

Chapitre 4

La reproduction sexuée chez les embryophytes

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Alternance de deux générations au cours du cycle de reproduction
- 2 Le rapprochement des gamètes issus d'organismes fixés en milieu aérien
- 3 La double fécondation, spécificité des angiospermes
- 4 La dissémination des individus
- 5 Caractéristiques des cycles de reproduction

ZOOM

- 1 Formation et libération des grains de pollen
- 2 Les auto-incompatibilités gamétophytiques

Voir chapitre 3, § 2

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 11

INTRODUCTION

La reproduction est un processus par lequel un ou deux individus parentaux forment un descendant de la même espèce. Elle contribue ainsi à la dynamique démographique d'une population et permet souvent aussi une diversification des génomes. Ce chapitre est consacré à la reproduction sexuée des embryophytes, végétaux essentiellement terrestres et caractérisés par le fait qu'après la fécondation se forme un embryon avec des ébauches de racine et de tige feuillée.

- ➔ Quelles sont les étapes de la reproduction sexuée des embryophytes ?
- ➔ Comment se réalise le rapprochement des gamètes, alors même que ces organismes sont fixés ?
- ➔ Comment les descendants de la reproduction sexuée, eux aussi fixés, parviennent-ils à coloniser de nouveaux espaces ?

Deux exemples seront développés : celui du polypode, une fougère et celui des angiospermes (dont les fleurs ont déjà été étudiées en BCPST1).

1 Alternance de deux générations au cours du cycle de reproduction

1.1 La génération sporophytique : formation des spores par la méiose

Comme pour la plupart des eucaryotes, la reproduction des embryophytes comprend deux processus complémentaires : la méiose et la fécondation. Chez les embryophytes, la méiose produit

des cellules reproductrices haploïdes, appelées **spores** (méiospores car issues d'une méiose). Ces cellules se distinguent des gamètes en ce qu'elles ne sont pas sexuées et ne fusionnent pas lors d'une fécondation.

a) Chez le polypode : le plant feuillé non sexué libère des méiospores

Le polypode vulgaire (*Polypodium vulgare*) est une fougère fréquente dans les sous-bois, sur les talus et vieux murs. Il forme des touffes serrées de grandes feuilles (ou frondes) à limbe vert profondément lobé, portées par une tige souterraine vivace, le rhizome.

Vers la fin du printemps, apparaissent, sous les frondes, deux lignes d'amas jaunes, ou **sores**, groupes de 60 à 80 **sporanges**, organes reproducteurs à paroi pluricellulaire dans lesquels se forment les **méiospores** (figure 4.1).

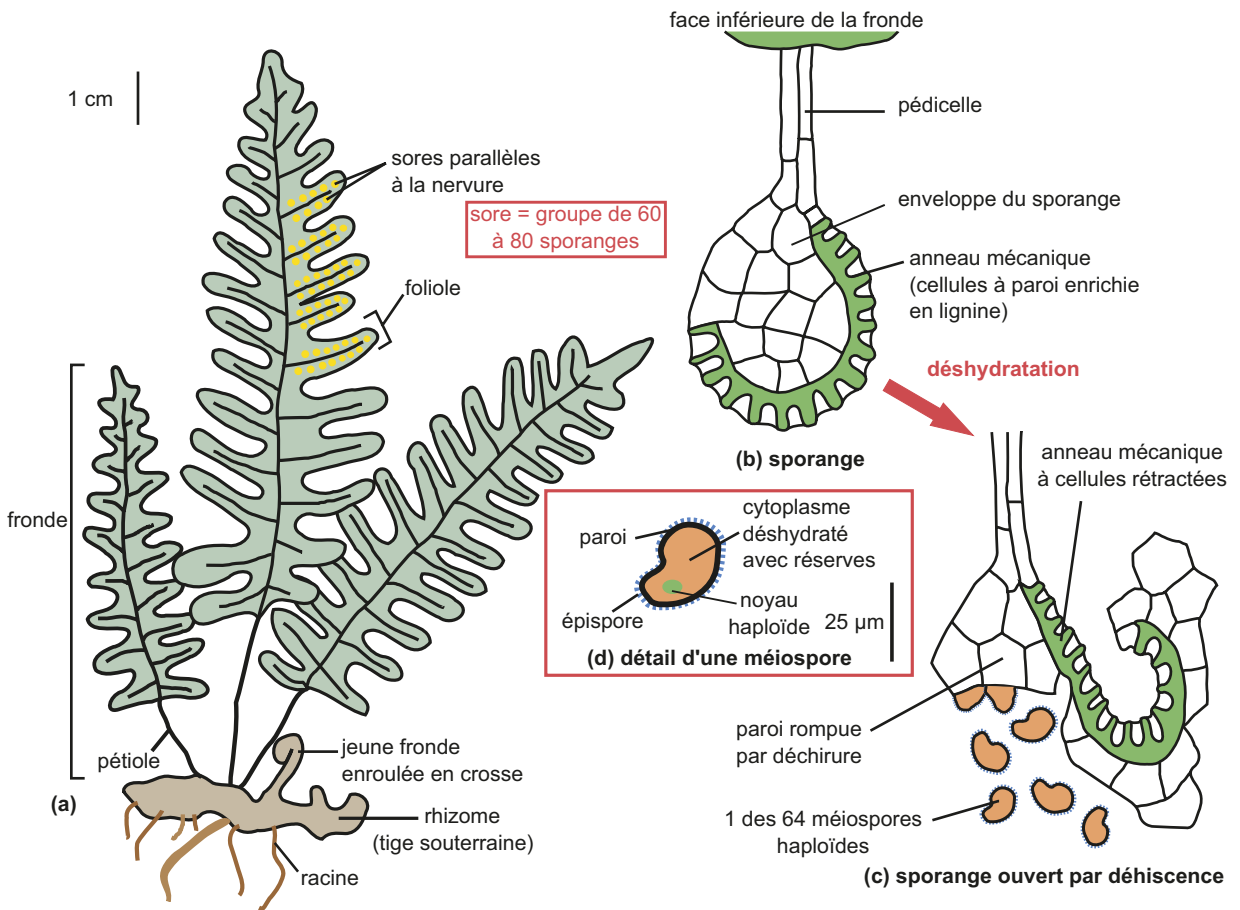


Figure 4.1 La formation des méiospores chez le polypode vulgaire.

(a) Plant de polypode (sporophyte) porteur des sporanges ; **(b)** un sporange fixé au limbe ; **(c)** déhiscence du sporange et libération des spores ; **(d)** détail d'une méiospore.

Le sporange en formation abrite une cellule centrale qui se divise 4 fois : les 16 cellules filles subissent alors une méiose formant 64 méiospores, cellules haploïdes, de 25 µm de diamètre. Leur cytoplasme déshydraté est riche en réserves, mitochondries et plastides. Leur paroi comprend l'**intine** (paroi pectocellulosique) entourée de l'**épispore**, riche en sporopollénine, polymère imputrescible donnant des propriétés de résistance mécanique et d'étanchéité. Les méiospores

sont des cellules haploïdes résistantes et en vie ralentie. Elles sont libérées à la faveur d'une période sèche, par ouverture du sporange. Celui-ci est en effet délimité par une assise particulière, l'**anneau mécanique**, dont la paroi est enrichie en lignine (plus rigide) sur les faces latérales et internes. La déshydratation des cellules conduit à la rétraction de leur face externe, la seule à pouvoir se déformer ; cette déformation rompt la paroi du sporange, c'est la **déhiscence**. Les méiospores sont alors disséminées par le vent (figure 4.1c).

Voir TP 4, § 2.1

Le plant feuillé du polypode est diploïde ; il produit des méiospores dans ses sporanges : on peut le désigner comme un **sporophyte**.

b) Chez les angiospermes : des méiospores incluses dans les étamines et les ovules

Les angiospermes sont caractérisées notamment par leurs fleurs qui se transforment en fruits. Un exemple d'angiosperme, la luzerne (une fabacée) a été étudiée en BCPST1.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 2, § 3

Les fleurs des fabacées, comme celles de bien des angiospermes, portent à la fois des pièces fertiles mâles, les **étamines**, et d'autres femelles, les **carpelles**. La formation des fleurs est notamment contrôlée par des facteurs saisonniers, température et photopériode.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 2, § 4.1

Dans les boutons floraux, la partie renflée des étamines, l'**anthère**, contient un massif de cellules se divisant par méiose. Il se forme de très nombreuses méiospores haploïdes, appelées **microspores** ; elles sont d'abord regroupées par quatre (en tétrades) avant de se séparer. Par une mitose, chaque microspore forme alors un grain de pollen, bicellulaire. Les grains de pollen sont libérés lorsque les étamines sont à maturité : la paroi de l'anthère comprend une assise mécanique qui fonctionne de façon identique à celle du sporange du polypode (figure 4.2a).

Voir TP 4, § 1.1

La partie renflée à la base d'un carpelle constitue l'**ovaire** qui comprend plusieurs ovules. Dans les boutons floraux, à l'intérieur de chaque ovule, une cellule diploïde se divise par une méiose dont les cytotidères sont inégales : il en résulte une seule **macrospore** haploïde (figure 4.2b). Par des mitoses, une macrospore forme une structure à 7 cellules, le sac embryonnaire.

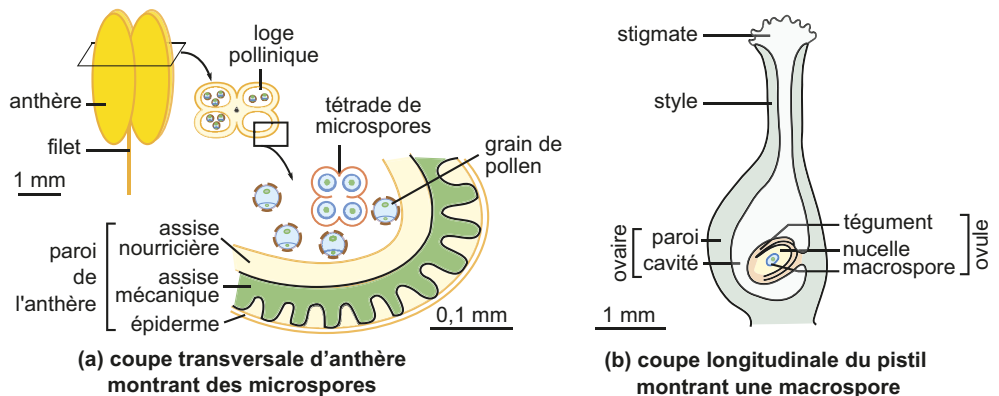


Figure 4.2 Localisation des spores dans les pièces fertiles d'une fleur d'angiosperme.

! Attention !

L'ovule des angiospermes n'est pas un gamète : il est formé de plusieurs cellules diploïdes entourant les cellules haploïdes du sac embryonnaire.

Ainsi, chez les angiospermes, comme chez le polypode, le plant feuillé, diploïde, produit des méiospores haploïdes ; c'est donc un **sporophyte**. Mais, contrairement à celles du polypode, les méiospores des angiospermes restent dans les organes reproducteurs qui les ont produites (anthère ou ovule) et forment par mitoses des structures pluricellulaires : grain de pollen et sac embryonnaire.

1.2 La génération gamétophytique : formation des gamètes

a) Chez le polypode : un seul gamétophyte autonome, le prothalle

En conditions favorables (présence d'eau et température clémente), les spores de polypode se réhydratent et germent : par des mitoses, chaque spore édifie d'abord un filament de cellules chlorophylliennes qui s'étalent ensuite en une lame verte cordiforme de quelques millimètres, formée de cellules haploïdes : le **prothalle** (figure 4.3a).

Le prothalle est un individu autonome, chlorophyllien, formé de plusieurs couches de cellules et ancré à son substrat par des rhizoïdes. Sur sa face inférieure, se différencient des organes reproducteurs simples : les **gamétanges**. Dans la région des rhizoïdes se différencie d'abord les gamétanges mâles ou **anthéridies** (figure 4.3b et c) : ces petites sphères de 50 µm de diamètre libèrent à maturité des spermatozoïdes de forme hélicoïdale, dotés de flagelles locomoteurs. Plus tard, dans l'échancrure médiane du prothalle se mettent en place les gamétanges femelles ou **archégones** (figure 4.3d et e) : chaque archégone est un massif pluricellulaire de 100 µm comportant un col qui surmonte le gamète femelle appelé **oosphère**.

! Attention !

Le gamète femelle des embryophytes s'appelle oosphère et non pas ovule comme chez les animaux. En revanche, les gamètes mâles des embryophytes sont appelés des spermatozoïdes, comme chez les animaux.

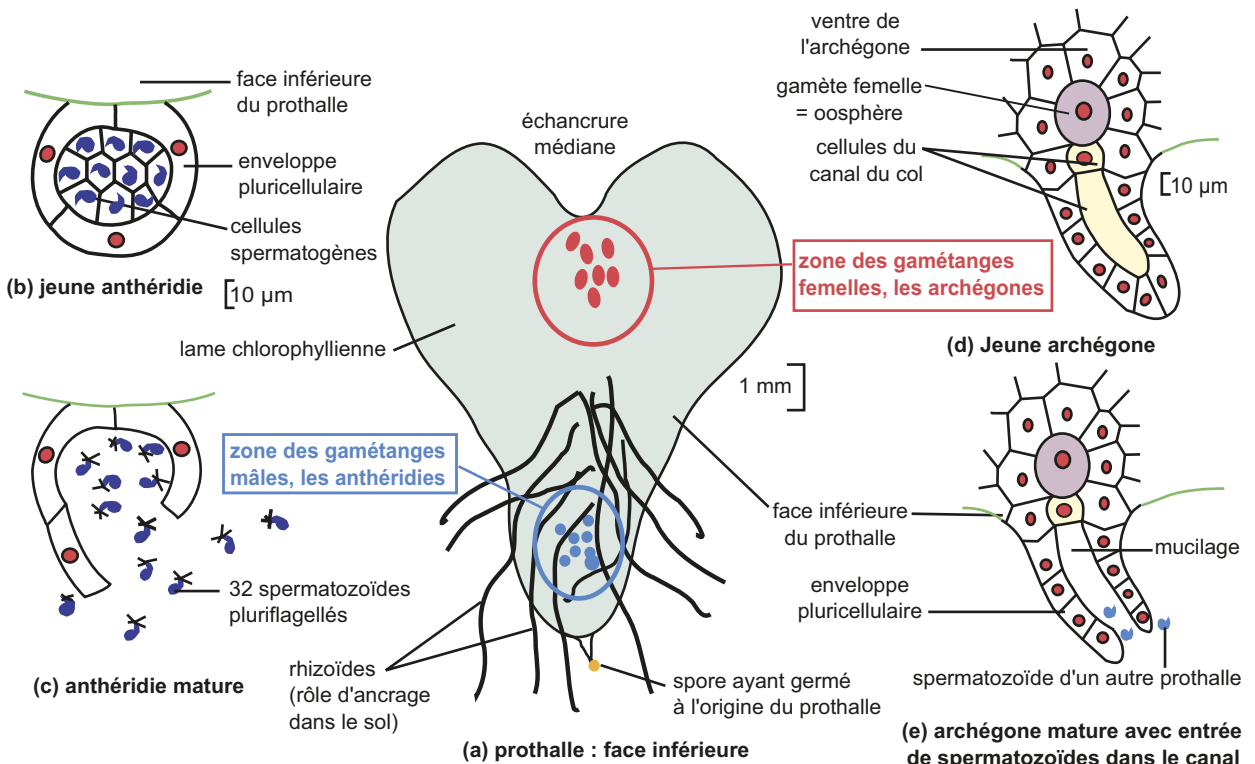


Figure 4.3 (a) Le prothalle (gamétophyte du polypode) et les gamétanges (b à e).

(b) et (c) coupes radiales ; (d) et (e) coupes longitudinales.

Le prothalle du polypode est un individu haploïde à l'origine des gamètes : il est nommé **gamétophyte**. Il présente une maturité sexuelle décalée, d'abord mâle puis femelle : il s'agit de **protandrie**.

b) Chez les angiospermes : des gamétophytes mâles et femelles distincts et réduits

Chaque microspore d'angiosperme peut former par mitoses un grain de pollen bicellulaire et chaque macrospore peut générer un sac embryonnaire à 7 cellules, tout comme une méiospore de polypode peut former un prothalle. Pollen et sac embryonnaire sont donc les **gamétophytes des angiospermes**. Contrairement à ceux du polypode, ils n'ont pas d'autonomie trophique mais, comme le prothalle, ils se distinguent à la fois du plant feuillé (sporophyte) et des autres gamétophytes par leur génome haploïde, formé de combinaisons alléliques originales à la suite du brassage génétique méiotique. Chez le polypode, le gamétophyte est à la fois mâle et femelle ; chez les angiospermes, gamétophytes mâles et femelles sont distincts.

Voir chapitre 3, § 2.1

Voir TP 4, § 2.1

ZOOM 1

Formation et libération des grains de pollen.

- Le **grain de pollen**, gamétophyte mâle, est libéré par la déhiscence des anthères. Il est formé de deux cellules haploïdes de tailles très inégales : la cellule végétative inclut la cellule reproductrice, encore appelée cellule spermatogène ou cellule générative (figure 4.4a). Comme les spores du polypode, les grains de pollen présentent 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 glycoprotéines. L'exine confère une grande résistance au grain de pollen.

À maturité, le grain de pollen est déshydraté, chargé en réserves et en vie ralentie. Sa longévité va de quelques heures à une centaine de jours selon l'espèce.

- Le **sac embryonnaire**, gamétophyte femelle n'est pas libéré. Il reste inclus dans un ovule lui-même contenu dans l'ovaire d'un carpelle. Il est formé de sept cellules dont l'une, la cellule centrale, comprend deux noyaux. L'oosphère, gamète femelle, est l'une des cellules situées sous le micropyle de l'ovule (zone dépourvue de téguments).

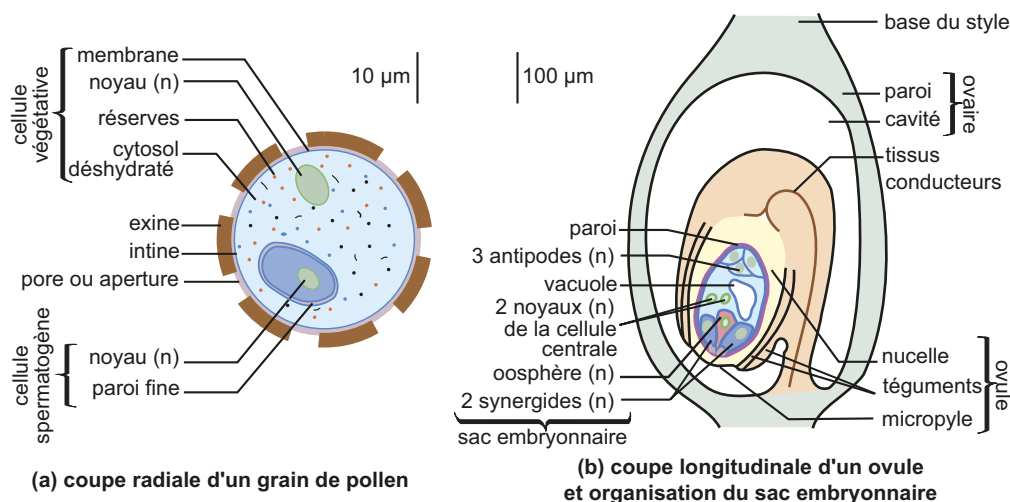


Figure 4.4 Les gamétophytes des angiospermes.

(n) désigne les noyaux haploïdes.

Ainsi, au cours de la reproduction des embryophytes se succèdent deux **générations** (sporophyte ou gamétophyte). Chacune débute par une cellule reproductrice (méiospore pour le gamétophyte, zygote pour le sporophyte) et aboutit, après une activité végétative plus ou moins longue à la production d'autres cellules reproductrices (gamètes pour le gamétophyte ou méiospores pour le sporophyte). Les gamètes sont ainsi produits par des structures pluricellulaires haploïdes, les gamétophytes, et non, comme chez les animaux, par des gonades (organes reproducteurs diploïdes d'un potentiel parent).

Voir chapitre 6, § 1

2

Le rapprochement des gamètes issus d'organismes fixés en milieu aérien

2.1 Chez le polypode : fécondation externe par zoïdogamie

Les gamètes mâles et femelles du polypode se rencontrent sur un prothalle ayant atteint sa maturité femelle. Les cellules du col des archéogones se gélifient, par absorption d'eau de pluie ou de rosée : le col devient alors un gel hydrophile, riche en acide malique. Simultanément, l'eau fait gonfler les cellules de la paroi des anthéridies d'un autre prothalle, à maturité mâle, et les disloque (figure 4.3b). Les spermatozoïdes libérés nagent grâce à leurs flagelles, attirés par l'acide malique du col des archéogones matures. Les gamètes mâles remontent le col de l'archéogone et l'un d'eux fusionne avec l'oosphère (figure 4.3e) pour former une cellule diploïde ou zygote. La fécondation du polypode se fait donc dans le milieu extérieur (milieu terrestre) ; elle est **dépendante de la présence d'eau** qui libère les gamètes mâles et leur sert de substrat pendant leur déplacement. On parle de **zoïdogamie**, car les spermatozoïdes nagent jusqu'à l'oosphère.

L'autofécondation entre deux gamètes provenant d'un même prothalle (ou **autogamie**), est limitée par la maturation décalée des gamétanges. La fécondation croisée (ou **allogamie**), i.e. entre gamètes formés sur deux prothalles différents, est favorisée par l'acide malique qui oriente le déplacement des gamètes mâles vers l'oosphère (**chimiotactisme positif**). Par ailleurs, les archéogones produisent des substances anthéridiogènes qui induisent la maturation des anthéridies sur les prothalles voisins.

Le zygote obtenu se développe en un embryon, nouveau sporophyte, qui s'organise rapidement en racine, rhizome, première feuille et suçoir. Cet organe nutritif plonge dans le corps du prothalle et permet à l'embryon en développement de vivre aux dépens du gamétophyte, le temps qu'il développe ses propres feuilles et donc sa propre autotrophie.

2.2 Chez les angiospermes : fécondation interne précédée de la pollinisation

a) La pollinisation : dispersion du matériel génétique mâle

La pollinisation est le transport du pollen produit par une fleur sur le stigmate d'une fleur de la même espèce. Le **pollen** produit dans les étamines est libéré grâce à un mécanisme de déhiscence, qui rappelle celui vu pour les sporanges du polypode (voir § 1.1).

Les grains de pollen peuvent alors être dispersés : leur petite taille, leur état déshydraté, en vie ralentie, sont des adaptations à cette fonction de dispersion. Il arrive que le pollen d'une fleur germe sur un stigmate d'une même fleur (autopollinisation ou **autogamie**). Chez de nombreuses espèces, divers mécanismes favorisent l'**allogamie** (maturation décalée des étamines et du pistil ; obstacle anatomique à l'autopollinisation ; impossibilité pour un grain de pollen à poursuivre son évolution sur un stigmate de génotype proche du sien, etc.).

Lorsqu'il y a allogamie, comme les grains de pollen ne sont pas motiles, la pollinisation est réalisée grâce à un **vecteur**. Le plus fréquemment, il s'agit du vent (pollinisation anémophile des fleurs anémogames) ou des insectes (pollinisation entomophile des fleurs entomogames). Les caractéristiques des fleurs dépendent de leur mode de pollinisation.

• Anémogamie

Les poacées (graminées) sont des plantes anémogames dont les fleurs discrètes, verdâtres et inodores sont groupées en épis et présentent 2 stigmates plumeux et 3 étamines dont le filet flexueux expose son anthère à la surface de l'épi (figure 4.5a). La déhiscence des anthères libère de très nombreux grains de pollen (50 millions pour un pied de maïs), petits (10 à 15 µm) et lisses, qui sont transportés par le vent parfois à très grande distance. Au gré des vents, ils peuvent être réceptionnés sur les stigmates d'autres fleurs.

ZOOM 1

Formation et libération des grains de pollen.

ZOOM 2

Les auto-incompatibilités gamétophytiques

Voir chapitre 3, § 3.2

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 11, § 3

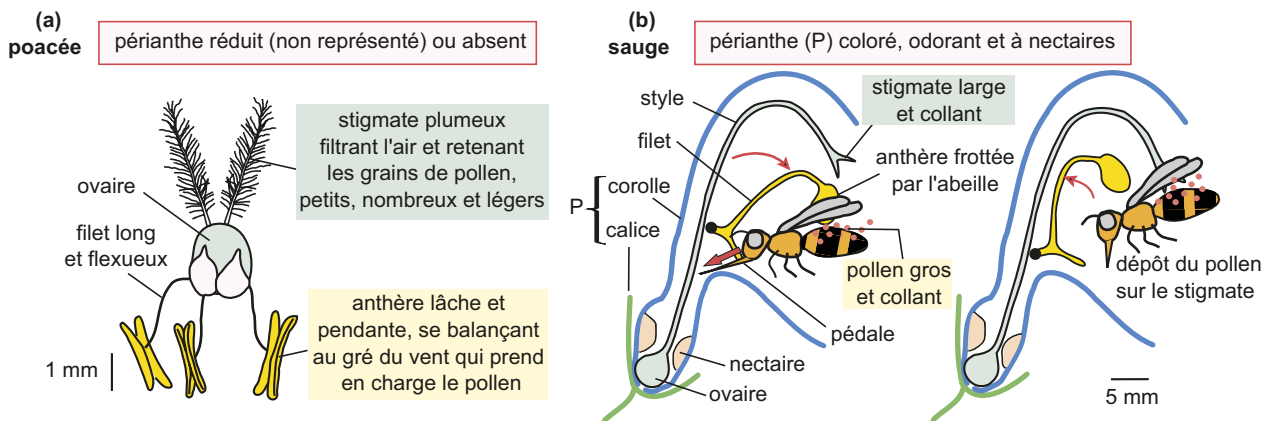


Figure 4.5 La pollinisation **(a)** vue externe d'une fleur anémogame de poacées ; **(b)** coupe longitudinale de la fleur entomogame de sauge.

Chez la sauge des prés, les fleurs sont protandres. Le filet des étamines présente à sa base un dispositif permettant leur bascule sous la pression d'un insecte butineur (étamines en « pédale »). Lorsque celui-ci pénètre dans la fleur et s'y enfonce pour atteindre les nectaires situés au fond de la corolle, la bascule des étamines les amène au contact du dos de l'insecte (b, à gauche). Il repartira vers une autre fleur le dos couvert de pollen dont il laissera quelques grains sur le stigmate de la fleur suivante (b, à droite).

• **Entomogamie**

L'entomogamie représente le mode de pollinisation de 80 % des angiospermes. Les fleurs des plantes entomogames sont attractives pour les insectes par leur couleur, la production de molécules odorantes et de nectar. L'exine très ornementée et la présence de molécules adhésives à sa surface favorisent l'accrochage du pollen sur l'insecte pollinisateur, ainsi que d'autres dispositifs, comme c'est le cas chez la sauge (figure 4.5b).

La relation entre une plante à fleur et ses insectes pollinisateurs est une coopération mutualiste (échange de nourriture, pollen ou nectar, contre le transport du pollen permettant la fécondation croisée). Chaque espèce peut alors exercer des pressions de sélection sur l'espèce partenaire ; les exemples de coévolution entre les angiospermes et des insectes pollinisateurs sont nombreux.

b) La siphonogamie, transport passif des gamètes mâles jusqu'au sac embryonnaire

Dès qu'il est déposé sur le stigmate d'une fleur compatible, le grain de pollen s'hydrate à partir du gel hydrophile glycoprotéique qui recouvre le stigmate mature. Dans de nombreuses espèces, la germination du pollen est l'occasion d'un tri des gamétophytes éliminant les porteurs d'un génome proche de celui des cellules du stigmate.

L'eau absorbée passivement au niveau des ouvertures, fait gonfler le cytoplasme de la cellule végétative. Sous l'effet de la turgescence, un court tube pollinique émerge par l'une des ouvertures puis s'allonge progressivement. En quelques heures il pénètre au sein des tissus du stigmate puis il s'engage dans le style jusqu'à la loge ovarienne, et enfin, il pénètre dans l'ovule par le micropyle, s'insinue entre les cellules du nucelle jusqu'à atteindre le sac embryonnaire où se trouvent les gamètes femelles (figure 4.6a).

Dans le style, la croissance du tube pollinique est orientée du stigmate vers l'ovule. Chez certaines espèces, le style est plein et le tube pollinique progresse dans les espaces intercellulaires du parenchyme axial, aux parois intercellulaires gélifiées, qui est appelé tissu de conduction ou tissu de transmission. Chez d'autres, le style est creusé d'un canal axial et le tube pollinique progresse à sa surface. La progression du tube entre les cellules du pistil puis du nucelle est facilitée

Voir TP 8, § 2

ZOOM 2

Les auto-incompatibilités gamétophytiques

par les enzymes (pectinases) qu'il sécrète. Elle peut être guidée par des interactions moléculaires entre une glycoprotéine de la matrice extracellulaire des tissus du style et un récepteur protéique de la paroi du tube pollinique relié au cytosquelette cortical (voir à la fin du chapitre la partie S'entraîner, le sujet sur documents).

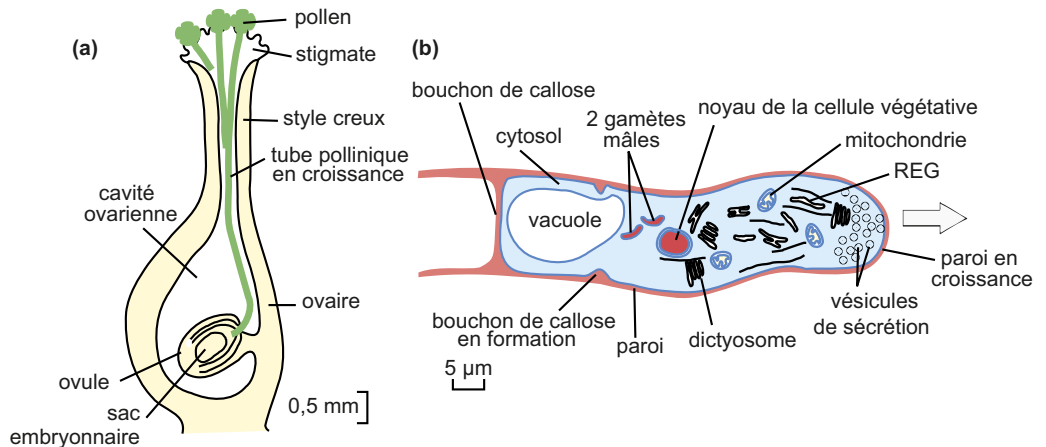


Figure 4.6 (a) trajet du tube pollinique en croissance (coupe longitudinale du pistil) ; (b) détail d'une coupe longitudinale de l'extrémité du tube.

(D'après Kleiman-Mariac C, *La reproduction des angiospermes*, Belin 2001).

Une fois épuisées les réserves du grain de pollen, la nutrition du tube pollinique est, pour l'essentiel, assurée par les tissus du style qui fournissent notamment des oses, des acides aminés, du calcium, indispensables à l'édification de la paroi, et de l'eau nécessaire à la croissance par turgescence. Ainsi, le tube pollinique qui est une extension du gamétophyte mâle vit aux dépens des tissus du pistil (sporophyte femelle).

La croissance du tube pollinique se fait à la vitesse de 1 à 3 mm/h en moyenne (jusqu'à 1 cm/h chez le maïs). Pendant la progression du tube pollinique, la cellule reproductrice forme par mitose deux gamètes mâles dépourvus de paroi : c'est la **mitose gamétogène**. Le noyau végétatif et les 2 cellules spermatiques sont liés par du cytosquelette et progressent ensemble. Le tube pollinique s'allonge par son extrémité distale qui concentre le cytoplasme et l'activité métabolique. Périodiquement, la mise en **place** de bouchons de callose isole la partie distale du tube des parties situées en arrière (figure 4.6b).

Lorsque le tube pollinique est proche du sac embryonnaire, les deux gamètes mâles y pénètrent ; l'un d'eux fusionne avec l'oosphère pour former un zygote, à l'origine d'un nouveau sporophyte diploïde. Ainsi, les gamètes mâles ne sont jamais en contact avec le milieu extérieur et c'est un tube (ou siphon) qui les achemine jusqu'au sac embryonnaire. Ce type de fécondation interne est appelé **siphonogamie**. Les gamètes sont ainsi protégés du milieu terrestre, peu favorable à la vie de cellules isolées, puisque déshydratant et variable. Un autre mode de fécondation interne sera vu chez les mammifères.

Voir chapitre 6, § 3.2

3

La double fécondation, spécificité des angiospermes

3.1 Formation de deux zygotes

Les deux gamètes mâles du tube pollinique sont dépourvus de parois. Ils sont génétiquement identiques mais diffèrent par leur contenu cytoplasmique : l'un est plus riche en plastes et l'autre en mitochondries. La croissance du tube pollinique les conduit à proximité du sac embryonnaire, gamétophyte femelle formé de sept cellules, dont les gamètes femelles.

Le pôle micropylaire du sac embryonnaire est occupé par un groupe de 3 cellules : l'oosphère et deux synergides dont la paroi polysaccharidique présente des digitations très irrégulières sur plus d'un tiers de la hauteur cellulaire : c'est l'**appareil filiforme**. Le tube pollinique traverse l'appareil filiforme d'une des 2 synergides et, au contact du cytoplasme, son apex éclate, déchargeant ainsi les 2 gamètes mâles dans l'une des synergides qui dégénère (figure 4.7).

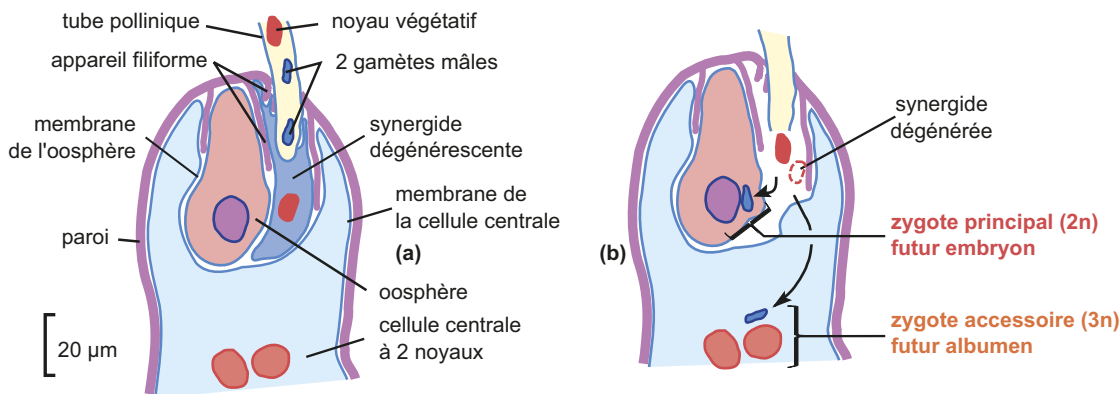


Figure 4.7 La double fécondation des angiospermes.

Coupes longitudinales du sac embryonnaire : **(a)** contact entre les gamétophytes ; **(b)** rencontre des gamètes.

Les deux gamètes mâles migrent. Au contact des synergides, donc au point de passage des gamètes mâles, les parois de l'oosphère et de la cellule centrale sont localement interrompues, ce qui facilite la pénétration des noyaux mâles dans les gamètes femelles. Les synergides jouent ainsi le rôle de **cellules de transfert** des gamètes mâles vers les gamètes femelles.

Un gamète mâle (souvent, le plus riche en plastes) fusionne avec l'oosphère (gamète principal) au cytoplasme riche en réserves (amyloplastes, globules lipidiques, protéines), formant ainsi le **zygote principal diploïde** (œuf-embryon). La fusion de l'autre gamète mâle (le plus riche en mitochondries) avec la cellule centrale binucléée, à large vacuole, engendre le **zygote accessoire triploïde** (œuf-albumen). Le cytoplasme de l'oosphère et de la cellule centrale est riche en ribosomes et ARNm qui serviront aux futures synthèses protéiques des deux zygotes.

L'oosphère et la cellule centrale jouent ainsi le rôle de gamètes femelles, fécondés chacun par un gamète mâle. La fécondation des angiospermes forme deux zygotes : elle est appelée **double fécondation** (figure 4.7b).

Les trois antipodes, cellules de petite taille situées à l'opposé du micropyle (figure 4.4b) ne jouent pas de rôle direct dans la fécondation. Ces cellules au métabolisme très actif, assurent l'absorption par le sac embryonnaire, de nutriments de l'ovule.

3.2 Transformations faisant suite à la double fécondation

a) Transformation du sac embryonnaire en embryon principal et albumen

Après la double fécondation, les synergides et les antipodes dégèrent tout comme le noyau végétatif du tube pollinique, qui se dessèche avec le style et le stigmate.

Les deux zygotes se divisent activement. Le zygote principal, diploïde, constitue un **embryon** qui développe la future racine (radicule), la future tige (tigelle) avec un premier bourgeon (la gemmule) et une ou deux premières feuilles, les cotylédons.

Le zygote accessoire, triploïde, se développe en un tissu nutritif, l'**albumen** qui régresse dans la plupart des espèces au cours de la formation de la graine, au profit du ou des cotylédons. Dans ce cas, il se forme une graine exalbuminée ; si l'albumen persiste, la graine est albuminée.

b) Transformation de l'ovule en graine

L'ovule est à l'origine de la graine. Son ou ses **téguments** évoluent en téguments protecteurs de la graine, coriaces, souvent sclérifiés et secs. Le tissu diploïde constitutif de l'ovule, le **nucelle**, est absorbé par l'embryon en développement : ses nutriments passent d'abord dans l'albumen, puis, pour les graines exalbuminées, sont exportés ensuite vers les cotylédons de l'embryon.

c) Transformation de l'ovaire en fruit

Après la fécondation, les pétales et étamines de la fleur se flétrissent et tombent. Les sépales subsistent néanmoins fréquemment, comme c'est le cas pour la tomate ou la fraise. L'ovaire du carpelle persiste et gonfle : il se transforme en fruit, qui contient les graines (figure 4.8).

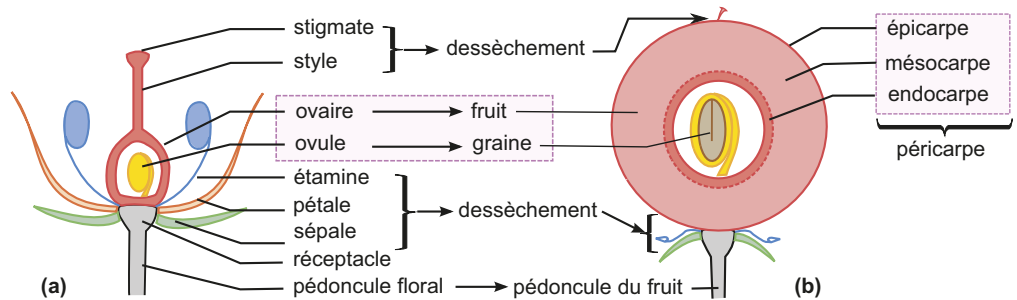


Figure 4.8 Coupes longitudinales schématiques d'une fleur.

De la fleur (a) au fruit (b) à partir de l'exemple du cerisier (rosacée).

D'autres parties de la fleur (réceptacle floral, notamment) peuvent contribuer à la formation du fruit (fruit complexe). Celle-ci est marquée par une forte croissance (le volume augmente d'un facteur 3 000 en moyenne) appelée la **nouaison**. Une période de froid ou de pluie lors de la floraison des arbres fruitiers est néfaste à cette étape ; un tel printemps est donc souvent annonciateur d'une année pauvre en fruits. Puis, diverses transformations conduisent à la formation de fruits secs (par déshydratation et sclérisation de la paroi ovarienne) ou de fruits charnus (avec accumulations de molécules organiques diverses comme le saccharose, des pigments, des terpènes responsables de la saveur et de l'odeur des fruits). Les fruits sont très variés et participent tous à la dissémination des graines.

Voir TP 4, § 2.4

4

La dissémination des individus

Les embryophytes peuvent coloniser de nouveaux milieux alors même que ce sont des organismes fixés, incapables de se déplacer. Les spermatozoïdes du polypode, le pollen (gamétophyte mâle) des angiospermes, dispersent de façon respectivement active ou passive, un génome haploïde, ce qui favorise la fécondation croisée. Mais ce génome qui est celui du gamète mâle, n'est pas transmis aux générations suivantes en l'absence d'une fécondation.

D'autres structures permettent de disséminer l'information génétique caractéristique d'un individu de l'espèce et ainsi d'étendre l'aire de répartition d'une population.

4.1 Chez le polypode, dissémination par les méiospores

La dissémination du polypode se fait par les spores libérées par l'ouverture des sporanges (voir § 1.1a). La germination d'une spore, à une certaine distance du plant de fougère (sporophyte), qui l'a formée donne un prothalle (gamétophyte) sur lequel se développera après fécondation un nouveau sporophyte. Les **spores** (figure 4.1d) présentent des adaptations à leur fonction de dissémination. Ces structures unicellulaires disséminent un génome haploïde sous une forme légère aisément transportable par le vent. Déshydratées, en vie ralentie et protégées par une paroi

résistante, elles sont relativement indépendantes des conditions du milieu. Elles contiennent des réserves utilisées lors de la germination qui suit leur réhydratation. Leur grand nombre permet d'assurer une dissémination malgré la perte des très nombreuses spores qui ne germent jamais.

4.2 Chez les angiospermes, dissémination par la graine et/ou le fruit

Chez les angiospermes, ce sont les **graines** qui disséminent l'espèce. Elles contiennent un embryon, susceptible de se développer en un nouvel individu, et des réserves, qui sont utilisées lors de la germination. Comme les spores, structures de dissémination de l'espèce chez les fougères, les graines sont déshydratées et en vie ralentie. Contrairement aux spores, elles sont pluricellulaires et incluses dans un fruit qui peut contribuer à les disséminer.

Voir TP 4, § 2.2

Les graines nouvellement formées sont le plus souvent incapables de germer même si les conditions extérieures sont favorables (présence d'eau et d'O₂, température clémente). Cette incapacité physiologique à se développer est appelée **dormance** ; avant que la graine ne germe, la dormance doit être levée par des facteurs spécifiques, souvent plusieurs semaines de froid (5 °C) humide. Dans les conditions naturelles, la levée de dormance est réalisée par le passage de l'hiver. C'est un des mécanismes synchronisant le cycle de développement de la plante avec le cycle des saisons ; il permet d'empêcher qu'une période d'hiver plus clémente ne déclenche de façon prématurée, le développement d'une plantule qui pourrait ensuite être interrompu par le retour du froid de saison. Il existe une grande diversité des modalités de dissémination chez les angiospermes (figure 4.9).

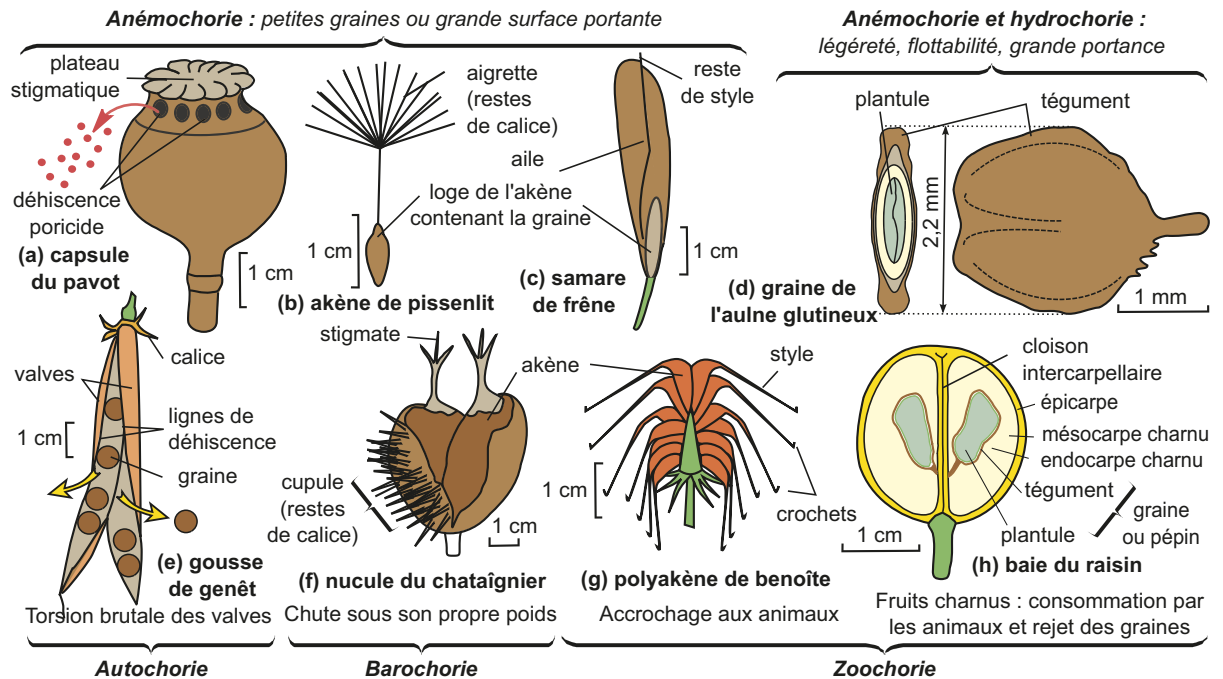


Figure 4.9 Modalités de la dissémination des individus chez les angiospermes.

Le vent dissémine les fruits (a à c) ou les graines (d) munis d'expansions ailées ou d'aigrettes : **anémochorie** ; les graines ou les fruits lourds (f) chutent sous l'effet de la pesanteur (**barochorie**) ; les animaux disséminent les fruits des deux façons : accrochés à leur pelage ou plumage (**ectozoochorie**, g), ou consommer les fruits charnus avant de rejeter les graines non digérées dans leurs fèces (**endozoochorie**, h). Lorsque l'ouverture brutale d'un fruit sec, sous l'effet de la dessiccation ou d'un choc, projette les graines à distance, on parle d'**autochorie** (e).

Le plus souvent ce sont des agents du milieu terrestre (pesanteur, vent, animaux) qui participent à la dissémination des graines. La plante peut être elle-même la source de la dissémination de ses graines, par exemple lorsqu'un fruit éclate en projetant ses graines alentour.

Une observation rapide ne permet pas toujours de distinguer si une structure de dissémination est un fruit ou une graine. De telles structures, d'origine différente (un ovule pour une graine, une fleur pour un fruit) et pourtant d'apparence semblable et liée à une même fonction (la dissémination de l'espèce) présentent des **convergences** adaptatives.

5 Caractéristiques des cycles de reproduction

5.1 Des cycles digénétiques haplodiplophasiques

Les cycles de reproduction (ou cycles de développement) des embryophytes (figure 4.10) voient se succéder deux **générations** (sporophyte ou gamétophyte) : les cycles des embryophytes sont qualifiés de **digénétiques**.

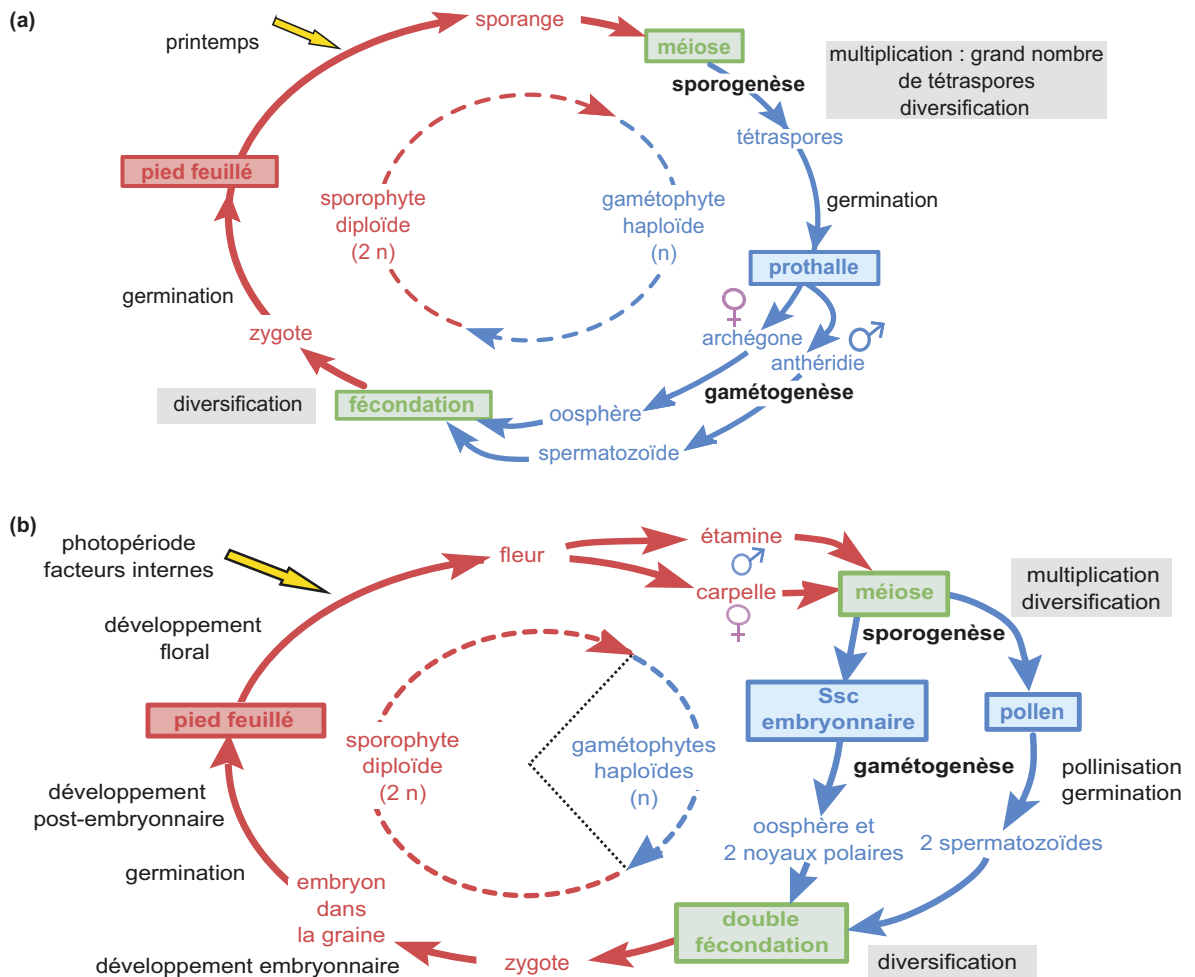


Figure 4.10 Cycle de développement du polypode (a) et des angiospermes (b).

Voir chapitre 6, § 5

Au cours du cycle alternent aussi deux phases chromosomiques séparées par les deux processus complémentaires de méiose et de fécondation, l'haplophase et la diplophase : ces cycles sont **haplodiplophasiques**. La génération gamétophytique comprend uniquement des cellules haploïdes : elle correspond à l'**haplophase**. La génération sporophytique comprend uniquement des cellules diploïdes : elle correspond à la **diplophase**.

5.2 Un zygote avec une combinaison allélique unique

La reproduction sexuée **conserve les caractéristiques de l'espèce** puisqu'un grain de pollen ne peut germer que sur le stigmate d'une fleur de la même espèce. Cependant les hybridations interspécifiques ne sont pas exceptionnelles chez les angiospermes, et associées à une multiplication du stock chromosomique (polyploïdisation), elles peuvent conduire à de nouvelles espèces.

La reproduction sexuée est aussi l'occasion de brassages génétiques, si les parents sont hétérozygotes. Or l'existence d'auto-incompatibilités polliniques chez les angiospermes maintient un taux élevé d'hétérozygotes dans les populations. Chaque zygote est issu de la rencontre aléatoire de gamètes mâle et femelle qui présente chacun l'une des innombrables combinaisons alléliques issues des brassages méiotiques inter et intrachromosomiques.

La diversification des combinaisons alléliques par la reproduction sexuée peut présenter un avantage pour une population confrontée à un environnement changeant, en augmentant la probabilité qu'il existe dans cette population des phénotypes capables de faire face à ces changements. En revanche dans un environnement stable, la recombinaison peut présenter également des effets négatifs en détruisant des combinaisons avantageuses de gènes.

5.3 Coût énergétique élevé de la reproduction

La reproduction sexuée représente un coût élevé. La formation des gamétophytes puis des gamètes est un processus long et coûteux en énergie (pour la synthèse des composés pariétaux et réserves du pollen, des graines ou des spores, par exemple), alors que la plupart de ces structures dégénèrent sans contribuer à la formation de descendants. Après la fécondation, chaque embryon est nourri transitoirement par la génération précédente mais nombreux sont ceux qui ne parviennent pas à se reproduire eux-mêmes par la suite. Le fait même que la reproduction sexuée soit biparentale en fait un processus coûteux puisqu'il faut deux parents pour former un seul descendant.

Au cours de la reproduction sexuée des embryophytes, il se forme aussi des structures de dissémination de l'espèce (spores des fougères, graines et fruits des angiospermes) dont la production est, là encore, coûteuse mais qui permettent aussi à ces êtres vivants fixés, d'étendre leur aire de répartition.

Beaucoup d'embryophytes sont capables d'un autre mode de reproduction, monoparental et asexué. La multiplication végétative des angiospermes sera étudiée dans le prochain chapitre.

ZOOM 1

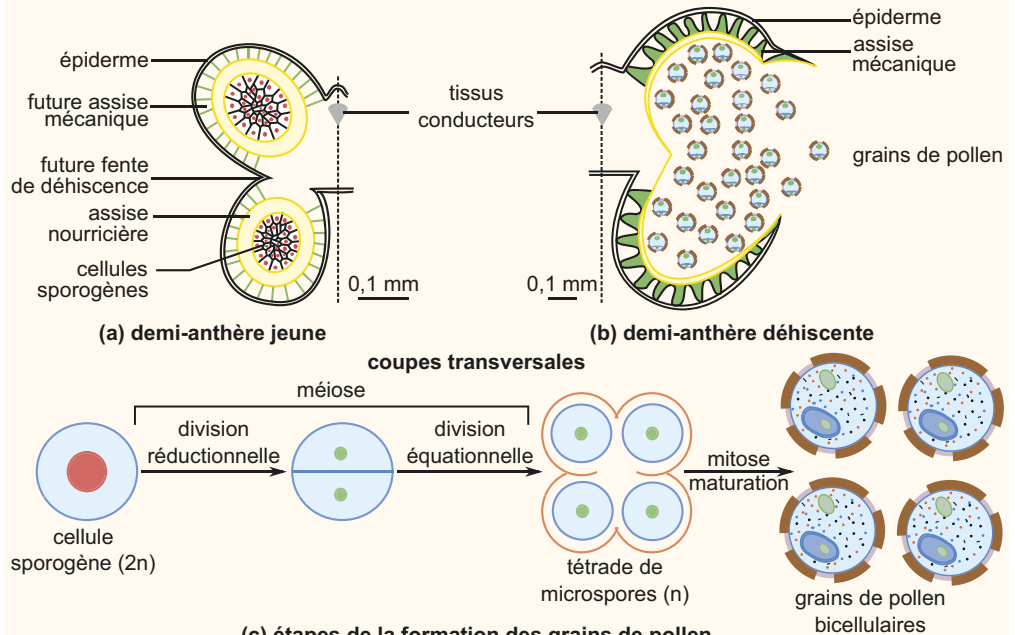
Formation et libération des grains de pollen

Les étamines (dont l'ensemble constitue l'androcée de la fleur) forment puis libèrent les grains de pollen, les gamétophytes mâles.

- Chaque étamine est d'abord une excroissance du méristème floral, puis devient une ébauche de section quadrangulaire. À chaque angle de cette ébauche, les cellules (diploïdes) prolifèrent et s'organisent en un sac pollinique, formé d'un épiderme, d'une future assise mécanique, d'une assise qui nourrit les futurs grains de pollen (tapis) et d'un massif de cellules sporogènes au noyau volumineux (figure a, ci-après).

Voir chapitre 2, § 2.2

Chaque cellule sporogène, par **méiose** engendre 4 **méiospores** (haploïdes), encore appelées **microspores** ou encore **tétraspores** parce qu'elles sont initialement enveloppées ensemble dans une épaisse paroi de callose (un polyside). Des plasmodesmes permettent des échanges entre les spores d'une même tétrade, tant qu'elles n'ont pas élaboré leur propre paroi.



Formation et libération de grains de pollen.

- Chaque tétraspore se transforme en grain de pollen au cours d'une **maturation** pendant laquelle des enzymes hydrolysent progressivement la callose entraînant l'individualisation des microspores de la tétrade (figure c). Chaque spore sécrète sa **paroi**, formée de polysides, de glycoprotéines et de **sporopollénine**, un polymère lipidique chimiquement inerte, mécaniquement très résistant et imperméable à l'eau. Ainsi se constitue l'**exine** dont la surface est lisse chez les plantes anémogames et irrégulière chez les plantes entomogames. L'exine est amincie au niveau des **apertures** (une ou trois selon la position systématique) et recouverte de substances adhésives constituant le **manteau pollinique**. Certains constituants de la paroi pollinique sont à l'origine de réactions allergiques (rhume des foins). C'est lorsque les futurs grains de pollen sont libérés dans le sac pollinique que se met en place, contre la membrane plasmique, l'**intine** de nature pectocellulosique.
- Chaque spore se divise par une **mitose** en deux cellules de taille inégale, formant ainsi le **gamétophyte mâle**. La **cellule végétative** présente une intense activité de synthèse et accumule les réserves (amidon, lipides ou protéines) qui seront utilisées lors de la formation du tube pollinique après la pollinisation. La petite cellule reproductrice ou spermatogène est incluse dans la cellule végétative et dépourvue de réserves. Elle se divisera, après la pollinisation, en deux gamètes mâles, par une mitose dite spermatogène. Dans certaines espèces, cette mitose est précoce et le grain de pollen est tricellulaire. Les nutriments nécessaires aux synthèses et à l'activité métabolique des cellules du pollen sont fournis par les **cellules du tapis**, qui sécrètent un liquide riche en polysides que les futurs grains de pollen absorbent tandis que le tapis se résorbe.

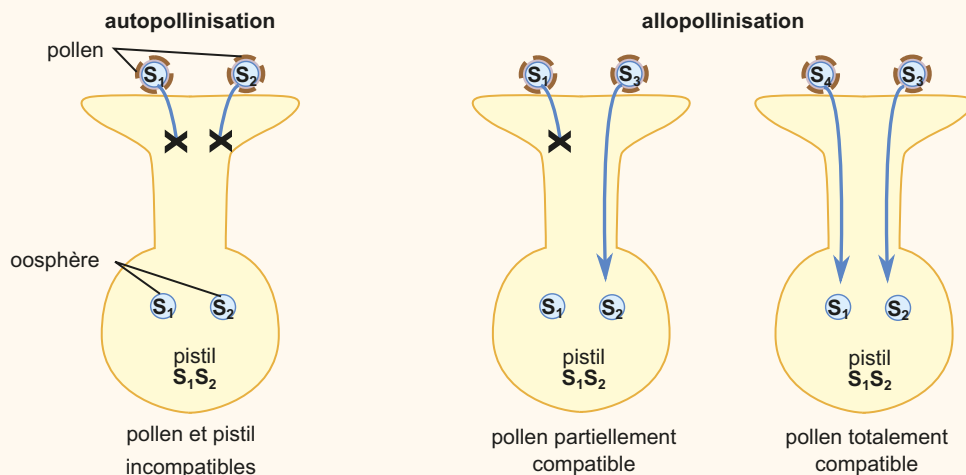
- À la fin de son développement, la paroi de l'étamine ne comprend plus que l'épiderme et l'assise mécanique entourant les cavités des sacs polliniques sèches et remplies de pollen. La **dessiccation de l'anthere** entraîne la diminution du volume des cellules de l'assise mécanique, ce qui provoque la déformation de la paroi de l'anthere et sa déchirure au niveau d'une zone de fragilité : la zone de déhiscence (figure b).
- Les grains de pollen ainsi libérés sont des organes de **dispersion du matériel génétique** du parent mâle. Leur transport sur le stigmate d'une fleur d'un autre plant (parent femelle) contribue à la fécondation croisée (allogamie).

ZOOM 2

Les auto-incompatibilités gamétophytiques

Impossible chez les espèces dioïques (dont les plants mâles et femelles sont distincts), l'auto-fécondation est théoriquement réalisable pour les angiospermes hermaphrodites et monoïques (fleurs mâles et femelles distinctes sur une même plante). Divers dispositifs rendent peu probable la rencontre de gamètes issus d'un même génotype, par exemple la maturation décalée des étamines ou du pistil, ou l'existence de barrages anatomiques qui ne peuvent être contournés que par les insectes pollinisateurs. Dans de nombreuses espèces, il existe des barrages moléculaires à l'autofécondation. Dans ce cas, soit le pollen d'une plante déposé sur un stigmate de la même plante ne germe pas du tout, soit il germe mais sa progression est rapidement stoppée. Il s'agit d'**auto-incompatibilités polliniques** qui rendent l'allogamie obligatoire.

L'absence de développement du tube pollinique jusqu'au sac embryonnaire résulte de la confrontation de protéines polliniques d'une part, stigmatiques ou stylaires, d'autre part. On parle d'incompatibilité **gamétophytique**, lorsque les protéines polliniques d'auto-incompatibilité sont codées par le génome haploïde du grain de pollen (gamétophyte mâle). Cela se rencontre notamment chez les solanacées, comme le tabac ornemental, *Nicotiana alata* (le tabac cultivé, *Nicotiana tabacum*, étant autogame). Les protéines d'auto-incompatibilité sont codées par un seul gène polyallélique (plusieurs dizaines d'allèles notés S_i). Dans le cas où un grain de pollen est déposé sur un stigmate (génome diploïde) dont l'un des allèles S_i est identique au sien, le blocage est tardif : la germination du pollen est suivie de l'arrêt du développement du tube pollinique dans le style et la fécondation ne se produit pas.



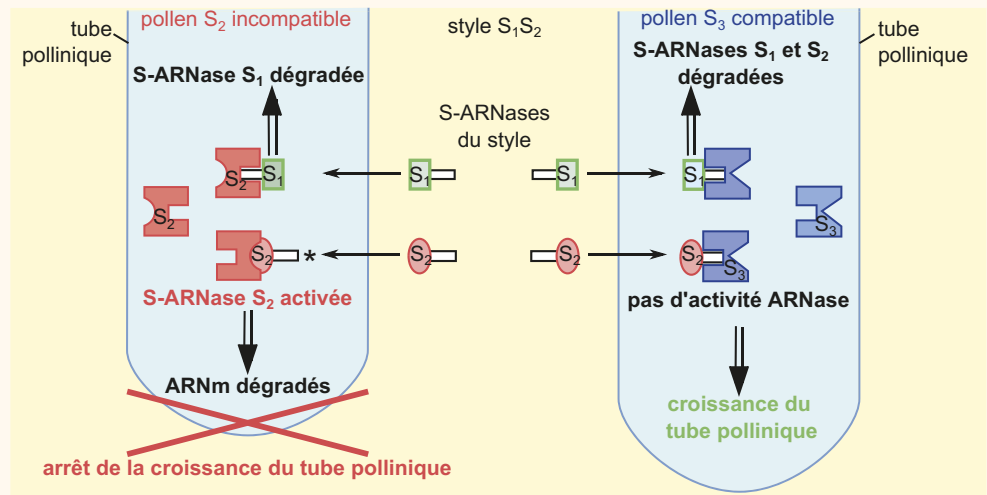
Confrontations pollen/pistil dans le cas d'une auto-incompatibilité gamétophytique.

Les **protéines du style** codées par les allèles S_i sont des ribonucléases (S-ARNases) comportant deux types de domaines :

- 2 domaines variables, spécifiques de l'allèle, et complémentaires des protéines polliniques ;
- un domaine constant à activité ribonucléasique.

Les **protéines polliniques** comportent un site reconnaissant les protéines du style, et un autre inhibiteur de l'activité ribonucléasique.

Lorsque le tube pollinique s'engage dans le style, les S-ARNases du style y pénètrent. L'interaction entre des protéines S_i stylaire et pollinique compatibles entraîne la dégradation des S-ARNases par le protéasome. Dans le cas de protéines compatibles, les S-ARNases non dégradées hydrolysent les ARNm du pollen et la croissance du tube pollinique est stoppée.



Interactions entre protéines d'auto-incompatibilités chez le tabac ornemental.

Ce type d'auto-incompatibilité n'engendre que des hétérozygotes et permet le maintien de la diversité allélique au sein d'une population. Ce processus est associé à un tri génétique des grains de pollen avant la fécondation. D'autres modalités de limitation de la fécondation entre gamètes génétiquement proches, sont décrites chez les mammifères.

Voir chapitre 6, § 3.3

Réviser

Résumé

La reproduction sexuée des embryophytes fait intervenir l'alternance de deux générations. Le sporophyte correspond à la plante elle-même ; il est issu des mitoses d'un zygote et produit des méiospores. Le gamétophyte, issu des mitoses d'une spore, produit des gamètes ; chez le polypode, c'est un organisme chlorophyllien et autonome (prothalle) alors qu'il est réduit à quelques cellules chez les angiospermes (2 cellules pour le pollen ; 7 pour le sac embryonnaire).

Le pollen libéré par l'ouverture des anthères des étamines permet de disperser l'information génétique du parent mâle préalablement à la fécondation. La pollinisation est le plus souvent due au vent ou aux insectes.

La fécondation du polypode est externe et dépend de la présence d'eau dans le milieu. Le gamète mâle rejoint le gamète femelle en nageant (zoïdogamie). Le zygote se divise et forme un embryon, à l'origine d'un nouveau sporophyte. Chez les angiospermes, la fécondation est souvent précédée d'un tri des grains de pollen, éliminant ceux qui sont génétiquement proches du parent femelle. Les gamètes mâles sont conduits à travers le pistil vers les gamètes femelles par un tube (siphonogamie). La fécondation des angiospermes est double. Elle est suivie de la transformation du sac embryonnaire en un embryon et un tissu de réserve transitoire, l'albumen ; l'ovule devient une graine et la fleur un fruit. Chez les angiospermes, la graine, et souvent le fruit, dissémine le nouvel individu. Chez le polypode, la dissémination est réalisée avant la fécondation, par les spores qui engendrent le prothalle sur lequel se forme le nouvel individu.

Tableau de synthèse Comparaison de la reproduction du polypode et des angiospermes.

	polypode	angiospermes
sporophyte	plant feuillé	plant feuillé
spores	disséminées	incluses dans les pièces fertiles
gamétophyte	prothalle (♀♂)	pollen (♂) ; sac embryonnaire (♀)
gamètes	spermatozoïdes nageurs ; oosphère immobile dans l'archégone	spermatozoïdes dans le tube pollinique en croissance ; oosphère immobile dans le sac embryonnaire
fécondation	simple ; zoïdogamie	double ; siphonogamie
devenir de l'embryon	développement immédiat sur le prothalle	développement après une période de vie ralentie voire de dormance dans la graine
dissémination des individus	par les spores	par les graines ou les fruits
dispersion du matériel génétique	par les gamètes mâles	par les grains de pollen
limitation de l'autogamie	protandrie	auto-incompatibilités polliniques + divers mécanismes

Attention

- Distinguez bien les structures de dispersion de l'information génétique mâles préalablement à une fécondation croisée (comme le pollen) des structures de dissémination des individus (spores et graines).
- Comprenez en quoi le pollen n'est ni un gamète (il les forme) ni une spore (il en dérive par une mitose).
- Maîtrisez le vocabulaire scientifique et le genre des mots : un pétale, une spore.
- Ne confondez pas l'anémochorie (dissémination des semences par le vent) et l'anémogamie (dispersion du pollen par le vent) ; ni la zoochorie (dissémination des semences par les animaux), la zoogamie (dispersion du pollen par les animaux) et la zoïdogamie (mode de fécondation du polypode).

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 Trouvez les propositions exactes à propos du cycle de reproduction du polypode.
 - a. Ce cycle est monogénétique diplophasique.
 - b. Les sporanges produisent des méiospores.
 - c. Le prothalle est le sporophyte car il provient de la germination d'une méiospore.
 - d. Les gamètes mâles sont des spermatozoïdes.
 - e. Les gamètes femelles sont des ovules.
 - f. L'embryon se développe aux dépens du gamétophyte.
- 2 Trouvez les propositions exactes à propos du cycle de reproduction des angiospermes.
 - a. Le pollen est le gamète mâle.
 - b. L'ovule est le gamétophyte femelle.
 - c. L'anémochorie désigne la dispersion du pollen par le vent.
 - d. La fécondation des Angiospermes est une siphonogamie.
 - e. L'utilisation des insecticides nuit aux productions légumières et fruitières.
 - f. L'autogamie est commune chez toutes les espèces d'angiospermes.
 - g. La déhiscence des anthères est due à l'hydratation et au gonflement des grains de pollen.
- 3 Chez les angiospermes, parmi les évènements suivants, lesquels ne se déroulent pas toujours dans les anthères ?
 - a. La croissance du tube pollinique.
 - b. La méiose à l'origine des tétraspores.
 - c. La mitose à l'origine des gamètes mâles.
 - d. La formation de l'exine.

QCM à partir de documents

Chez le compagnon blanc (*Silene latifolia*) certains pieds ne portent que des fleurs du type A alors que les autres ne portent que des fleurs du type B (figure 4.11).

Parmi les affirmations ci-dessous, lesquelles sont exactes.

- a. La fleur du pied A montre 3 étamines.
- b. La légende 1 pointe une anthère.
- c. La légende 2 pointe l'endroit où germent les grains de pollen.
- d. La fécondation est obligatoirement croisée.
- e. La structure 3 devient une graine après la fécondation.

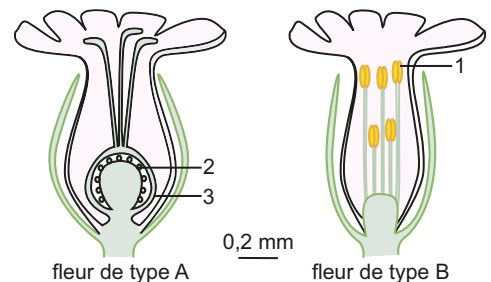


Figure 4.11 Coupe longitudinale d'une fleur de chaque type.

Question de synthèse courte

Spore, grain de pollen et graine.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

Des fleurs de lis (*Lilium longiflorum*) sont pollinisées à $t = 0$. Après 24 heures, on sépare ces fleurs en trois lots.

Sur un premier lot de fleurs, les tubes polliniques se développent normalement dans le style. Sur les deux autres lots, l'extrémité stigmatique des pistils est coupée à 10 ou 15 mm de l'apex. La longueur des tubes polliniques est mesurée au cours du temps (figure 4.12).

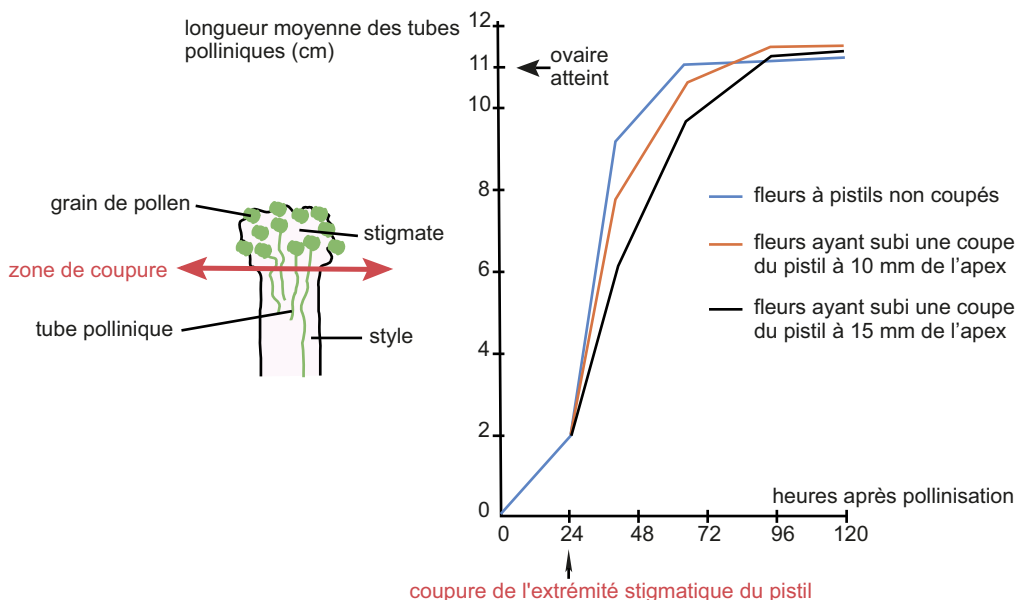


Figure 4.12 Suivi de croissance du tube pollinique.

(D'après Sanders et Lord, *Science* 243, 1606-1608 (1989))

- 1 Analysez ces résultats pour préciser les relations entre le grain de pollen et le tube pollinique au cours de sa croissance dans le pistil.
Des microbilles de latex sont déposées sur les stigmates de 3 espèces de plantes à fleurs. Après quelques heures, les microbilles sont retrouvées dans la cavité de l'ovaire. La vitesse de migration des billes a été estimée ; chez les mêmes espèces, la croissance du tube pollinique a été évaluée au cours du temps (tableau 4.1). Les mêmes résultats sont obtenus aussi bien avec des pistils placés horizontalement que verticalement.
- 2 Analysez et interprétez ces résultats de façon à proposer un mode de guidage du tube pollinique à travers le style.

Tableau 4.1 Vitesse de croissance du tube pollinique et de progression de billes de latex dans le style de 3 espèces d'angiospermes.

Plantes	Vitesse de déplacement des microbilles de latex ($\mu\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$)	Vitesse de croissance du tube pollinique ($\mu\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$)
<i>Hemerocallis flava</i>	59,5 +/-17,6	57,2 +/-23,9
<i>Raphanus raphanistrum</i>	20,7 +/-10,8	16,1 +/-7,3
<i>Vicia faba</i>	10,8 +/-3,2	15,4 +/-4,8