperme	**Gousse** = *fruit dérivant d'**un seul carpelle** et présentant **deux fentes de déhiscence longitudinale** (suivant la **suture du placenta**)* [Fabacées]
			Silique = *fruit présentant **quatre fentes de déhiscence longitudinale « paraplacentaire »** (= à côté du placenta) et une **fausse-cloison** (le **replum**) formée à partir des placentas* NB **silicule** (*longueur moins de trois fois plus grande que la largeur*) [Brassicacées]
			Follicule = *fruit dérivant d'**un seul carpelle** et présentant **une seule fente de déhiscence longitudinale** qui est la **suture du carpelle** localisé au niveau du **placenta**.*
			Capsule = *fruit présentant un **autre mode de déhiscence** (**pores**, **couvercle**, **dents**…)*

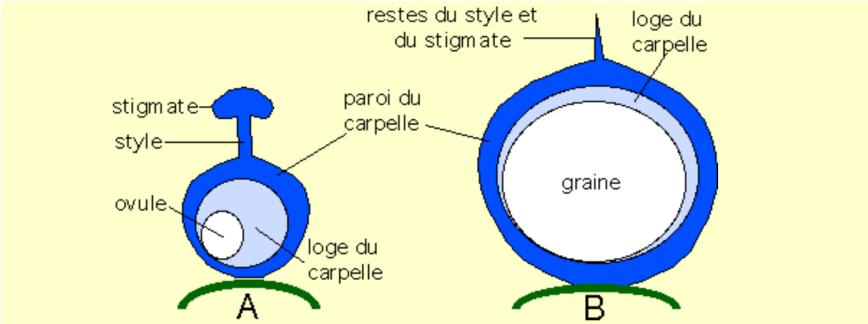
Fruit multiple = *fruit constitué de **plusieurs fruits simples associés**, dérivant d'un **ovaire cœnocarpe** (plusieurs **carpelles libres**)*	**Sec** (**polyakène**, **polyfollicule**…) ou **charnu** (**polydrupe** = **drupéole** …)
Fruit complexe = faux-fruit = pseudo-fruit = *« **fruit** » **charnu** dont les **parties charnues** dérivent **en partie d'autres pièces florales** que l'ovaire, typiquement le **réceptacle** (qu'on nommera **conceptacle** s'il est concave)*	2 cas : - ***Réceptacle soudé** aux **ovaires** (**Piridion** : Pomme/Poire)* - ***Réceptacle non soudé** aux **ovaires** : **graines** visibles **en surface** (ex. Fraise) ou **à l'intérieur d'un conceptacle** (ex. Cynorrhodon des Rosacées)*
Fruit composé = infrutescence = *« **fruit** » **charnu** constitué d'**unités répétitives associées** issues d'une **inflorescence**, **chaque unité** provenant d'**une seule fleur**.*	

Encadré C La formation de quelques fruits

*Pour information ? Me semble **utile pour l'oral***

D'après le site Biologie & Multimédia (Jussieu) *(consultation février 2017)*

Formation d'un akène (← ovaire supère à un ovule) :

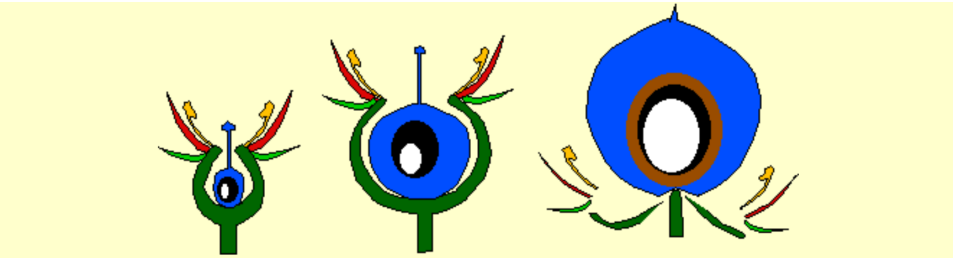


Ovaire uniloculaire contenant un ovule. **Akène, fruit sec uniloculaire contenant une graine.**

Formation d'une drupe (← ovaire infère avec réceptacle non soudé à l'ovaire !) :

Cas traître où l'on penserait le fruit issu d'un ~~ovaire supère~~…

À savoir !



De la fleur au fruit : l'ovaire est infère non adhérent. Au cours de la maturation les pièces florales ainsi que le conceptacle deviennent caducs. La paroi du fruit dérive donc essentiellement de la paroi de l'ovaire, comme c'est le cas pour les fruits dérivés d'un ovaire supère.

Formation d'un piridion (← ovaire infère avec réceptacle <u>soudé</u> à l'ovaire) :

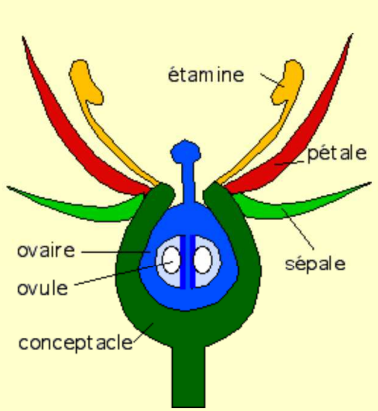
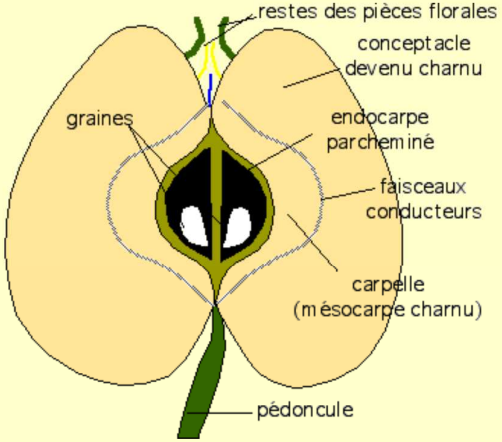


Schéma général d'une fleur à ovaire infère adhérent.
L'ovaire se trouve en dessous du plan d'insertion des pièces florales. Ici, l'ovaire est soudé au réceptacle floral en forme de coupe (conceptacle).



Exemple d'un fruit dérivé d'un ovaire infère adhérent : la pomme. La partie charnue du fruit appelée faussement "péricarpe" est en fait formée par le développement du conceptacle. Ce type particulier de fruit st appelé piridion.

Deux autres faux-fruits :

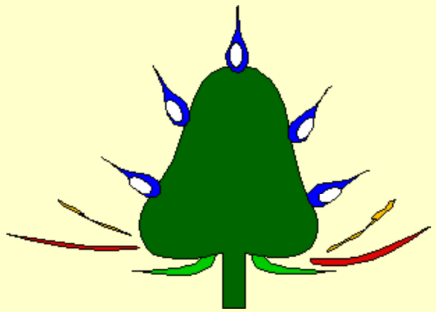


Schéma théorique d'une fraise. Le fruit que l'on mange est le réceptacle hypertrophié et charnu. N carpelles libres sont transformés en akènes.

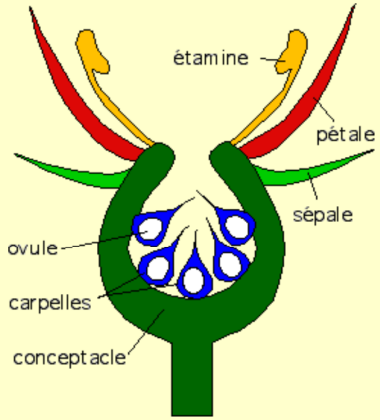


Schéma théorique du fruit de l'églantine (cynorrhodon). Le fruit apparent, utilisé pour réaliser des confitures est le conceptacle hypertrophié et charnu. Les akènes sont, ici, enfouis dans le réceptacle.

Formation d'un fruit multiple (polydrupe) (←x carpelles libres, ovaire supère) :

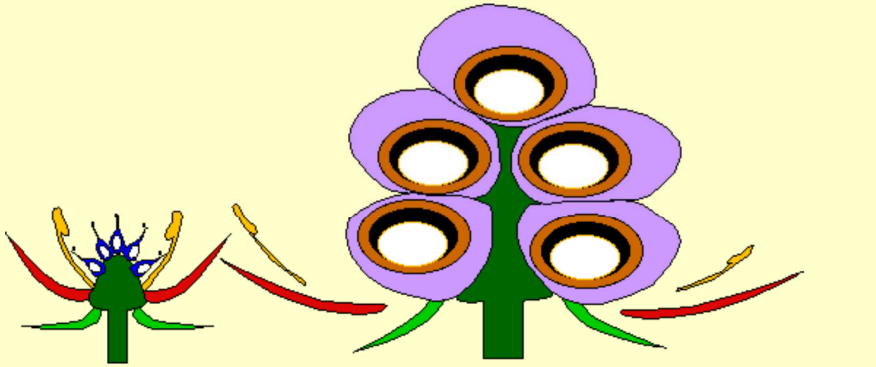


Schéma explicatif. Le gynécée de la fleur de ronce est formé de plusieurs carpelles libres portés par le réceptacle floral. Après fécondation des ovules, chaque carpelle se transforme en une drupe (**fruit charnu** dont l'endocarpe est lignifié). L'ensemble constitue donc une polydrupe dont les éléments sont portés par le receptacle resté sec.

3. La dissémination des semences (= diaspores), un processus souvent assuré par des agents extérieurs qui permet la colonisation du milieu

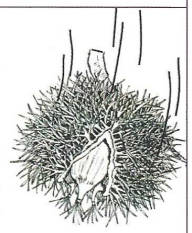
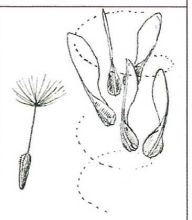
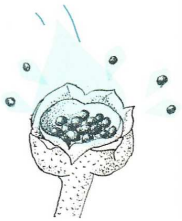
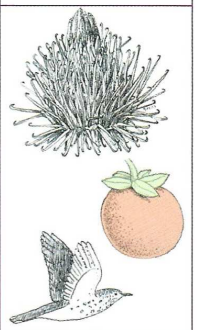
a. Notions de semence (= diaspore) et de dissémination

- Les **graines** et les **fruits** des **Angiospermes** constituent les **semences (= diaspores)** qui sont, au sens <u>botanique</u>, les ***structures reproductives qui permettent la dissémination de l'espèce***.
- On appelle **dissémination** les ***processus qui assurent la dispersion de structures reproductives à l'origine d'un nouvel individu, ce qui permet l'augmentation de l'espace occupé par une espèce donnée au sein d'un milieu***. Ce sont **soit les fruits**, **soit les graines**, **soit les deux** qui subissent ce processus. *In fine*, ce sont bien les **graines** qui sont à l'origine de **nouveaux individus**.

b. Les principales modalités de dissémination (les « -chories ») : anémochore, barochorie, zoochorie, autochorie, hydrochorie

- Les principales ***modalités de dissémination des fruits ou des graines qui en proviennent*** (= « **-chories** ») sont (tableau III – voir TP 3.2. pour des exemples et adaptations associées) :
  - L'**anémochorie** : ***dispersion des semences par le vent***. Le transport peut alors s'effectuer sur de **grandes distances**.
  - La **barochorie** : ***dispersion des semences issu de leur chute lourde, sous leur propre poids***, assurant un **transport à faible distance**, au pied de l'arbre.
  - La **zoochorie** : ***dispersion des semences par les Animaux (entomochorie si Insectes, ornithochorie si Oiseaux…) suite à leur ingestion (endozoochorie) ou après accrochage sur le tégument animal (épizoochorie)*** (les Animaux peuvent aussi faciliter un transport de semence ***au moment de l'alimentation***, déplaçant alors la semence). Le transport peut s'effectuer sur de **grandes distances**.

TABLEAU III. Les modalités de dissémination de semences chez les Angiospermes.
D'après MEYER *et al.* (2008)

Autochorie (du grec *auto*, soi) Fruits explosifs (balsamine) Transport à courte distance	
Barochorie (du grec *baros*, poids) Fruits et/ou graines lourds tombant par son propre poids au pied de la plante mère en traversant le feuillage (cupule avec châtaignes) Transport à très courte distance	
Anémochorie (du grec *anemo*, vent) Fruits et/ou graines légers, petits, à aigrettes plumeuses (akène de pissenlit) ou à ailes (samare d'érable) faisant prise au vent Transport à grande distance	
Hydrochorie (du grec *udôr*, eau) Fruits en coupe (*Mitella*) aux graines disséminées par les gouttes d'esau reçues près des torrents Espèces aquatiques aux fruits et/ou graines disséminés par les courants Transport à grande distance dans le cas des courants fluviaux ou marins	
Zoochorie (du grec *zoo*, animal) Fruits et/ou graines munis de crochets (bardane) ou d'aiguillons s'accrochant au pelage, au plumage ou aux vêtements (épizoochorie) D'autres fruits et/ou graines ingérés par l'animal (endozoochorie) Transport à grande distance par les animaux migrateurs	

- L'**autochorie** : ***dispersion des semences par un mécanisme d'expulsion des graines de type « explosif » assurant leur libération brusque et à haute vitesse***. Les **distances** sont généralement **peu élevées**.
- L'**hydrochorie** : ***dispersion des semences par l'eau*** (ex. courants fluviatiles ou marins, gouttes de rosée…). Les **distances** peuvent être **importantes**.

- On notera qu'à **l'exception de l'autochorie** est qui est **le fait de la plante** (et encore, le **mécanisme d'expulsion** des graines est souvent une **simple dessiccation** qui dépend elle-même de l'humidité de l'environnement), ce sont des **agents extérieurs** qui assurent la **dissémination**. Ce peut être des **agents biologiques** (***zoochorie***) ou **abiotiques** (***autres modalités***, y compris la **barochorie** qui exploite la **gravité**).

E. Bilan de la reproduction sexuée des Angiospermes

- Encore **d'autres cycles** pour avoir une autre vision : figures 53-54.
- Et quelques **autres schémas-bilans** aux figures 55-56.

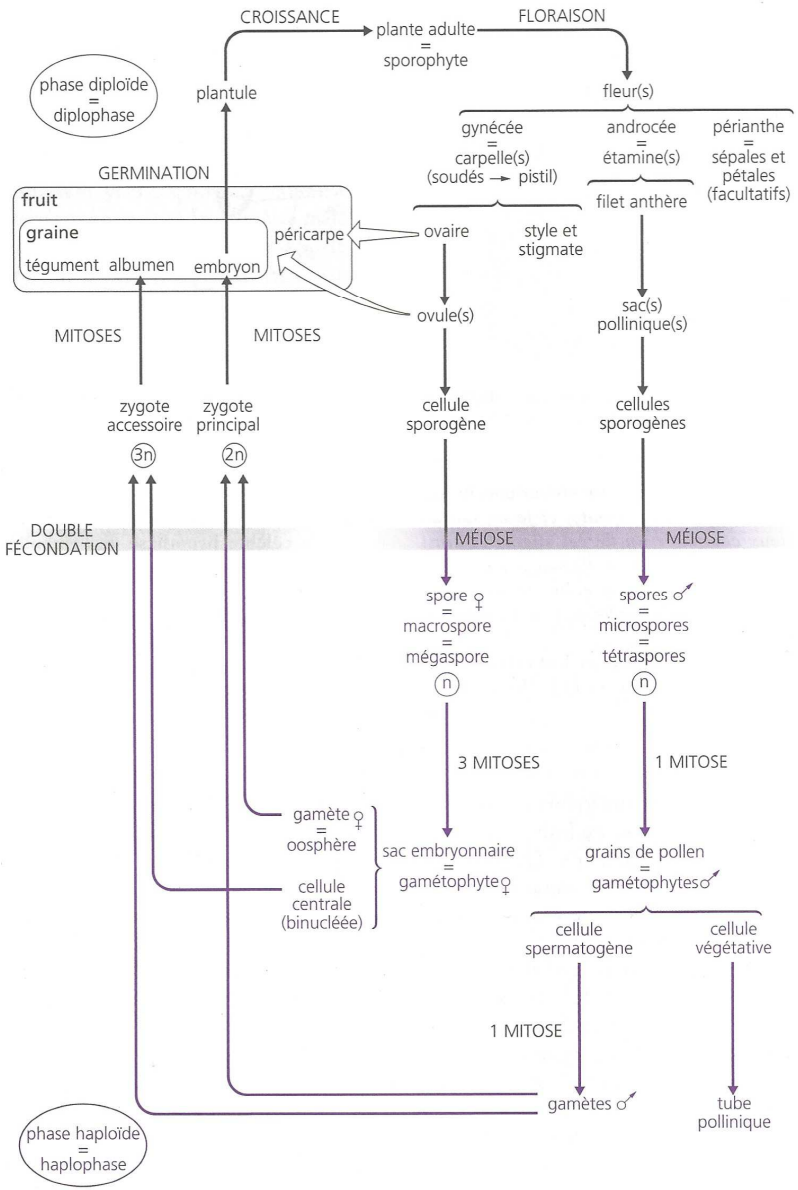


FIGURE 53. Vue d'ensemble du cycle des Angiospermes. D'après DUCREUX (2002).

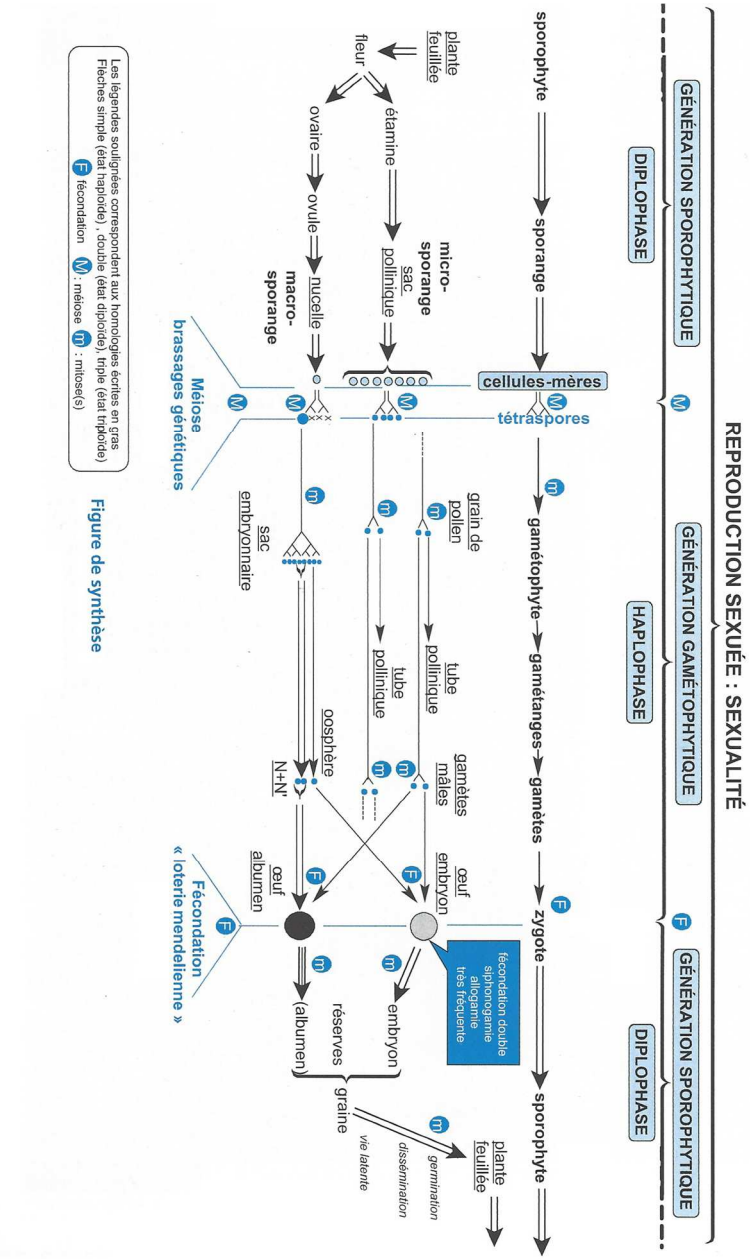


FIGURE 54. Une autre vue d'ensemble du cycle des Angiospermes.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- Trois remarques sur la figure 64 :
  - Elle présente l'intérêt de **bien faire ressortir les deux phases** (**haplophase** / **diplophase**), **les deux générations** (**sporophyte** / **gamétophytes**) et les **événements génétiques** (**mitose**, **méiose**, **fécondation**).
  - Elle rappelle que ***le brassage génétique méiotique et la loterie de la fécondation interviennent aussi chez les végétaux***, or on pourrait l'avoir oublié puisque les **mécanismes génétiques** ont été **vus** (conformément au programme) dans un chapitre consacré aux Mammifères.
  - Elle évoque **une notion que j'ai choisi de ne pas aborder** : celle de **sporange**. Un **sporange** est une ***structure au sein de laquelle se forment des spores*** mais cette notion est surtout utile dans d'autres groupes végétaux avec de vraies sporanges. PEYCRU *et al.* (2010b) appliquent toutefois cette notion au **cycle des Angiospermes**, comme le font nombre d'ouvrages spécialisés, ce qui autorise des comparaisons évolutives qui me semblent bien au-delà des ambitions du programme.

Bilan (adapté du programme)	✓La **reproduction sexuée** des organismes s'inscrit dans un **cycle** de **développement**. ✓Chez les **Angiospermes**, la **pollinisation** permet le **rapprochement** des **cellules** impliquées dans une **double fécondation**. ✓Après **tri** des **tubes polliniques**, la **double fécondation** conduit à l'évolution du **sac embryonnaire** en **embryon**, de **l'ovule** en **graine** et de la **fleur** en **fruit**.

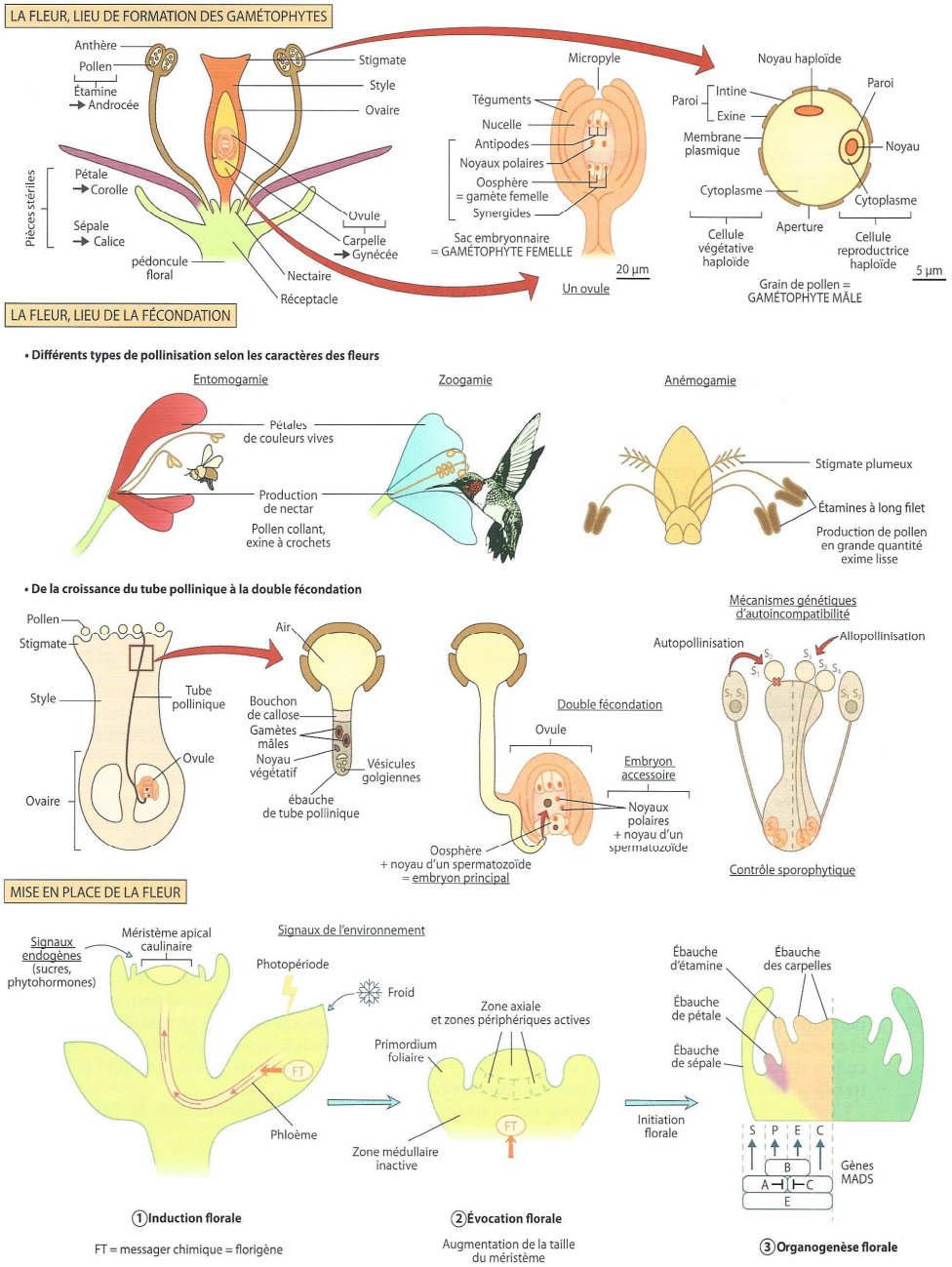


FIGURE 55. La fleur des Angiospermes : vue d'ensemble. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

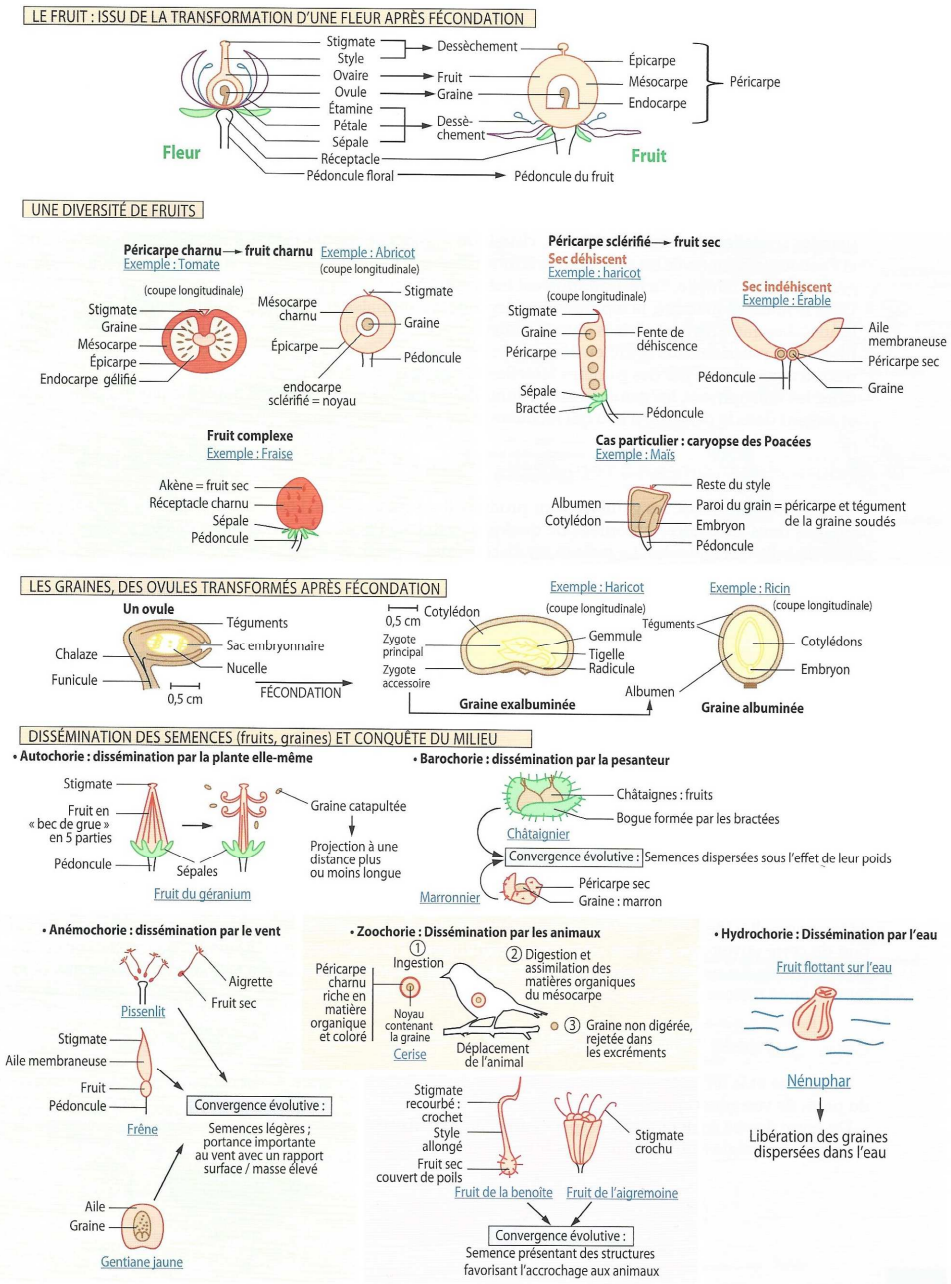


FIGURE 56. Graines et fruits : vue d'ensemble. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

II. La multiplication végétative naturelle

- Un **lien** doit être fait entre cette partie du cours et le TP 2.7. consacré aux organes de réserve chez les Angiospermes.

Capacités exigibles	✓ **Décrire** quelques exemples de multiplication végétative chez les Angiospermes. ✓ **Discuter** l'intérêt cultural de la multiplication végétative.

A. Caractéristiques générales de la reproduction asexuée

1. Notion de reproduction asexuée : une reproduction à partir d'un individu parental unique sans fécondation

- Nous avons défini plus haut la **reproduction asexuée** comme une ***reproduction obtenue sans fécondation à partir d'un individu parental unique***.

- Notez que la **reproduction sexuée** par **autofécondation** (***fécondation d'un gamète femelle par un gamète mâle du même individu***) qui existe chez les **Angiospermes** n'est **pas un cas de ~~reproduction asexuée~~** : il y a bien **méiose** et **fécondation** avec le **brassage génétique** qui y est associé.
- Certains auteurs – mais c'est davantage discuté – considèrent également que la **parthénogenèse** (***développement des gamètes femelles sans fécondation***) qui existe chez les **Animaux** ne relève pas non plus de la **~~reproduction asexuée~~** puisque ce processus fait intervenir des **gamètes** qui sont fondamentalement des **cellules de la reproduction sexuée** (issue d'une **méiose** et donc d'un **brassage génétique**) ; on notera toutefois que la **parthénogenèse** ne fait **pas** intervenir de **~~fécondation~~** et donc certains biologistes trouvent qu'on peut quand même la **rapprocher de la reproduction asexuée**. Disons que c'est une **situation intermédiaire**…

2. Un panorama préliminaire de la diversité des modalités de reproduction asexuée

TABLEAU IV. Diversité des modalités de la reproduction asexuée chez les Angiospermes.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

Structures impliquées		Exemples abordés	Autres exemples
Organes végétatifs non spécialisés	Marcottage	Sceau de Salomon	Chiendent, muguet, iris, élodée, ronce, phragmite (roseau) …
	Bouturage	Opuntia	Sedum (crassulacées)
Organes végétatifs spécialisés	Stolons	Fraisier	Bugle, saxifrage, potentille, renoncule
	Bulbilles : – préformées dormantes ; – néoformées non dormantes (apoflorie, bulbilles foliaires)	– Ficaire, Ail cultivé – *Allium Moly*, –*Bryophyllum*	– Tulipe, – *Poa bulbosa* – Cardamine des prés
	Tubercules	Pomme de terre (stolons souterrains)	Tubercules racinaires (dahlia)
	Racines drageonnantes	Framboisier	Peuplier
Agamospermie	Embryons adventifs	Rutacées	Rosacées, astéracées

- La **reproduction asexuée** ou **multiplication végétative au sens large** (tableau IV) comprend :
  - La **multiplication végétative au sens strict**, qui est une ***multiplication qui s'opère à partir des tissus végétatifs (= non reproducteurs) de la plante parentale***, qui peut faire intervenir :
    - Des **organes végétatifs non spécialisés** (tiges, racines…)
    - Des **organes végétatifs spécialisés** : tubercules, stolons, racines drageonnantes…
  - L'**agamospermie**, qui est une ***multiplication assurée par des graines formées sans fécondation*** : ***l'embryon qui s'y trouve*** est appelé **embryon adventif**. Des **situations variées** existent, impliquant ou non la méiose (on peut alors discuter du caractère « asexué » de cette reproduction) mais toujours sans fécondation.

> **On évitera absolument le terme « apomixie »** dont **le sens peut varier grandement selon les auteurs** : synonyme de reproduction végétative au sens large, d'agamospermie, de cas particuliers d'agamospermie…

3. Une reproduction asexuée qui s'appuie sur la physiologie du développement de la plante

- La **multiplication végétative** a recours aux processus physiologiques « classiques » de **développement de la plante** [*on n'étudie pas ici l'agamospermie dont les modalités sont très particulières et touchent aux organes reproducteurs*].

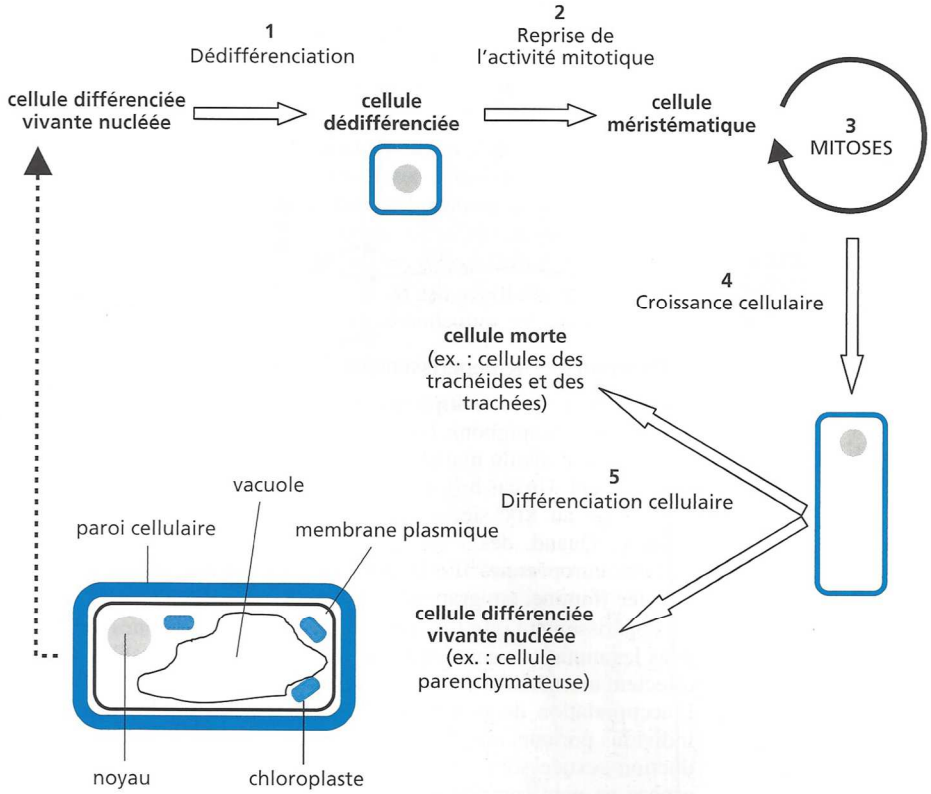
a. La formation de tissus par multiplication des cellules (mérèse) suivie d'une possible différenciation

- Les **tissus impliqués** dans la **reproduction végétative** situés dans la **plante mère**, qu'ils soient **spécialisés ou non**, puis l'édification d'un **nouvel individu** impliquent le fonctionnement de **zones méristématiques** où les cellules subissent de **nombreuses mitoses**, à l'origine des **cellules du nouvel individu**, puis une différenciation, assurant la **mise en place des différents tissus et organes** du nouvel individu.

> La **multiplication végétative** n'impliquant qu'**un parent**, et le plus souvent **aucune méiose**, alors on peut dire que les ***individus produits par reproduction asexuée*** sont le plus souvent des **clones**, c'est-à-dire des ***individus génétiquement identiques à l'individu parental*** (aux rares erreurs de réplication près).

b. La néoformation possible de méristèmes à partir de cellules modérément différenciées (dédifférenciation)

- Il arrive que la **formation des tissus du nouvel individu** se fasse à partir de **tissus déjà différenciés** de la plante : dans ce cas, des **cellules moyennement différenciées** (= encore vivantes, sans lignine, sans épaississements cellulosiques excessifs…) peuvent subir un ***retour à l'état méristématique*** : c'est la **dédifférenciation** (figure 57) ; il y alors **néoformation** de **méristèmes**. Différents **signaux d'origine interne (phytohormones)** et/ou **externes** peuvent induire une **reprogrammation génétique de la cellule**, entrainant la **perte des caractères différenciés** puis d'autres signaux entraînent la **différenciation** des nouvelles cellules (figure 58).



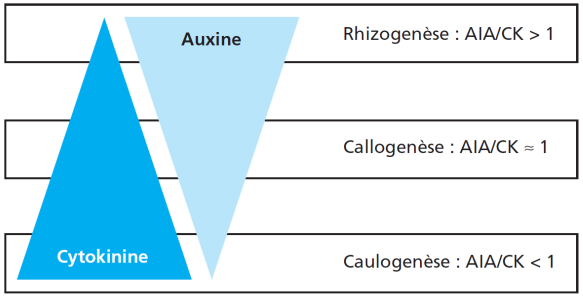
Dédifférenciation et retour à l'activité mitotique de la cellule végétale.

Toute cellule différenciée dotée d'un noyau est capable de se dédifférencier. La dédifférenciation cellulaire est caractérisée par une augmentation du rapport nucléo-cytoplasmique N/C, une diminution du volume des vacuoles et la transformation des plastes en proplastes.

FIGURE 57. Principe de la dédifférenciation. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

c. L'utilisation possible de réserves

- À l'instar de l'utilisation des réserves de la graine lors de la reproduction sexuée, la **multiplication végétative** peut utiliser des **réserves** (cas lorsque des **tubercules** par exemple sont mobilisés) ou bien produire des **plantes directement aptes à la photosynthèse** (cas lorsque le nouvel individu est issu de la **fragmentation** d'organes déjà **fonctionnels photosynthétiquement**).



Les conditions de la régénération et de la néoformation

Les recherches en physiologie végétale (développement, phytohormones, multiplication végétative *in vitro*) ont permis de préciser les conditions de la régénération des parties manquantes et de la néoformation d'une plante complète. L'apport de phytohormones (activateurs de croissance) au milieu de culture est prépondérant, principalement auxines (AIA) et cytokinines (CK), ici représentées par des triangles figurant les gradients de leurs concentrations. La reprise de l'activité mitotique permet la formation d'un cal ; c'est la **callogenèse** et elle requiert un rapport AIA/CK ≈ 1. La **rhizogenèse** (induction de la formation de racines) exige un rapport AIA/CK > 1 alors que la **caulogenèse** (induction de la formation de méristème terminal caulinaire) exige un rapport AIA/CK < 1. Dans la réalité, les choses ne sont pas toujours aussi simples car il faut compter avec les auxines et cytokinines endogènes qui peuvent se révéler à des taux déjà suffisants pour l'un ou l'autre des différents phénomènes ; il faut donc adapter les conditions de culture (apports de phytohormones au milieu de culture) pour presque chaque espèce.

FIGURE 58. Contrôle hormonal de la différenciation tissulaire [*pour information*].
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

4. Un avantage sélectif dans certaines conditions environnementales

- Cf. figures 59-60 (figure 4 page suivante).

a. Une reproduction plus rapide et à plus faible coût énergétique que la reproduction sexuée

- Par rapport à la **reproduction sexuée**, la **reproduction asexuée** est **plus rapide** (pas besoin de passer par les **longs délais** de la mise en place des **fleurs**, de la **pollinisation**, de la formation des **graines**, de leur **germination**…) et présente un **moindre coût énergétique** en lien avec la **durée plus faible** des processus en jeu et le **nombre moins grand d'organes impliqués** (voire **parfois l'absence d'organes spécialisés**).

b. Une clonalité qui assure l'occupation de l'espace par un même génotype (isogénie des clones), ce qui autorise toutefois une variation phénotypique

- Comme nous l'avons vu, la **reproduction asexuée** implique la **clonalité** : les individus clonaux présentent le ***même génotype*** (on parle d'**isogénie**). Ainsi, **un seul génotype colonise rapidement le milieu de vie** qui lui est offert, ce qui explique que la reproduction asexuée **augmente efficacement l'aire de répartition** d'une population et d'une espèce.

On retrouve par exemple souvent une **reproduction asexuée** chez les **plantes adventices (« mauvaises herbes »)** qui sont les ***plantes (souvent indésirables pour l'homme) qui colonisent les champs et les jardins***.

Multiplication végétative	Reproduction sexuée
• Rapide • Faible demande en énergie	• Plus lente • Grande demande en énergie pour produire les gamètes (méiose) et sexualiser les individus
• Conservation de tous les gènes parentaux	• Conservation de la moitié des gènes parentaux
• Variation phénotypique des individus • Polyploïdie très fréquente	• Variation génotypique **ET** phénotypique des individus
↓	↓
• Grande potentialité de colonisation d'un habitat aux facteurs abiotiques et biotiques homogènes • Aptitude des espèces polyploïdes à coloniser des habitats extrêmes à faible interaction biotique • Vaste aire de répartition	• Grande potentialité adaptative dans un habitat aux facteurs abiotiques et biotiques hétérogènes • Réponse efficace à des pressions de sélection biotique (avantage à court terme). Résistance aux agents pathogènes, aux herbivores…. • Capacité de coévolution avec des organismes mutualistes ou pathogènes • Aire de répartition plus réduite

FIGURE 59. Reproduction asexuée vs. asexuée : avantages et inconvénients.
D'après MEYER *et al.* (2008).

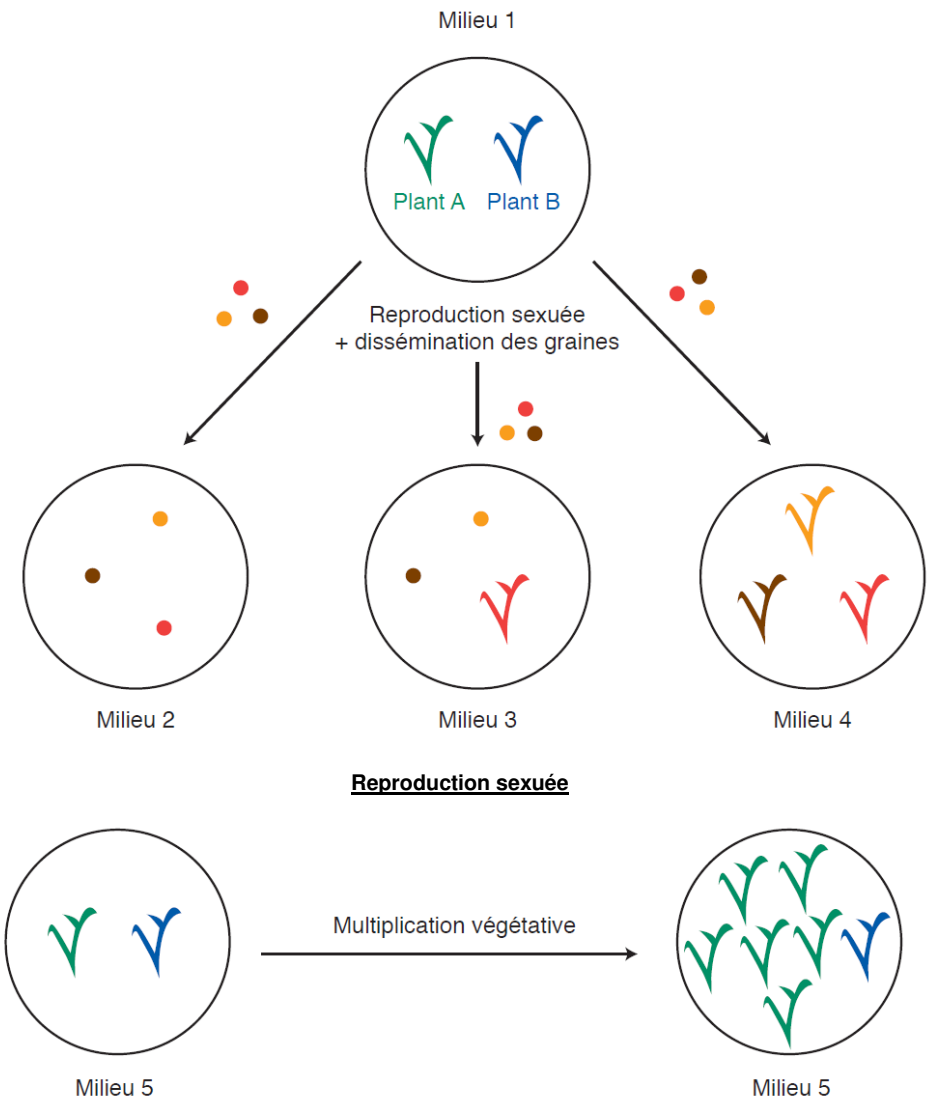
- Le **phénotype** des individus produites par **reproduction asexuée** peut toutefois varier, malgré la clonalité, puisque les **conditions environnementales** modulent **l'expression génétique** et influencent donc l'**organisation** et le **fonctionnement** des organismes.

c. Une faible adaptabilité face aux environnements très hétérogènes et un risque d'affaiblissement génétique

- La **reproduction asexuée** ne présente **pas que des avantages**.
- **L'absence de brassage génétique** engendre une **absence** de production de **combinaisons nouvelles d'allèles** dans un **environnement** qui peut être **hétérogène** et **fluctuant** : toute **adaptation génétique** est donc **interdite** par la reproduction asexuée et les **clones** d'un individu seront forcément **éliminés** par **sélection naturelle** si les **conditions** ne leur sont **plus favorables**.
- En outre, sur le **temps long**, des **mutations** peuvent survenir et **s'accumuler** chez les **individus clonaux** : une **mutation néfaste** sera **forcément transmise** à la **descendance** et **nuira** à cette descendance, voire la fera **disparaître**.

MEYER *et al.* (2008) notent que les **espèces polyploïdes** semblent présenter une **prédisposition** à la **reproduction asexuée**… Peut-être parce qu'elles **craignent moins l'affaiblissement génétique**, ayant leurs **gènes** représentés en de **multiples exemplaires** ?

- De même, les **mitoses trop nombreuses** peuvent aboutir à un **raccourcissement des télomères** et donc des **chromosomes** qui peut finir par toucher des **régions stratégiques du génome**.



Des couleurs différentes représentent des génotypes différents. Le plant bleu est moins bien adapté que le plant vert au milieu 5 : la compétition intraspécifique est donc en faveur du plant vert, qui colonise le substrat par multiplication végétative.

FIGURE 60. Reproduction asexuée vs. asexuée : aspects génotypiques et conséquences sur l'occupation des milieux. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

B. Diversité des modalités de reproduction asexuée

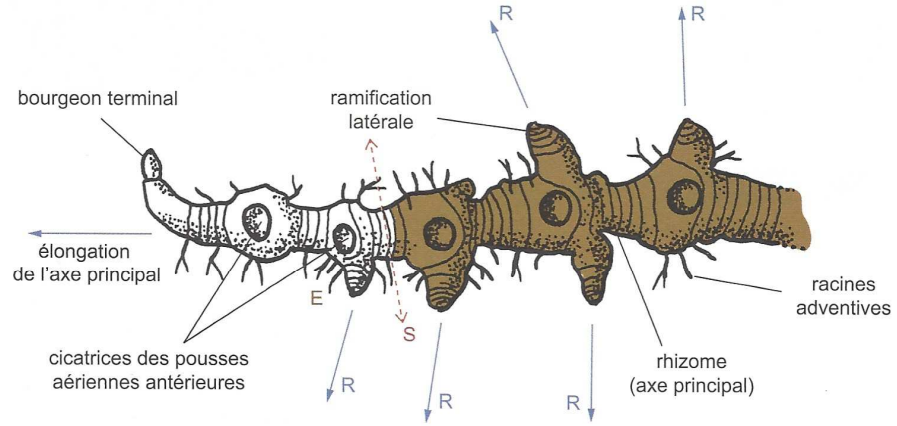
Voir TP 2.7. (Organes de mise en réserve chez les Angiospermes)

1. La multiplication végétative à partir d'organes non spécialisés

- Une simple **cassure** d'un organisme végétal peut aboutir à **deux individus**, ce qui entraîne une **multiplication asexuée**. La cassure peut être **naturelle** ou **accidentelle**. On peut distinguer **deux cas**.

a. Le marcottage naturel : un enracinement avant fragmentation (exemple du Sceau de Salomon)

- Le **marcottage** est une ***reproduction végétative par une structure qui s'enracine avant de s'être séparé de l'individu parental*** (le ***fragment végétal impliqué*** s'appelle une **marcotte**). Par exemple, le Sceau de Salomon présente un **rhizome** (***tige souterraine tubérisée*** : on reconnaît des **cicatrices foliaires** qui sont en fait des **feuilles avortées**) ; ce rhizome présente des **racines adventives** qui se mettent en place lors de sa **croissance**, préparant ainsi la **fragmentation** à l'origine d'un **nouvel individu** (figure 61). Notez que la **fragmentation** n'est **pas automatique** ; en l'absence de fragmentation, seul le **bourgeon terminal** produit une **pousse feuillée** et la plante **s'allonge d'une unité chaque année**.
- Cette modalité de reproduction asexuée est par exemple typique des **plantes à rhizome** (Chiendent, Iris…).

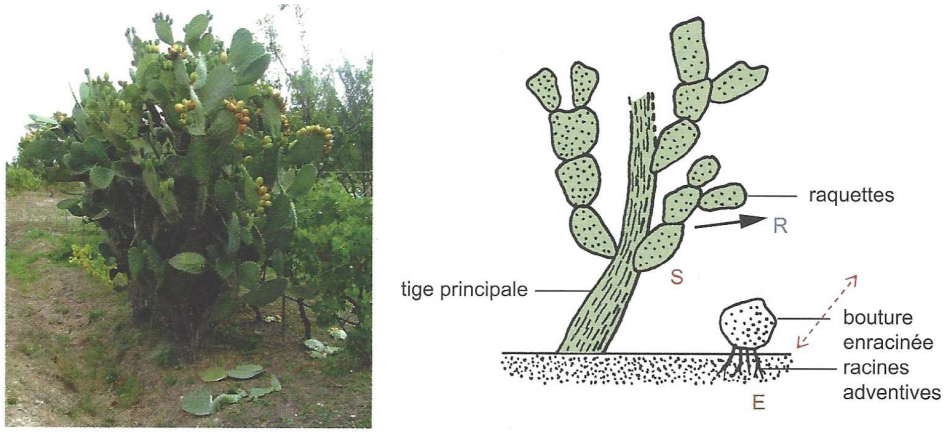


Marcottage du rhizome du Sceau-de-salomon (*Polygonatum multiflorum*, liliacées) Le rhizome s'allonge par le bourgeon axillaire le plus proche du bourgeon terminal et se ramifie par les bourgeons axillaires (R). L'enracinement par des racines adventives (E) précède la séparation d'avec la souche (S)

FIGURE 61. Marcottage naturel. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

b. Le bouturage naturel : un enracinement après fragmentation (exemple du Figuier de Barbarie)

- Le **bouturage** est une ***reproduction végétative par une structure qui provient de la fragmentation d'une plante et s'enracine après sa chute*** (le ***fragment végétal impliqué*** s'appelle une **bouture**). Par exemple, le Figuier de Barbarie comprend des ***rameaux charnus*** (« **raquettes** ») qui, une fois **tombés** au sol, **s'enracinent** (figure 62).



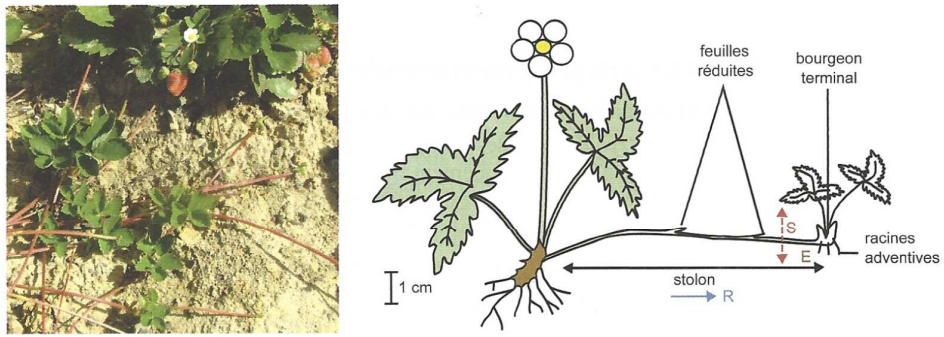
(b) Bouturage chez le Figuier de Barbarie (*Opuntia ficus-indica*, cactacées). La reproduction asexuée est là aussi liée à la formation de ramifications (R) qui s'enracinent (E) après la séparation de la souche par une cassure ou par nécrose

FIGURE 62. Bouturage naturel. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

2. La multiplication végétative à partir d'organes spécialisés

- Les plantes peuvent aussi produire des **structures** dont la **fonction principale** est la **multiplication végétative**.

a. Les stolons (stolonisation) : des tiges rampantes plagiotropes à bourgeon apical à l'origine de nouveaux individus (exemple du Fraisier)



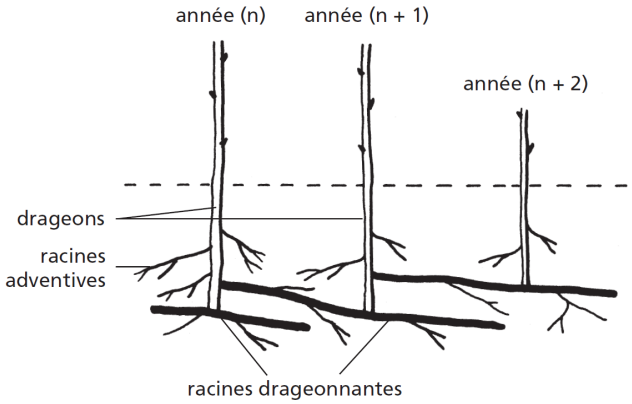
La reproduction asexuée par stolons chez le fraisier (*Fragaria vesca*, Rosacées).

Les stolons, sont des rameaux grêles à croissance horizontale (R), portant des entre-nœuds longs et des feuilles. Ils peuvent s'enraciner au niveau du bourgeon terminal (E). Un nouvel individu s'isolera de la souche suite à la nécrose du stolon (S).

FIGURE 63. Stolonisation. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

- Les **stolons** sont des ***tiges rampantes (= près du sol) à croissance plagiotrope (le plagiotropisme est une croissance orientée horizontalement, c'est-à-dire perpendiculairement au champ de pesanteur) dont le bourgeon terminal donne un nouvel individu à distance de l'individu d'origine***.
- Ces tiges sont généralement **grêles**, à **feuilles réduites** et à **entrenœuds longs**, ce qui assure la **mise à distance du bourgeon terminal** de la plante parentale.
- Le **nouvel individu** s'isole lorsqu'il présente une **taille suffisante** lui assurant son autonomie physiologique. Il y a **fragmentation** par **autotomie**, c'est-à-dire par ***séparation naturelle et physiologiquement programmée*** de l'individu d'origine. Il pourra alors à son tour assurer la **stolonisation**.
- On rencontre ce mode de reproduction asexuée chez le Fraisier par exemple (figure 63) mais il existe de nombreuses autres **Angiospermes stolonifères**.

b. Les drageons : des racines plagiotropes à l'origine de nouveaux individus par néoformation de bourgeons (exemple du Framboisier)



La multiplication végétative par drageons.

Les drageons sont des tiges à croissance verticale formées à partir de bourgeons adventifs néoformés sur des racines appelées racines drageonnantes. Ces drageons s'enracinent à leur tour par formation dans le sol de racines adventives ; affranchis de la souche, ils constituent autour d'elle une population dense de jeunes pieds.

FIGURE 64. Racines drageonnantes. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

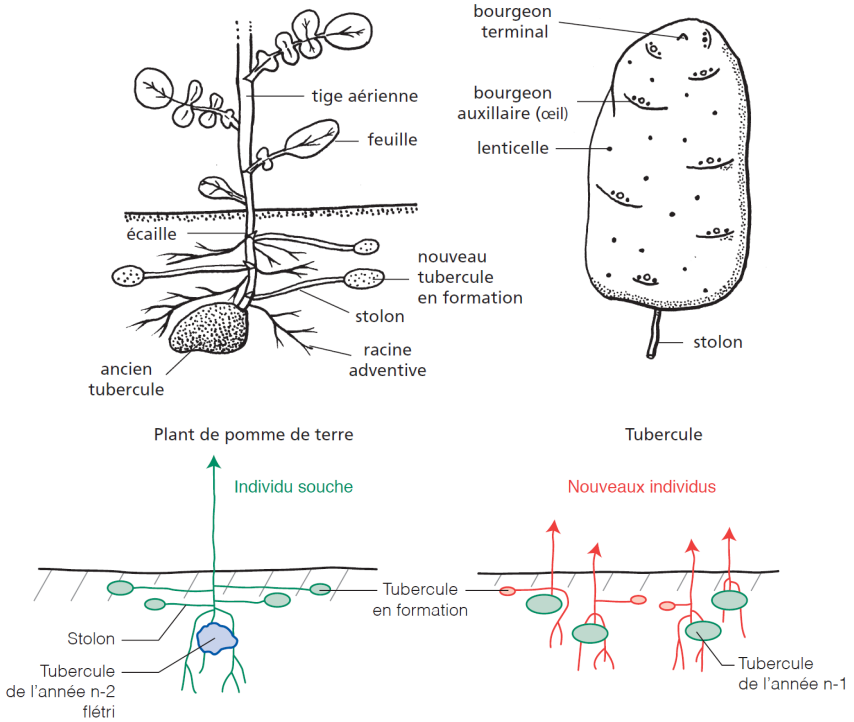
- Les **drageons** ou **racines drageonnantes** sont des ***racines à croissance plagiotrope qui produisent des bourgeons apicaux néoformés à partir de cellules du péricycle (bourgeons adventifs) d'où se mettent en place un nouveau système caulinaire – ainsi que des racines adventives***. S'ils sont séparés de la souche, ils constituent une nouvelle population de pieds.
- Les drageons sont **fréquents** chez de **nombreuses plantes**, notamment des **plantes plus ou moins vivaces** comme le Framboisier (figure 64).

c. Une multiplication végétative par le biais d'organes (souvent) tubérisés spécialisés de l'appareil caulinaire

- Les **organes tubérisés** ou **tubercules** sont les ***organes renflés dans lesquelles sont accumulées des réserves organiques*** (voir TP 2.7.). On peut distinguer les **tubercules caulinaires (ou hypocotylaires / racinaires – ceux-ci étant peu impliqués dans la multiplication végétative)** et les ***tubercules « foliaires »*** ou **bulbes**.

α. Les tubercules caulinaires : rôle du bourgeon terminal (exemple de la Pomme de terre)

- Les **tubercules caulinaires (souterrains)** comme la Pomme de terre (on notera la présence d'**yeux** qui sont des ***cicatrices foliaires, pourvues de bourgeons***) (figure 65) peuvent produire, par le biais de leur **bourgeon apical**, des **stolons souterrains** ou des **rhizomes** qui produisent à leur tour de **nouveaux petits tubercules** et une **plante feuillée**. La multiplication des tubercules induit une **multiplication des plantes feuillées**.



L'observation d'un tubercule de pomme de terre révèle en surface une couche de suber et ses lenticelles ainsi que des bourgeons : bourgeon terminal et bourgeons axillaires. C'est donc un organe caulinaire ; il dérive d'un stolon souterrain tubérisé. Chaque tubercule est capable de former un plant complet.

FIGURE 65. Tubercules de Pomme de terre et reproduction asexuée.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b) et SEGARRA *et al.* (2014).

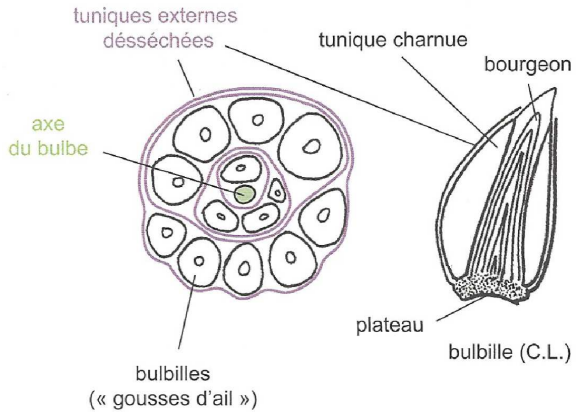
β. Les tubercules racinaires [rare pour la multiplication végétative] (exemple du Dahlia)

- Les **tubercules racinaires** (ex. Carotte), **hypocotylaires** (ex. Radis) ou **mixtes** participent **rarement à la multiplication végétative**. Mais certains le peuvent : exemple du **Dahlia**, un **tubercule racinaire** (cf. TP 2.7).

Attention ! Tous les **organes végétatifs de réserve** (voir TP 2.7.) ne sont **pas forcément des organes de reproduction végétative** !

γ. Les bulbes à bulbilles (exemple de l'Ail)

- Parmi les **bulbes** (= ***organes tubérisés où les structures tubérisées sont de nature foliaire***), certains n'interviennent pas dans la **reproduction asexuée** mais permettent simplement un **cycle de vie sur deux ans** (exemple : Jacinthe, Oignon).
- D'autres présentent des ***unités bulbeuses multiples possédant chacune un bourgeon terminal*** (qui sont en fait des **bourgeons axillaires** à l'échelle de tout le bulbe) : ces unités sont des **bulbilles**, comme dans l'Ail (ce sont les « gousses ») (figure 66).
- Chaque **bulbille** est à l'origine, au printemps suivant, d'un **nouvel individu**.

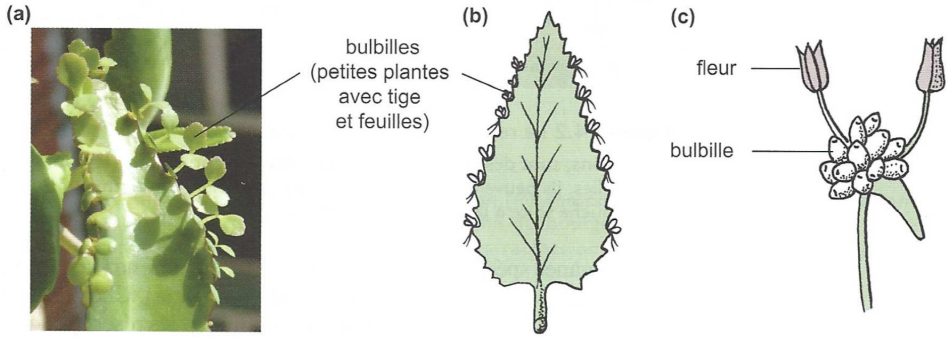


Coupe d'un bulbe d'ail cultivé (*Allium sativum*, liliacées). À l'automne, les bourgeons situés à l'aisselle des tuniques d'un bulbe accumulent les réserves et forment autant de bulbilles appelées cailleux (ou communément gousses d'ail). Au printemps suivant, chaque cailleux est à l'origine d'un nouveau plant enraciné au voisinage immédiat du bulbe donc du pied de l'année précédente.

FIGURE 66. Bulbilles du Bulbe souterrain de l'Ail. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

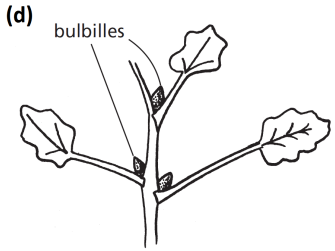
δ. Les bulbilles aériens préformés ou néoformés : les bulbilles foliaires (exemple de la Ficaire ou du *Bryophyllum*) et floraux (exemple de l'Ail sauvage : apoflorie)

- Des plantes peuvent développer des **bulbilles** dans leurs **parties aériennes** (figure 67) : à **l'aisselle** des **feuilles** au niveau du **bourgeon axillaire** (ex. Ficaire – bulbilles **préformés**), sur le **bord des feuilles** (ex. *Bryophyllum* – bulbilles **néoformés**) ou au niveau de ***fleurs transformées en bourgeons adventifs*** (on parle d'**apoflorie** – ces bulbilles, **néoformés** aussi, n'ont *pas de réserves*) (ex. Ail sauvage).
- Les bulbilles **se détachent** de la plante mère à **maturité** et produisent alors un **nouvel individu**.



La reproduction asexuée par des bulbilles néoformées.

(a) et **(b)** Bulbilles foliaires chez *Bryophyllum* (crassulacées) ; **(c)** Bulbilles d'inflorescence voisinant avec des fleurs véritables chez *Allium Molly* (liliacées).



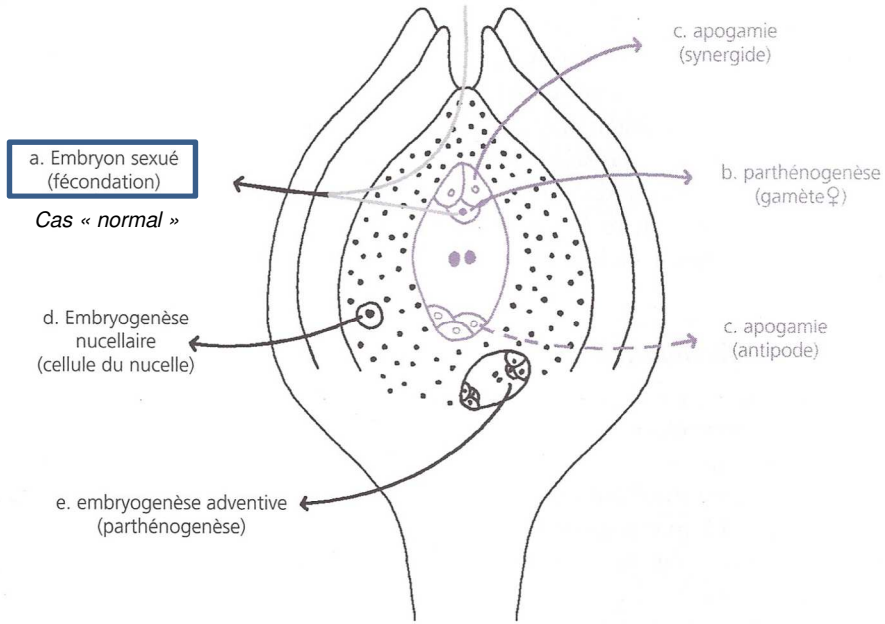
(d) Bulbilles de ficaire. Ces bulbilles sont formées à partir de bourgeons axilliaires dormants chargés de réserves.

FIGURE 67. Bulbilles aériens néoformés (a-b et c) ou préformés (d).
D'après PEYCRU *et al.* (2013, 210b).

3. L'agamospermie : une reproduction asexuée par des graines contenant des embryons adventifs non issus d'une fécondation

- L'**agamospermie** (de a-, privatif, et du gr. *gamos*, marié, et *sperma*, graine) st une ***multiplication assurée par des graines formées sans fécondation*** : ***l'embryon qui s'y trouve*** est appelé **embryon adventif** (figure 68).
- Dans ce cas, la plante développe une fleur avec des **ovules** contenant un **sac embryonnaire**, etc., mais ne subit **pas de fécondation**.
- L'embryon peut se former à partir de **tissus diploïdes** (comme le **nucelle** ; cas le plus fréquent : Rosacées, Agrumes…) ou à partir de **cellules haploïdes non fécondées** (figure 68) : *il me semble superflu d'apprendre toutes les possibilités existantes.*

On notera que, lorsqu'il y a **agamospermie** à partir de **cellules du sac embryonnaire** – qui est un **gamétophyte** dont les cellules sont **haploïdes** et proviennent d'une **spore** issue d'une **méiose** –, ce sont des **cellules ayant subi un brassage génétique** qui sont mobilisées : on peut donc **discuter le caractère complètement « asexué »** de cette **reproduction**…



a. Cas normal, embryon résultant de la fécondation. **b.** Parthénogenèse. Formation d'un embryon haploïde par développement direct du gamète femelle. La parthénogenèse peut être déclenchée par des croisements interspécifiques. C'est, avec l'embryogenèse (**encadré 4.3**), un autre moyen de diminuer le niveau de ploïdie. Par exemple, le croisement [*Solanum tuberosum* (2n = 4x)] x [*Solanum phureja* (2n = 2x)] déclenche la parthénogenèse chez la pomme de terre cultivée, qui est ramenée au niveau diploïde. **c.** Formation d'un embryon haploïde à partir d'autres cellules du gamétophyte femelle (synergides ou antipodes). Phénomène d'apogamie identifié chez certaines orchidées. **d.** Formation d'un embryon diploïde à partir d'une cellule du nucelle. Fréquent et facile à observer chez les *Citrus*. **e.** Embryogenèse adventive avec formation d'un sac embryonnaire par une cellule du nucelle et développement parthénogénétique. Fréquent chez les *Hieracium* (astéracées).
(N. B. : Embryogenèse sexuée et apomictique peuvent intervenir simultanément. On peut donc trouver dans la même graine des embryons dont le nombre de chromosomes et/ou la constitution génétique sont différents.)

FIGURE 68. Agamospermie *[pour information ?]*. D'après DUCREUX (2002).

C. Une reproduction asexuée parfois détournée par l'homme : la multiplication végétative artificielle

- Voir encadré D.
- L'**intérêt** est **l'obtention rapide** de **nouveaux individus** à **moindre coût** mais le **défaut** peut être un **affaiblissement génétique** à plus ou moins long terme, et donc la production de **plants de moindre qualité** ou **dégénérés**.

Encadré D La multiplication végétative artificielle

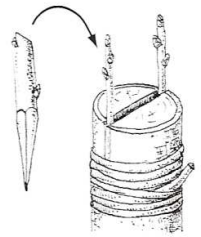
d'après MEYER *et al. (2008)*

LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE ARTIFICIELLE

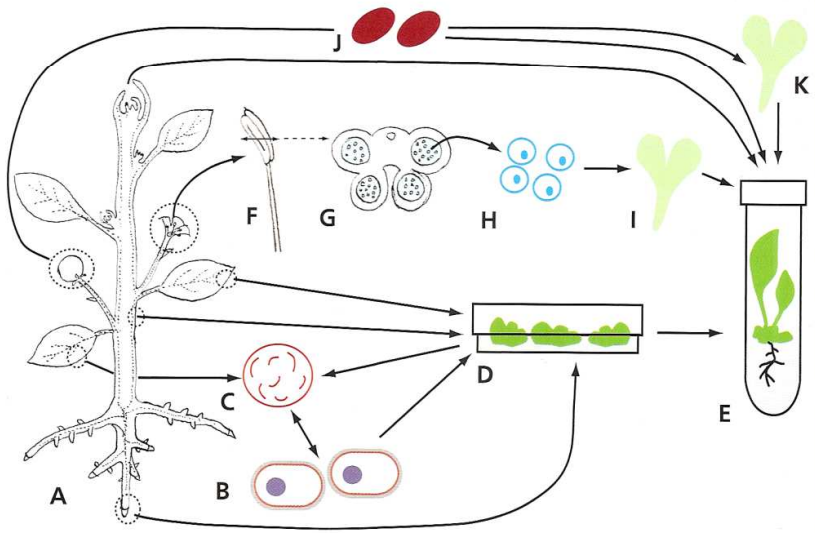
L'homme exploite les propriétés naturelles des végétaux pour multiplier des plantes d'intérêt économique (agriculture, horticulture, sylviculture, pharmacie).

■ L'exploitation des processus naturels de multiplication végétative à l'échelle de l'individu

Les horticulteurs séparent les individus des touffes (cas de l'oseille), pratiquent le marcottage et le bouturage. Un bouturage particulier est le greffage (figure 1) au cours duquel un fragment d'un végétal (greffon) est accolé à un autre végétal (porte-greffe). Il est pratiqué chez les plantes ligneuses (dicotylédones et Coniférophytes). Le greffon se développe sur le porte-greffe. Leurs vascularisations et leurs cambiums sont accolés très précisément pour permettre le passage de la sève entre les deux et les souder grâce à la croissance cambiale. Il en résulte un individu dont les racines et la tige proviennent du porte-greffe et les rameaux portant les feuilles, fleurs et fruits du greffon. La greffe ne permet de multiplier que les organes aériens. On greffe ainsi de nombreux arbres fruitiers (pommier, cerisier, poirier) sur des arbres de variétés, d'espèces ou de genres voisins,



1. exemple de greffe en fente (d'après Gorenflot, 1985)



2. multiplication végétative artificielle (d'après Raven *et al.*, 1999)
A. plante, source d'organes, de tissus et de cellules pour la multiplication végétative artificielle. **B.** culture de cellules. **C.** protoplaste. **D.** culture *in vitro* de cals. **E.** plante *in vitro*. **F.** étamine d'une fleur. **G.** section transversale d'une étamine. **H.** grains de pollen haploïdes en développement. **I.** embryon somatique haploïde. **J.** graines du fruits. **K.** embryon somatique diploïde. **F-I**: androgenèse permettant d'obtenir des plantes haploïdes.

plus tolérants aux conditions du milieu que le fruitier lui-même. Depuis l'attaque des racines de vigne par *Phylloxera vastatrix* (insecte Hémiptère d'origine américaine), les vignes européennes ne sont plus multipliées par boutures, mais greffées sur des porte-greffes (vignes américaines *Vitis riparia)* résistants à ce prédateur.

■ L'exploitation de la totipotence des cellules végétales pour l'obtention de clones *in vitro* (figure 2)

Grâce aux techniques de cultures de cellules et de tissus, il est possible de multiplier les végétaux en milieu artificiel, en condition aseptique. Ce procédé est la culture *in vitro*. Différents procédés sont utilisés :

• Le microbouturage de méristèmes caulinaires. Des apex caulinaires excisés sont repiqués *in vitro* dans un tube contenant un milieu gélosé stérile de composition étroitement ajustée (nutriments, glucides, phytohormones comme l'auxine et les cytokinines, vitamines, bactériostatiques…). Leurs cellules se divisent, grandissent et se différencient en un nouvel individu. Les plantes obtenues *in vitro* sont finalement repiquées sur un sol, dans des conditions de vie normales, mais très contrôlées, car cette étape de la culture est critique. L'avantage du microbouturage réside en l'obtention rapide de clones en toute saison (orchidées, rosiers…). De plus, les méristèmes étant des tissus sains et non infectés, cette technique a un intérêt phytosanitaire important, puisqu'elle permet d'éradiquer les maladies virales.

• La multiplication à partir de cellules et de tissus différenciés.

– **Des fragments (explants) de tissus vivants** de tige, de feuille, de racine ou d'embryon en développement, cultivés sur un milieu artificiel stérile, dans des conditions contrôlées, se dédifférencient et forment des cals, massifs de cellules indifférenciées se divisant activement. Le cal est repiqué dans un tube contenant un milieu gélosé de composition très contrôlée. Ses cellules se divisent, grandissent et se différencient en un nouvel individu. Dans d'autres cas, la micropropagation commence par l'obtention de protoplastes, cellules végétales sans paroi. Des cellules de mésophylle ou des cellules de cal sont incubées avec un mélange d'enzymes hydrolysant la paroi (cellulase, pectinase…), en condition hyperosmotique pour éviter l'éclatement des cellules uniquement délimitées par la membrane plasmique. À ce stade, on peut faire fusionner des protoplastes d'espèces différentes (hybridation somaclonale), intégrer des organites ou de l'ADN dans le protoplaste par addition de PEG (polyéthylène glycol) et électroporation ou bien par micro-injection. Les protoplastes régénèrent ensuite une paroi et sont cultivés pour former un cal à l'origine d'un nouvel individu. Toutefois, ces opérations sont délicates. Il existe souvent des accidents génétiques (mutation, délétion…), appelés variations somaclonales, au cours des très nombreuses mitoses impliquées dans ces régénérations.

– **L'androgenèse et la gynogenèse** sont l'obtention de plantes haploïdes à partir de cellules haploïdes des gamétophytes (pollen ou sac embryonnaire). Les individus haploïdes sont ensuite utilisés pour obtenir des diploïdes homozygotes par doublement de chromosomes ou pour réduire le nombre de chromosomes chez les espèces polyploïdes que l'on veut hybrider avec une autre (cas de la pomme de terre).

– **L'embryogenèse somatique** est l'obtention de zygote à partir de cellules somatiques (mésophylle jeune, hypocotyle, nucelle) mises en culture en présence d'auxine pour stimuler leur activité mitotique. L'embryogenèse de certaines cellules s'exprime ensuite quand on cesse l'apport d'auxine. On peut donc obtenir de nouveaux individus à partir d'une cellule somatique. Toutefois, certaines étapes, comme la maturation de l'embryon, restent délicates à contrôler et limitent l'application de ce procédé à grande échelle. Il est maîtrisé chez quelques espèces, comme le palmier à huile (*Elaeis guineensis*), dont la productivité des cultures en Asie du Sud-Est a été accrue d'environ 30 % par ce procédé.

■ L'exploitation de la capacité de bipartition des algues unicellulaires pour effectuer des cultures industrielles

Les microalgues sont cultivées en présence d'antibiotiques pour éliminer les bactéries, de carbone inorganique, de dioxygène, d'ammonium, de phosphore, de métaux (Mg, Zn…) et de vitamines. Ces cultures permettent de produire des vitamines, des acides gras, des protéines, du glycérol, ou encore des pigments (β-carotène de *Dunaliella*, Chlorophycées).

D. Bilan

- Voir figure 69.
- Finalement, la **reproduction végétative** suppose la **fragmentation** d'un **organisme parental** avec ou non **intervention d'organes spécialisés**, pouvant parfois présenter des **méristèmes néoformés** par **dédifférenciation**. Des graines peuvent même être formées par **agamospermie** (*sans fécondation*).
- Si **l'adaptabilité** des organismes est **faible** en lien avec l'**isogénie** des **clones**, ils peuvent toutefois **coloniser rapidement un milieu** plutôt homogène et stable.

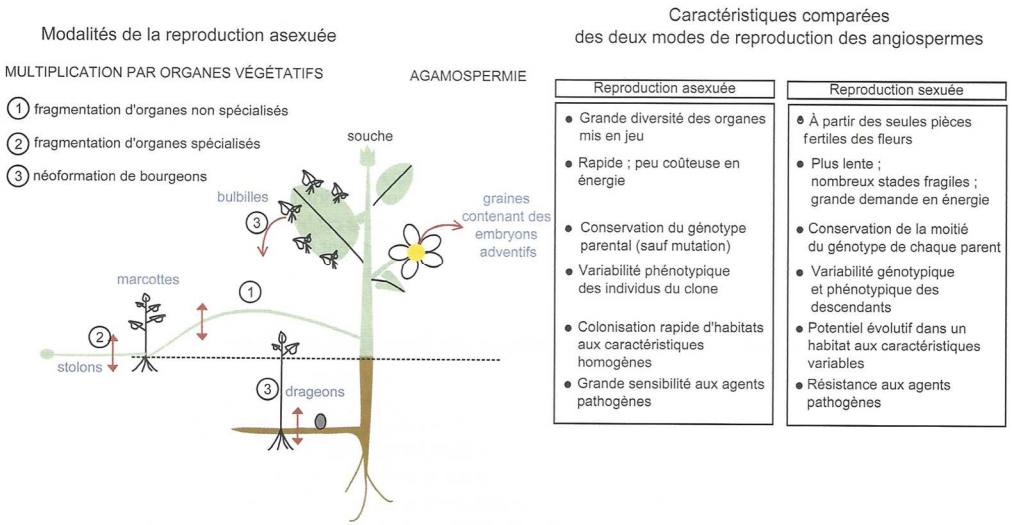
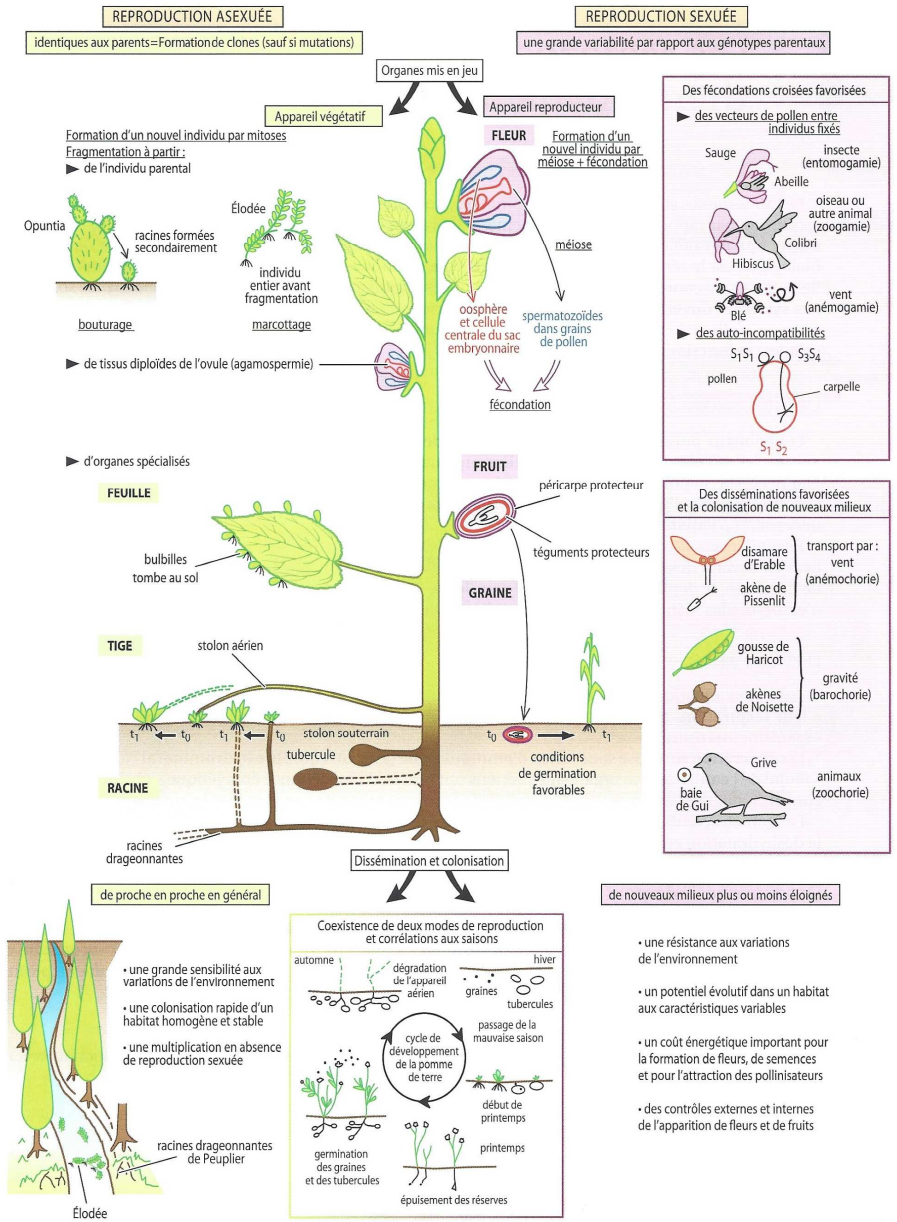


FIGURE 69. La reproduction végétative : une vue d'ensemble.
D'après PEYCRU *et al.* (2013).

Bilan (adapté du programme)	✓Certains **organismes** peuvent réaliser une **reproduction asexuée**.

Bilan général sur la reproduction des Angiospermes

D'après SAINTPIERRE et al. (2017)



Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

→ Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

→ Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

→ Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- *Reproduction sexuée*

° **Cycle de vie des Angiospermes** avec la **localisation temporelle et spatiale** des principaux **événements** et le **vocabulaire technique associé**
° Schéma d'une **fleur typique**
° Schéma simple d'un **carpelle**, d'une **étamine**
° **Hermaphrodisme**, **monoécie**, **dioécie**
° **Anthère jeune** vs. **déhiscente**
° **Formation** du **grain de pollen** (version simplifiée)
° **Grain de pollen**
° **Origine** des **composés** de la **paroi pollinique**
° **Formation** du **sac embryonnaire**
° **Sac embryonnaire**
° **Fleur** de **Poacée**
[° **Exemples spécifiques d'entomogamie** à savoir schématiser ?]
° **Autoincompatibilité hétéromorphe** chez la **Primevère**
° **Autoincompatibilités polliniques** : **sporophytique** + **gamétophytique**
° **Germination** et **croissance** du **tube pollinique** [croiser les schémas]
° **Double fécondation**
° **Types de graines**

Revoir le chapitre 6 et tous les schémas/notions qui y sont !

° **De la fleur au fruit**
[° **Types de fruits** : à maîtriser sous forme de clef, tableau…]
[° Savoir illustrer, notamment à l'oral, des **chories**]

- *Reproduction asexuée*

° **Tableau** des modalités de **reproduction asexuée** [+ définitions]
° **Avantages** et **inconvénients** de la **reproduction asexuée**
° **Diversité des modalités** en schéma
} *= Refaire la **figure bilan***

→ Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** :
° **Reconnaître** et **exploiter** n'importe quelle **structure reproductive** vue dans ce cours sur un **cliché** ou un **échantillon réel** de TP.
° **Reconnaître** et **exploiter** les **fruits**, expliquer leur **formation**
° **Reconnaître** et **exploiter** des **lames histologiques** d'**ovaire**, d'**anthère**… et y **trouver** (quand c'est possible) les **gamétophytes** ou les **cellules** qui en sont à l'origine.

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).
BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.
BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.
BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).
CAMEFORT, H. & H. BOUÉ (1980). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Brophytes. Ptéridophytes. Spermaphytes.* Doin, Paris.
CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).
[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).
CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale.* Dunod, Paris.
CLESSE, B. (2006). *Glossaire botanique illustré.* Entente nationale pour la Protection de la Nature, Bruxelles (B).
DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
DUCREUX, G. (2002). *Introduction à la botanique.* Belin, Paris.
GALIANA, D., C. LE ROUX & I. MONCHÂTRE (coord. T.-M. BOTREAU) (2015). *Biologie-Écologie Module M72. Bac technologique STAV. La gestion du vivant et des ressources.* Éducagri, Dijon.
GUIGNARD, J.-L. & F. DUPONT (2004). *Botanique. Systématique moléculaire.* Masson, Issy-les-Moulineaux (92), 13e édition (1e édition 1974).
GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
KLEIMAN, C. (2001). *La reproduction des Angiospermes.* Belin, Paris.
LABERCHE, J.-C. (2004). *Biologie végétale.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).
LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.
LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), A. ANDRÉ, C. BRUNET, J.-Y. DUPONT, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSERAND, G. LÉVÊQUE, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2012). *Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement spécifique.* Bordas, Paris.
MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).
MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.
PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).
PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).
PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).
PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).
RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007*a*). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.
RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN (2007*b*). *Biologie végétale.* De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont, révision C. Evrard.
RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).
RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2010).

ROBERT, D. & J.-C. ROLAND (1998*a*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **1**. Organisation cellulaire.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1989).
ROBERT, D., C. DUMAS & C. BAJON (1998*b*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **3**. La reproduction.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1994).
ROBERT, D. & A.-M. CATESSON (2000). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **2**. Organisation végétative.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1990).
SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.
SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.
SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.
VINCENT, P. (1964). *Sciences naturelles. Classe de 2eM'.* Vuibert, Paris.
VINCENT, P. (1962). *Sciences naturelles. Classe de 1reM'.* Vuibert, Paris.
VINCENT, P. (1968). *Sciences naturelles. Classe de 1eD.* Vuibert, Paris.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Les modalités de la reproduction sexuée 2
A. Une reproduction qui s'inscrit dans un cycle de développement digénétique haplodiplophasique 2
B. La fleur, les « spores » et les gamétophytes des Angiospermes 4
1. Une fleur typique : la fleur hermaphrodite 4
a. Une structure mise en place à partir d'un méristème floral 4
b. Une structure s'organisant autour d'un plan typique comprenant des pièces stériles et des pièces fertiles 4
2. Les variations de morphologie des fleurs 6
3. L'existence de fleurs unisexuées chez les espèces monoïques et dioïques 6
4. Des fleurs souvent groupées en inflorescences 6
5. La fleur, organe sporophytique où se forment les gamétophytes 7
a. Quelques rappels sur le cycle digénétique des Angiospermes et la notion de gamétophyte 7
b. La formation des « spores » des Angiospermes : notions de macro- et microsporogenèse 7
c. Les processus assurant la formation du grain de pollen, gamétophyte mâle 7
α. Un processus qui se déroule dans les étamines et accompagne leur maturation 7
β. D'une cellule-mère de spore à quatre grains de pollen 8
γ. Structure et organisation du grain de pollen 9
δ. Quelques précisions sur la paroi du grain de pollen et l'origine de ses constituants 9
d. Les processus assurant la formation du sac embryonnaire, gamétophyte femelle 10
α. Un processus qui a lieu dans les ovules 10
β. D'une cellule-mère de spore à un sac embryonnaire (un seul !) 10
γ. Structure et organisation du sac embryonnaire 11
C. La rencontre des gamétophytes et la double fécondation chez les Angiospermes 12
1. La rencontre des gamétophytes par le transport passif des grains de pollen jusqu'au stigmate : la pollinisation 12
a. Un processus qui peut se faire au sein d'un même individu (autogamie = autopollinisation) ou entre fleurs différentes (allogamie = allopollinisation) 12
b. Une autogamie plutôt rare quoique pouvant être parfois privilégiée chez certaines espèces (cas des anthères introrses ou de la cléistogamie) 12
c. Une dispersion du pollen qui suppose des agents extérieurs : diversité des modes de pollinisation (les « -gamies » ou « -philies ») 13
α. L'anémogamie (= anémophilie) : transport du pollen par le vent 13
β. L'entomogamie (= entomophilie) : une relation interspécifique mutualiste où le pollen est pris en charge par des Insectes [+ notion de coévolution] 13
γ. L'existence d'autres modalités (hydrogamie, autres zoogamies…) [*pour information*] 15
δ. Bilan : comparaison anémogamie / entomogamie 15
d. L'existence fréquente de mécanismes limitant l'autogamie et favorisant l'allogamie (et donc l'hétérozygotie) 15
α. La séparation spatiale des fleurs mâles et femelles sur des individus différents : la dioécie 15
β. La séparation temporelle des structures mâles et femelles : la dichogamie (protogynie, protandrie) 15
γ. Des obstacles morpho-anatomiques à l'autofécondation : les autoincompatibilités hétéromorphes (exemple des fleurs hétérostylées de Primevère) 15
δ. Des obstacles moléculaires à l'autofécondation : les autoincompatibilités homomorphes (reposant sur un complexe S pluri-allélique) 16
i. Les autoincompatibilités sporophytiques (AIS) (exemple du Chou) 17

ii. Les autoincompatibilités gamétophytiques (AIG) (exemple du Tabac) 18
ε. Des obstacles mécaniques à l'autofécondation : l'hercogamie (exemple chez les Orchidacées) 18
2. La germination du tube pollinique, sa croissance et la double fécondation : la siphonogamie 18
a. La réhydratation et la germination du pollen, suite à son dépôt sur le stigmate 18
b. La croissance du tube pollinique, un processus complexe permis par une turgescence, guidé par des interactions moléculaires et s'accompagnant d'une synthèse de composés pariétaux 18
c. La double fécondation, un processus à l'origine d'un embryon principal et d'un embryon accessoire (que l'on peut considérer comme vivipares) 20
D. La formation des semences (graines et fruits) et leur dissémination chez les Angiospermes 21
1. Des graines dérivant chacune d'un ovule 21
2. Formation et diversité des fruits 21
a. Le fruit, structure dérivant de l'ovaire 21
b. La fructification, un processus en trois temps à médiation phytohormonale 22
α. Un processus en trois temps : mise à fruit, croissance, maturation 22
β. Un processus (déclenché par la fécondation) à médiation phytohormonale 22
c. Diversité des fruits 22
3. La dissémination des semences (= diaspores), un processus souvent assuré par des agents extérieurs qui permet la colonisation du milieu 25
a. Notions de semence (= diaspore) et de dissémination 25
b. Les principales modalités de dissémination (les « -chories ») : anémochore, barochorie, zoochorie, autochorie, hydrochorie 25
E. Bilan de la reproduction sexuée des Angiospermes 26

II. La multiplication végétative naturelle 29
A. Caractéristiques générales de la reproduction asexuée 29
1. Notion de reproduction asexuée : une reproduction à partir d'un individu parental unique sans fécondation 29
2. Un panorama préliminaire de la diversité des modalités de reproduction asexuée 29
3. Une reproduction asexuée qui s'appuie sur la physiologie du développement de la plante 30
a. La formation de tissus par multiplication des cellules (mérèse) suivie d'une possible différenciation 30
b. La néoformation possible de méristèmes à partir de cellules modérément différenciées (dédifférenciation) 30
c. L'utilisation possible de réserves 30
4. Un avantage sélectif dans certaines conditions environnementales 31
a. Une reproduction plus rapide et à plus faible coût énergétique que la reproduction sexuée 31
b. Une clonalité qui assure l'occupation de l'espace par un même génotype (isogénie des clones), ce qui autorise toutefois une variation phénotypique 31
c. Une faible adaptabilité face aux environnements très hétérogènes et un risque d'affaiblissement génétique 31
B. Diversité des modalités de reproduction asexuée 32
1. La multiplication végétative à partir d'organes non spécialisés 32
a. Le marcottage naturel : un enracinement avant fragmentation (exemple du Sceau de Salomon) 32
b. Le bouturage naturel : un enracinement après fragmentation (exemple du Figuier de Barbarie) 32
2. La multiplication végétative à partir d'organes spécialisés 33
a. Les stolons (stolonisation) : des tiges rampantes plagiotropes à bourgeon apical à l'origine de nouveaux individus (exemple du Fraisier) 33
b. Les drageons : des racines plagiotropes à l'origine de nouveaux individus par néoformation de bourgeons (exemple du Framboisier) 33
c. Une multiplication végétative par le biais d'organes (souvent) tubérisés spécialisés de l'appareil caulinaire 34
α. Les tubercules caulinaires : rôle du bourgeon terminal (exemple de la Pomme de terre) 34
β. Les tubercules racinaires [rare pour la multiplication végétative] (exemple du Dahlia) 34
γ. Les bulbes à bulbilles (exemple de l'Ail) 34
δ. Les bulbilles aériens préformés ou néoformés : les bulbilles foliaires (exemple de la Ficaire ou du *Bryophyllum*) et floraux (exemple de l'Ail sauvage : apoflorie) 34
3. L'agamospermie : une reproduction asexuée par des graines contenant des embryons adventifs non issus d'une fécondation 35
C. Une reproduction asexuée parfois détournée par l'homme : la multiplication végétative artificielle 35
D. Bilan 37

Bilan général sur la reproduction des Angiospermes 37
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 38
Références 38
Plan du chapitre 39
Plan simplifié du chapitre 41
Plan très simplifié du chapitre 41

Plan simplifié du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Les modalités de la reproduction sexuée 2
A. Une reproduction qui s'inscrit dans un cycle de développement digénétique haplodiplophasique 2
B. La fleur, les « spores » et les gamétophytes des Angiospermes 4
1. Une fleur typique : la fleur hermaphrodite 4
2. Les variations de morphologie des fleurs 6
3. L'existence de fleurs unisexuées chez les espèces monoïques et dioïques 6
4. Des fleurs souvent groupées en inflorescences (rappels) 6
5. La fleur, organe sporophytique où se forment les gamétophytes 7
C. La rencontre des gamétophytes et la double fécondation chez les Angiospermes 12
1. La rencontre des gamétophytes par le transport passif des grains de pollen jusqu'au stigmate : la pollinisation 12
2. La germination du tube pollinique, sa croissance et la double fécondation : la siphonogamie 18
D. La formation des semences (graines et fruits) et leur dissémination chez les Angiospermes 21
1. Des graines dérivant chacune d'un ovule 21
2. Formation et diversité des fruits 21
3. La dissémination des semences (= diaspores), un processus souvent assuré par des agents extérieurs qui permet la colonisation du milieu 25
E. Bilan de la reproduction sexuée des Angiospermes 26

II. La multiplication végétative naturelle 29
A. Caractéristiques générales de la reproduction asexuée 29
1. Notion de reproduction asexuée : une reproduction à partir d'un individu parental unique sans fécondation 29
2. Un panorama préliminaire de la diversité des modalités de reproduction asexuée 29
3. Une reproduction asexuée qui s'appuie sur la physiologie du développement de la plante 30
4. Un avantage sélectif dans certaines conditions environnementales 31
B. Diversité des modalités de reproduction asexuée 32
1. La multiplication végétative à partir d'organes non spécialisés 32
2. La multiplication végétative à partir d'organes spécialisés 33
3. L'agamospermie : une reproduction asexuée par des graines contenant des embryons adventifs non issus d'une fécondation 35
C. Une reproduction asexuée parfois détournée par l'homme : la multiplication végétative artificielle 35
D. Bilan 37

Bilan général sur la reproduction des Angiospermes 37
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 38
Références 38
Plan du chapitre 39
Plan simplifié du chapitre 41
Plan très simplifié du chapitre 41

Plan très simplifié du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Les modalités de la reproduction sexuée 2
A. Une reproduction qui s'inscrit dans un cycle de développement digénétique haplodiplophasique 2
B. La fleur, les « spores » et les gamétophytes des Angiospermes 4
C. La rencontre des gamétophytes et la double fécondation chez les Angiospermes 12
D. La formation des semences (graines et fruits) et leur dissémination chez les Angiospermes 21
E. Bilan de la reproduction sexuée des Angiospermes 26

II. La multiplication végétative naturelle 29
A. Caractéristiques générales de la reproduction asexuée 29
B. Diversité des modalités de reproduction asexuée 32
C. Une reproduction asexuée parfois détournée par l'homme : la multiplication végétative artificielle 35
D. Bilan 37

Bilan général sur la reproduction des Angiospermes 37
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 38
Références 38
Plan du chapitre 39
Plan simplifié du chapitre 41
Plan très simplifié du chapitre 41

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en avril 2016 (ATS Bio) • Dernière actualisation : juin 2020. Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.