



CHAPITRE 41

La reproduction des plantes

Aperçu du chapitre

- 41.1 Développement reproducteur
- 41.2 Formation des fleurs
- 41.3 Structure et évolution des fleurs
- 41.4 Pollinisation et fécondation
- 41.5 Développement de l'embryon
- 41.6 Germination
- 41.7 Reproduction asexuée
- 41.8 Longévité des plantes

Introduction

Le remarquable succès évolutif des angiospermes peut être mis en relation avec leurs stratégies reproductrices. Le présent chapitre est consacré à l'exploration des stratégies reproductrices des angiospermes et à la description de la manière dont les structures qui leur sont propres, les fleurs et les fruits, ont contribué à leur succès. Ceci est, en partie, une histoire de coévolution entre plantes et animaux, qui assure une plus grande diversité génétique en dispersant largement les gamètes des plantes. Suite à la fécondation, une série de processus de développement coordonnés par des facteurs environnementaux mène souvent à une période d'attente, à la germination et à la maturation de la nouvelle génération. Dans un environnement stable cependant, le statu quo génétique est avantageux. La reproduction asexuée par exemple est une stratégie de propagation clonale des individus. La longévité des plantes varie de quelques mois à des centaines d'années. La reproduction sexuée de certaines plantes à fleur est directement suivie de la sénescence et de la mort de la plante.

41.1 Développement reproducteur

Objectifs

1. Décrire le cycle de développement, ou cycle de vie, d'une plante à fleurs
2. Définir le changement de phase
3. Identifier deux mutants d'*Arabidopsis* utilisés pour l'étude des changements de phase

Au chapitre 31 on a vu que la production de fleurs et de fruits représente une innovation évolutive des angiospermes. Dans la présente section, partant d'une plante à l'état végétatif, on suivra les étapes du développement aboutissant aux structures élaborées liées à la floraison (figure 41.1). Les plantes supérieures réalisent une alternance de générations : la génération du sporophyte ($2n$), qui produit des spores haploïdes (n) par méiose et la génération du gamétophyte (n), qui produit un embryon diploïde ($2n$) par fécondation.

Comme les animaux, les plantes subissent des modifications de développement menant à la maturité sexuelle. Ce passage d'une phase juvénile à une phase adulte est illustré par la métamorphose d'un têtard en grenouille ou par celle d'une chenille en papillon. Contrairement à la grenouille juvénile qui perd sa queue, les plantes produisent, par leurs méristèmes, des structures additionnelles à celles existantes.

Des processus soigneusement régulés déterminent quand et où des fleurs se formeront. Les plantes doivent souvent acquérir une com-

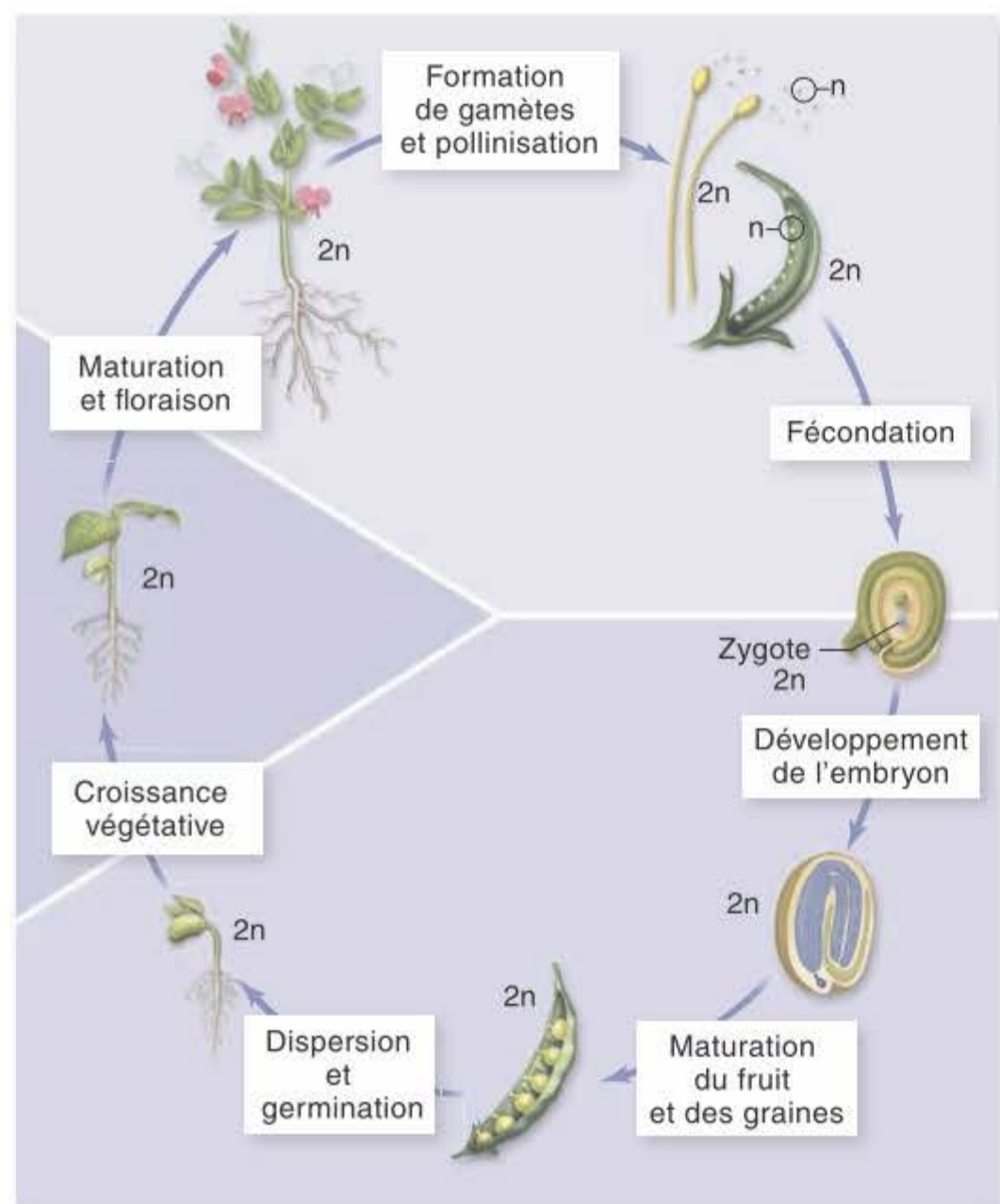


Figure 41.1 Cycle de développement d'une angiosperme.

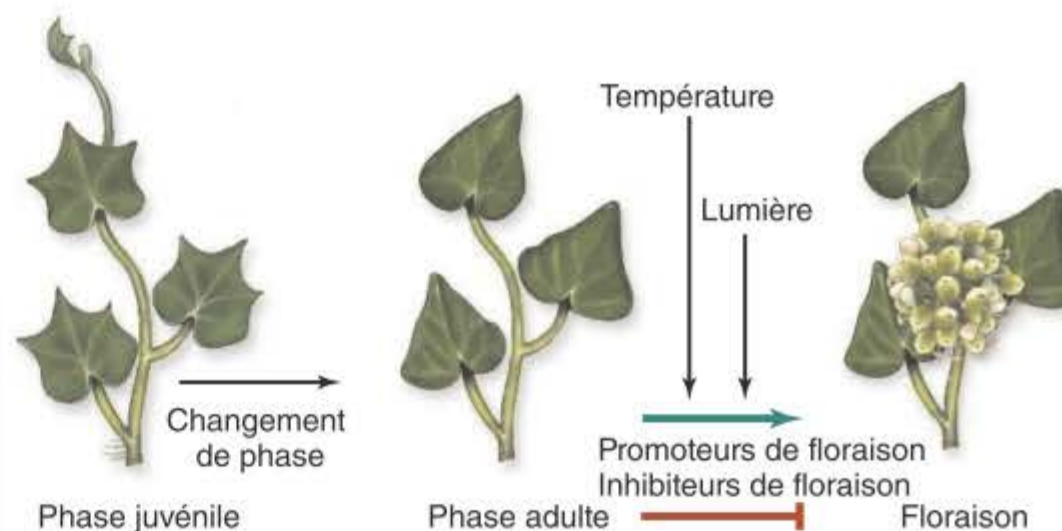


Figure 41.2 Facteurs impliqués dans l'initiation florale. Ce modèle présente les signaux de l'environnement et les événements internes qui conduisent à l'initiation florale de méristèmes de tiges. Durant le changement de phase, la plante acquiert la compétence nécessaire pour répondre aux signaux menant à la floraison.

pétence avant de pouvoir répondre à des signaux, externes ou internes, régulateurs de la floraison. Lorsque les plantes ont acquis cette compétence à se reproduire, une combinaison de facteurs, parmi lesquels la lumière, la température et des signaux internes promoteurs et inhibiteurs, déterminent le moment où une fleur sera produite (figure 41.2). Ces signaux activent des gènes spécifiant le site de formation des organes floraux (sépalés, pétales, étamines et carpelles). Lorsque des cellules ont reçu les instructions de devenir un organe floral spécifique, une autre cascade d'événements conduit à la construction de cet organe. Ce processus sera envisagé en détail sous 41.2.

La transition menant à la compétence à fleurir est appelée changement de phase

La plupart des jeunes plantes sont incapables de produire des fleurs, même lorsque toutes les conditions du milieu sont optimales. Des modifications internes du développement ultérieur confèrent à la plante la compétence pour répondre à des signaux externes ou internes qui déclenchent la formation de fleurs ; cette transition est appelée **changement de phase**.

Le changement de phase peut s'accompagner de modifications morphologiques, clairement reconnaissables ou très discrètes. Si l'on observe un chêne en hiver, on constate que les feuilles restent fixées aux branches basses jusqu'au moment où les bourgeons débourrent ; les feuilles des branches des étages supérieurs se détachent beaucoup plus précocement (figure 41.3a). Les branches basses avaient été initiées par un méristème juvénile ; leur absence de réponse aux conditions extérieures indique qu'il s'agit de branches qui n'ont pas subi de changement de phase. Bien que les branches basses soient les plus âgées, leur état juvénile a été établi au moment de leur initiation, et ne sera pas modifié.

Le lierre présente aussi des phases juvénile et adulte clairement distinctes (figure 41.3b). D'une part, les tiges produites par un méristème juvénile produisent des racines adventives qui peuvent se fixer aux murs : l'observation de très vieux murs de brique couverts de lierre montre que les branches les plus élevées retombent ; ceci est dû au fait que ces branches ont quitté la phase juvénile de croissance et ont perdu la capacité de produire des racines adventives.

Il est important de noter que le fait pour une plante d'avoir atteint le stade adulte de développement ne lui confère pas automatiquement la capacité de produire des structures reproductrices. Des facteurs supplémentaires peuvent être nécessaires au déclenchement de la floraison.



a.



b.

Figure 41.3 Changement de phase. *a.* Les branches basses de ce chêne représentent la phase juvénile du développement ; elles conservent leurs feuilles en hiver. Ces feuilles n'ont pas la capacité de former l'assise d'abscission en automne, contrairement aux branches supérieures. Cette différence est un signe du passage de la phase juvénile à la phase adulte, mais la vraie confirmation est la production de fleurs. *b.* Le lierre juvénile (à droite) a une phyllotaxie distique et produit des racines adventives (non visibles sur la photo) mais pas de fleurs. Le lierre adulte (à gauche) a une phyllotaxie spiralée et est dépourvu de racines adventives, mais il produit des fleurs.

L'analyse de mutants a permis de comprendre comment le changement de phase est contrôlé

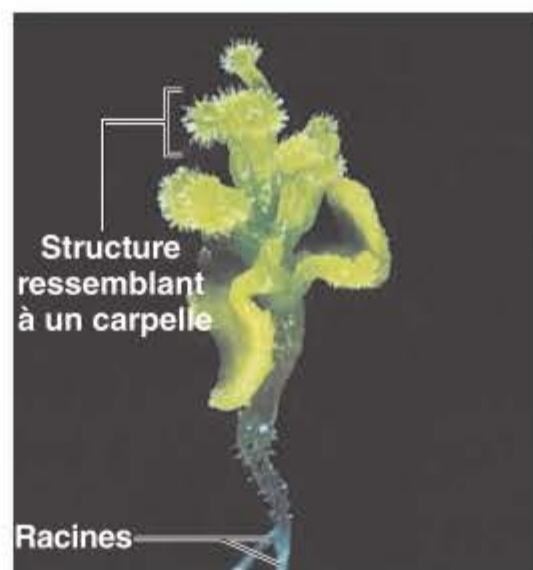
Il est généralement plus facile de provoquer le retour à l'état juvénile d'une plante adulte que d'induire expérimentalement une plante juvénile à se transformer en plante adulte. L'application de gibbérellines, de même que des tailles sévères, peuvent provoquer ce retour au stade juvénile. Dans ce cas, la croissance végétative reprend, comme lorsque certains arbustes répondent à une taille par une croissance luxuriante.

Le mutant *embryonic flower* d'*Arabidopsis* (*emf*) fleurit presque immédiatement après la germination (figure 41.4), ce qui s'accorde avec l'hypothèse de l'existence, chez la forme sauvage, d'un allèle empêchant la floraison. Au cours de la maturation de la plante, l'expression d'*EMF* décroît. Cette observation suggère que la floraison est l'état par défaut et que des mécanismes la retardant ont vu le jour ; un tel retard permet à la plante d'emmagasiner plus d'énergie qui sera allouée à la reproduction.

Un exemple d'induction de la transition du stade juvénile au stade adulte est fourni par la surexpression d'un gène nécessaire à la floraison de nombreuses espèces. Ce gène, *LEAFY* (*LFY*), a été cloné dans *Arabidopsis*, où son promoteur a été remplacé par un promoteur d'origine virale qui provoque une transcription très active de *LEAFY*. *LFY* et son promoteur viral furent ensuite implantés dans des cellules de peuplier tremble cultivées *in vitro* en vue de régénérer des plantes. Lorsque *LFY* est surexprimé dans le peuplier, celui-ci fleurit dans les semaines qui suivent, plutôt qu'après plusieurs années (figure 41.5).

Le changement de phase exige à la fois un signal fort et la capacité de perception de celui-ci. Le changement de phase peut entraîner la production de récepteurs dans la tige, permettant la réception d'un signal d'une certaine intensité ; alternativement, un renforcement de signal promoteur ou une diminution de signal inhibiteur peut déclencher le changement de phase.

Figure 41.4 Le gène *EMBRYONIC FLOWER* (*EMF*) empêche la floraison précoce. Le mutant *emf* fleurit juste après avoir germé. La fleur est aberrante, avec des carpelles malformés et d'autres structures florales déficientes juste au-dessus du système racinaire.



Comme déjà signalé ci-dessus, si le changement de phase produit une plante adulte, il n'en résulte pas nécessairement une plante fleurie. La capacité de se reproduire doit être distinguée d'un développement reproducteur effectif. La floraison dépend de nombreux facteurs, dont il sera question sous la section 41.2.

Synthèse 41.1

Dans le cycle de développement d'une angiosperme, la fécondation produit un embryon enfermé dans une graine. L'embryon se développe en une plante qui fleurira, les fleurs menant à la production de gamètes. Le changement de phase est la transition entre le développement végétatif et le développement reproducteur. Chez *Arabidopsis*, l'expression du gène *emf* ou la surexpression du gène *LFY* provoquent une floraison précoce.

- En termes d'évolution, pourquoi la production de fleurs est-elle l'état par défaut ?



a.



b.

Figure 41.5 La surexpression d'un gène de floraison accélère le changement de phase. (a) Bosquet de peupliers adultes ; normalement, un peuplier tremble ne fleurit qu'après plusieurs années. (b) L'image supérieure montre la floraison normale d'un peuplier adulte. L'image inférieure montre la floraison précoce d'un peuplier transgénique provoquée par la surexpression du gène de floraison *LFY* d'*Arabidopsis*.

41.2 Formation des fleurs

Objectifs

1. Décrire les quatre voies contrôlées génétiquement qui mènent à la floraison
2. Définir l'induction florale
3. Expliquer la relation entre gènes d'identité des méristèmes floraux et gènes d'identité des organes floraux

On a identifié quatre voies génétiquement contrôlées menant à la floraison : les voies dépendantes de la lumière (1), de la température (2) et de la gibbérelline (3), ainsi qu'une voie autonome.

Les plantes peuvent faire appel principalement à une seule de ces voies mais les quatre peuvent coexister.

L'environnement peut promouvoir ou réprimer la floraison mais, dans certains cas, être relativement neutre. Dans un climat tempéré par exemple, l'accroissement de la durée d'éclairement journalier peut indiquer l'arrivée des longues journées d'été, accompagnées de conditions favorables à la reproduction. Dans d'autres cas, les plantes dépendent de la lumière pour accumuler la quantité de saccharose nécessaire à la reproduction, tout en fleurissant indépendamment de la longueur des jours.

La température peut aussi servir de signal : la floraison de certaines plantes requiert un traitement de celles-ci ou de leurs graines par une période de froid, dénommé **vernalisation**, qui affecte la voie dépendante de la température. Si on admet que c'est dans des environnements tropicaux relativement stables que la régulation de la reproduction s'est initialement développée, nombre de contrôles basés sur la longueur du jour ou sur la température ont dû évoluer à l'époque où les plantes ont colonisé des zones à climats tempérés. Les plantes exigeant la vernalisation fleurissent après un hiver froid, et non pendant celui-ci, ce qui favorise le succès reproducteur. L'existence de voies redondantes contribue à assurer la survie des générations nouvelles.

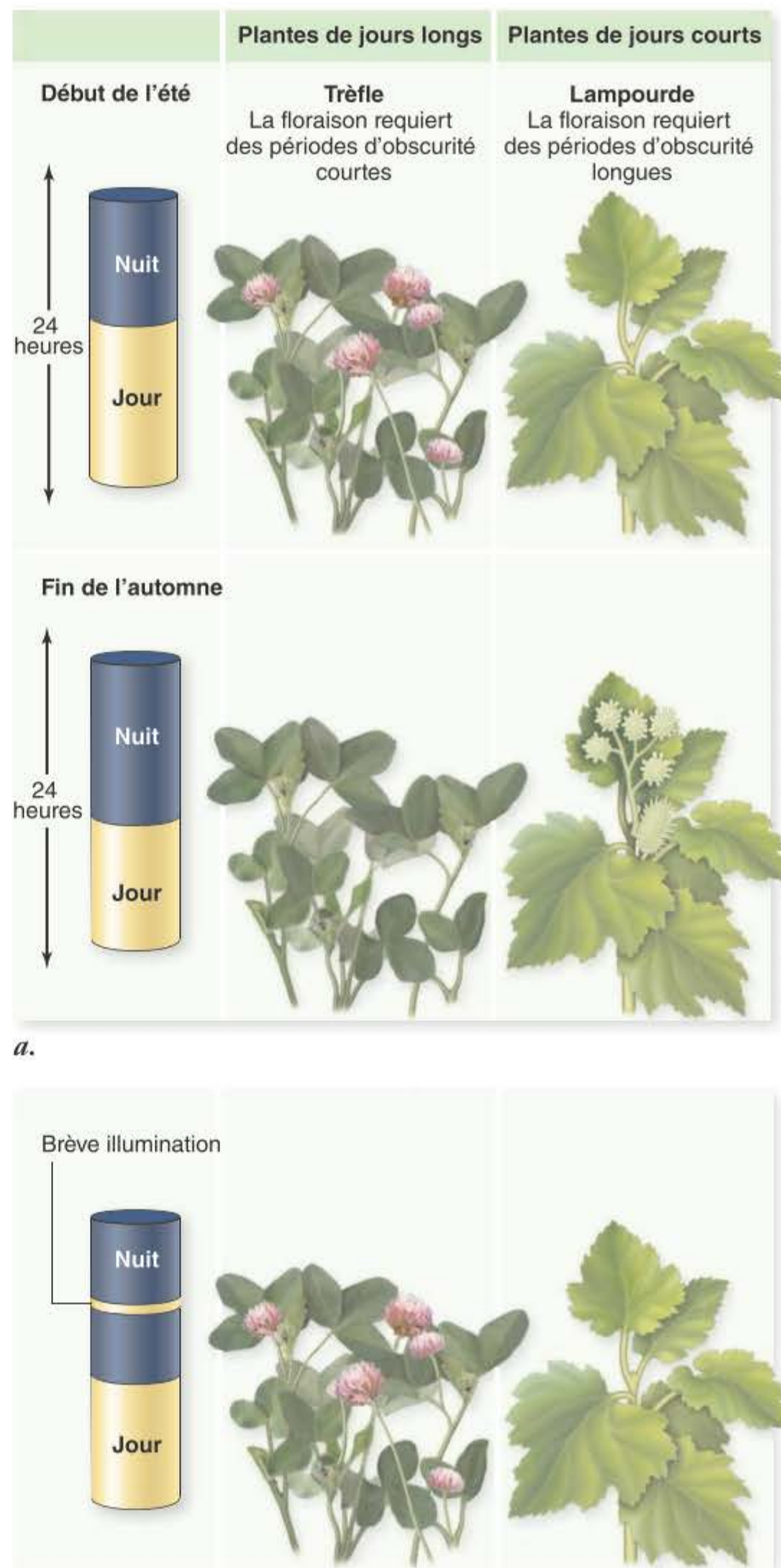
La voie dépendante de la lumière est enclenchée par la photopériode

La floraison requiert beaucoup d'énergie, engrangée par la photosynthèse. La lumière est de ce fait nécessaire à la floraison de toutes les plantes ; cette exigence est cependant différente de la nécessité de la lumière intervenant dans le mécanisme **photopériodique** de floraison. Certains aspects de la croissance et du développement de très nombreuses plantes sont conditionnés par les changements des proportions de lumière et d'obscurité dans les cycles journaliers de 24 heures.

La sensibilité à la photopériode fournit un mécanisme permettant aux plantes de répondre aux changements saisonniers de longueurs du jour et de la nuit. La longueur du jour varie avec les saisons ; plus une région est éloignée de l'équateur, plus grande est cette variation entre été et hiver.

Plantes de jours courts et plantes de jours longs

En matière de floraison, les réponses des plantes à la longueur du jour se regroupent en plusieurs catégories. Lorsque la durée d'éclairement devient inférieure à une durée critique, la floraison est initiée dans les



a.

b.

Figure 41.6 Modes de réponse à la photopériode. (a) Certains trèfles sont des plantes de jours longs, induites à fleurir au printemps, lorsque les nuits se raccourcissent. La lampourde (*Xanthium*) est une plante de jours courts qui, dans toute son aire de distribution naturelle dans l'hémisphère nord, est induite par les nuits longues à fleurir en automne. (b) Si la longue nuit d'hiver est interrompue artificiellement par une brève exposition à la lumière, la lampourde ne fleurit pas, contrairement au trèfle. Bien que les termes utilisés se réfèrent à la longueur du jour, c'est dans les deux cas la durée d'obscurité ininterrompue qui détermine le moment où la floraison a lieu.

plantes de jours courts (figure 41.6) ; lorsque cette durée dépasse un seuil critique, la floraison est initiée dans les **plantes de jours longs**. D'autres plantes, comme le muflier, le rosier et de nombreuses espèces tropicales, fleurissent à maturité, indépendamment de la longueur du jour, pour autant qu'elles aient reçu assez de lumière pour croître normalement ; on qualifie de telles plantes de **plantes indifférentes à la longueur des jours**. D'autres plantes encore, comme le lierre, ont deux photopériodes critiques : ces plantes ne fleurissent pas si les jours sont trop longs, ni s'ils sont trop courts.

Bien que les plantes soient désignées *de jours longs* ou *de jours courts*, c'est en fait la quantité d'obscurité qui détermine la floraison. Il existe des plantes de jours courts obligées et des plantes de jours longs obligées ; pour ces plantes, la distinction entre jours courts et jours longs est stricte. La floraison des plantes de jours longs obligées n'a lieu que si la longueur de la nuit est inférieure à un seuil critique bien défini ; la floraison des plantes de jours courts obligées n'a lieu que si la longueur de la nuit dépasse un seuil critique bien défini.

D'autres plantes de jours courts ou de jours longs fleurissent plus ou moins rapidement selon la durée de la nuit. Ces plantes, qui dépendent également d'autres voies menant à la floraison, sont dites **plantes de jours courts ou de jours longs facultatives**, car leurs exigences ne sont pas absolues. Le pois est un exemple de plante de jours longs facultative.

Avantages du contrôle photopériodique de la floraison

L'utilisation de la lumière comme indicateur permet à la plante de fleurir à la période où les conditions abiotiques du milieu sont optimales, où les pollinisateurs sont présents et où la compétition avec d'autres plantes pour les ressources peut être moindre. C'est ainsi que les plantes forestières printanières fleurissent avant que l'épanouissement de la frondaison bloque le rayonnement solaire nécessaire à la photosynthèse.

Sous les latitudes moyennes, la plupart des plantes de jours longs fleurissent en fin de printemps et au début de l'été ; c'est le cas du trèfle, de l'iris, de la laitue, de l'épinard et de la rose trémière. Les plantes de jours courts fleurissent généralement à la fin de l'été et en automne ; c'est le cas du chrysanthème, de la solidage, du poinsettia, du soja et de nombreuses adventices. Les horticulteurs font appel à ces réponses à la durée de la nuit pour amener les plantes à fleurir au moment opportun. C'est ainsi que la photopériode est manipulée en serres de façon à obtenir la floraison des poinsettias juste à temps pour les fêtes de fin d'année (figure 41.7). La distribution géographique de certaines plantes est déterminée par leur réponse à la photopériode.

Les mécanismes de perception de la lumière

La photopériode est perçue par plusieurs formes différentes du phytochrome ainsi que par une molécule sensible à la lumière bleue, le cryptochrome. Une autre molécule sensible à la lumière bleue, la phototropine, décrite au chapitre 40, affecte la morphogenèse, tandis que le cryptochrome intervient dans la réponse à la photopériode.

Un changement de conformation de la molécule photosensible, phytochrome ou cryptochrome, déclenche une cascade d'événements qui mènent à la production d'une fleur. Il existe un lien entre la lumière et le rythme circadien régulé par une horloge interne qui facilite ou freine la floraison. Au niveau moléculaire, la compréhension de ce qui se passe entre le signal lumineux et la production de fleurs s'améliore rapidement, et on a montré que les mécanismes de contrôle sont assez complexes.



Figure 41.7 Il est possible de modifier le moment de la floraison en manipulant la photopériode. Les poinsettias, plantes de jours courts, peuvent être induits à fleurir à n'importe quelle époque de l'année en gérant la photopériode en serre. Après l'induction de la floraison, de nombreuses étapes du développement doivent encore se dérouler pour aboutir à la production des fleurs.

Régulation photopériodique de la transcription du gène CO

Arabidopsis est une plante de jours longs facultative qui fleurit en réponse aux lumières infrarouge et bleue. Le phytochrome et le cryptochrome, récepteurs respectifs des lumières rouge et bleue, régulent la floraison via le gène *CONSTANS* (*CO*). Des niveaux précis de la protéine *CO* sont maintenus en relation avec l'horloge circadienne, et le phytochrome régule la transcription de *CO*. La quantité d'ARNm du *CO* est faible durant la nuit et augmente à l'aube. Les teneurs en *CO* sont en outre modulées par l'action du cryptochrome. La protéine *CO* est importante car elle lie la perception de la longueur du jour à la production d'un signal qui migre de la feuille à la tige, où un changement de transcription de gène mène à la floraison.

? **Question** Si le taux d'ARNm du *CO* suit un rythme circadien, comment pourrait-on déterminer si les niveaux de protéine sont modulés par un mécanisme autre que la transcription ? Pourquoi un niveau de contrôle supplémentaire serait-il même nécessaire ?

L'importance de la régulation post-transcriptionnelle de l'activité de *CO* fut mise en évidence à partir d'études sur des *Arabidopsis* transgéniques. Le gène *CO* de ces plantes est fusionné avec un promoteur viral qui s'exprime toujours et produit des quantités élevées d'ARNm de *CO*, de jour comme de nuit. La régulation de l'expression du gène par le phytochrome A est dès lors éliminée. Curieusement, le niveau de *CO* continue à suivre un rythme circadien.

Bien que *CO* soit produit jour et nuit, son taux est plus faible la nuit par le fait qu'il est soumis à un processus de dégradation. L'ubiqui-

tine fixe la protéine, qui est alors dégradée par un protéasome, comme décrit au chapitre 40 à propos de la dégradation du phytochrome. La lumière bleue, qui agit via le cryptochrome, stabilise CO durant le jour et le protège de l'ubiquitinylation et de la dégradation qui s'ensuit.

CO et l'expression de *LFY*. CO est un facteur de transcription qui induit l'expression d'autres gènes, ce qui a pour résultat l'expression de *LEAFY*. Comme déjà signalé (section 41.1) à propos des changements de phase, *LEAFY* est un des gènes essentiels pour informer les méristèmes qu'il y a lieu de s'orienter vers la production de fleurs. On verra que d'autres voies convergent aussi vers ce gène important. Les gènes régulés par *LFY* sont traités dans la suite de cette section.

Le florigène, hormone insaisissable

Bien avant le clonage de gènes régulateurs de la floraison, l'existence d'une hormone de floraison fut postulée, à laquelle on donna le nom de florigène. On dispose d'un grand nombre d'arguments en faveur de l'existence de substances promotrices de la floraison et d'autres qui l'inhibent. Des données récentes indiquent que le florigène est une protéine, dénommée FT, dont la teneur dans les feuilles est régulée par CO. La protéine FT migre, via le phloème, dans le méristème de la tige où elle initie l'expression de gènes, parmi lesquels *LFY*, menant au développement de la fleur.

La voie dépendante de la température est liée au froid

Des basses températures accélèrent ou permettent la floraison de nombreuses espèces. Comme pour la lumière, cette connexion avec un facteur de l'environnement assure que les plantes fleuriront au moment optimal.

Certaines plantes requièrent une période de refroidissement avant de fleurir, appelée *vernalisation*. C'est le chercheur ukrainien Lysenko qui, dans les années 1930, a découvert le phénomène alors qu'il tentait de résoudre le problème du pourrissement en champs du blé d'hiver. Compte tenu de ce que le blé d'hiver ne peut fleurir sans avoir subi une période de basses températures, Lysenko traita des graines au froid et les sema au printemps ; ces graines germèrent bien et produisirent des plantes normales.

La découverte était importante pour la science, mais Lysenko conclut erronément qu'il avait converti une espèce, le blé d'hiver, en une autre, le blé de printemps, par une simple modification de l'environnement. Cette conclusion fut soutenue par la philosophie communiste de l'époque, qui maintenait qu'il était aisé de manipuler la nature pour accroître la production. Il en résulta malheureusement plusieurs problèmes graves, parmi lesquels de mauvais traitements imposés aux généticiens valables d'Union Soviétique, où la génétique et l'évolution selon Darwin restèrent suspectes jusqu'au milieu des années 1960.

La voie dépendante de la gibbérelline requiert un apport supplémentaire d'hormone

Chez *Arabidopsis* et d'autres espèces, la diminution de concentration de gibbérelline retarde la floraison. On a dès lors proposé l'existence d'une voie promotrice de la floraison dépendante de la gibbérelline. On sait que la gibbérelline stimule l'expression de *LFY* dans le méristème de

tige ; elle se lie au promoteur de ce gène et son action sur la floraison est donc directe.

La voie autonome est indépendante de signaux de l'environnement

La voie autonome de floraison est indépendante de signaux extérieurs, si ce n'est en ce qui concerne la nutrition de base. Comme dans les autres voies, la floraison est régulée par un équilibre entre des signaux promoteurs et inhibiteurs.

On teste la détermination florale au niveau des organes ou de la plante entière en modifiant les conditions du milieu et en observant l'effet de ces modifications sur le processus. Comment l'induction florale est-elle corrélée à des changements moléculaires ? Chez *Arabidopsis*, l'induction florale va de pair avec l'accroissement d'expression du gène *LFY*, et elle précède l'expression d'un second gène de floraison, *APETALAI* (*API*). Considérant que les quatre voies menant à la floraison convergent au niveau de l'augmentation de *LFY*, cette induction devrait faire intervenir une variété d'équilibres entre ces voies selon les espèces (figure 41.8).

Question Pourquoi serait-il avantageux pour une plante de disposer de quatre voies distinctes affectant l'expression de *LFY* ?

Les gènes d'identité du méristème floral activent les gènes d'identité des organes floraux

Arabidopsis et le muflier (*Antirrhinum*) sont des modèles précieux pour identifier les gènes de floraison et comprendre leurs interactions. Les quatre voies décrites ci-dessus aboutissent à la transformation d'un méristème adulte en méristème floral, soit par activation de gènes d'identité de méristème floral soit par répression de l'inhibition de ces gènes (figure 41.8). *LFY* et *API* sont deux des principaux gènes d'identité de méristème floral : ils établissent d'abord le méristème en tant que méristème floral ; ils activent ensuite les gènes d'identité des organes floraux. Ces gènes définissent quatre verticilles concentriques au sein du méristème floral, correspondant, de l'extérieur au centre, aux sépales, pétales, étamines et carpelles.

Le modèle ABC

Selon le modèle ABC, trois classes de gènes d'identité d'organes (*A*, *B* et *C*) spécifient les organes floraux dans les quatre verticilles (figure 41.9). L'étude de mutants a permis aux chercheurs de déterminer que :

1. les gènes de la classe *A* seuls spécifient les sépales ;
2. les gènes des classes *A* et *B* ensemble spécifient les pétales ;
3. les gènes des classes *B* et *C* ensemble spécifient les étamines ;
4. les gènes de la classe *C* seuls spécifient les carpelles.

La beauté du modèle ABC vient du fait qu'il peut être intégralement testé par la réalisation de diverses combinaisons de gènes mutants d'identité d'organes floraux. Chaque classe de gène est exprimée dans deux verticilles, ce qui permet quatre combinaisons différentes de produits des gènes. Lorsqu'une quelconque des classes est absente, des organes floraux aberrants apparaissent en des positions prévisibles.

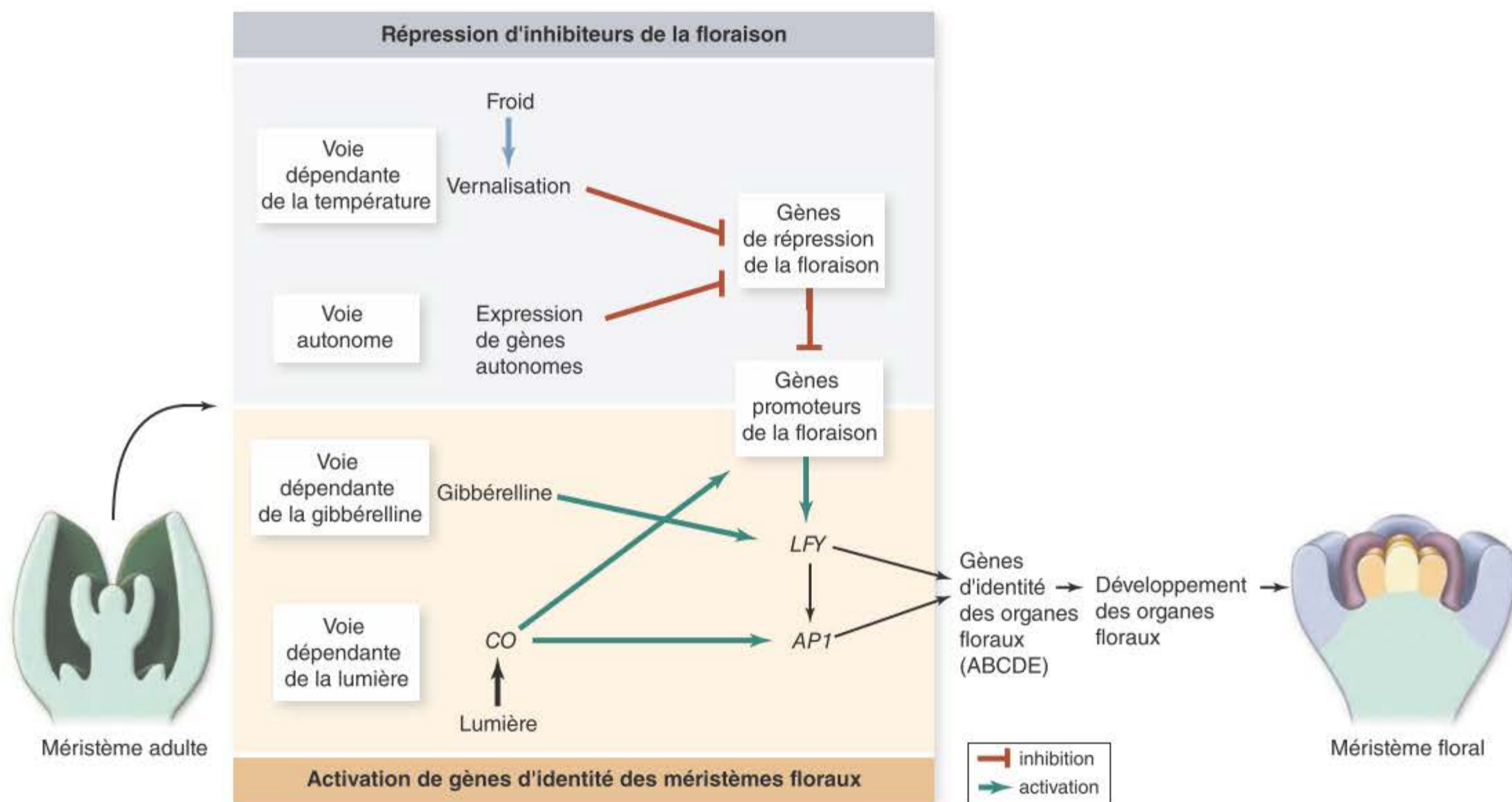


Figure 41.8 Modèle de mise à fleur. Les mécanismes menant à la floraison dépendants de la lumière, de la température ou de la gibbérelline, induisent la formation de méristèmes floraux à partir de méristèmes végétatifs, en réprimant des gènes inhibiteurs de floraison et en activant des gènes d'identité de méristèmes floraux

Modifications du modèle ABC

Aussi convaincant qu'il soit, le modèle ABC n'explique pas entièrement la spécification de l'identité des organes floraux. Une classe de gènes *D*, essentiels à la formation des carpelles, a été identifiée, mais ceci n'explique toujours pas pourquoi une plante dépourvue de *A*, *B* et *C* produit quatre verticilles de sépales et non quatre verticilles de feuilles. On pense que les organes floraux ont évolué à partir de feuilles : quand les gènes d'identité des organes floraux sont absents, on s'attendrait donc à observer quatre verticilles de feuilles.

La découverte de gènes de classe *E* (*SEPALATA1*, 2, 3 et 4), explique ce paradoxe. Le triple mutant *sep1*, *sep2* et *sep3* ainsi que le mutant *sep4*, produisent tous deux quatre verticilles de feuilles. Les protéines codées par les gènes *SEP* interagissent avec les protéines des classes *A*, *B* et *C* et affectent peut-être la transcription de gènes nécessaires au développement d'organes floraux.



Question Devrait-on s'attendre à ce que la période de floraison soit différente s'il n'y avait pas de gènes répresseurs de la floraison et si la voie autonome et celle dépendante de la température induisaient l'expression de gènes promoteurs de la floraison ?

L'identification des gènes *SEP* a mené à un nouveau modèle d'identité des organes floraux, tenant compte de l'existence de ces gènes de classe *E* (figure 41.10).

Il est important de remarquer que les gènes *ABCDE* ne sont qu'à l'origine de la production de fleurs. Ces gènes correspondent à des facteurs de transcription induisant l'expression de nombreux autres gènes, responsables de la structure de la fleur. D'autres gènes assurent la coloration des pétales, ce qui implique l'intervention de voies métaboliques complexes aboutissant à l'accumulation d'anthocyanes dans les vacuoles de leurs cellules ; ces pigments ont des couleurs allant du rouge au bleu et influencées par le pH vacuolaire.

Synthèse 41.2

On a identifié quatre voies menant à la floraison ; trois d'entre elles dépendent respectivement de la température, de la lumière et de la gibbérelline, la quatrième est autonome. L'induction florale marque l'état où les bourgeons sont engagés dans la production de fleurs. Les gènes d'identité du méristème floral activent les gènes d'identité des organes floraux, qui contrôlent le développement des pièces florales.

- Comment tester si c'est la longueur du jour ou celle de la nuit qui induit la floraison chez les plantes disposant de la voie de floraison dépendante de la lumière ?

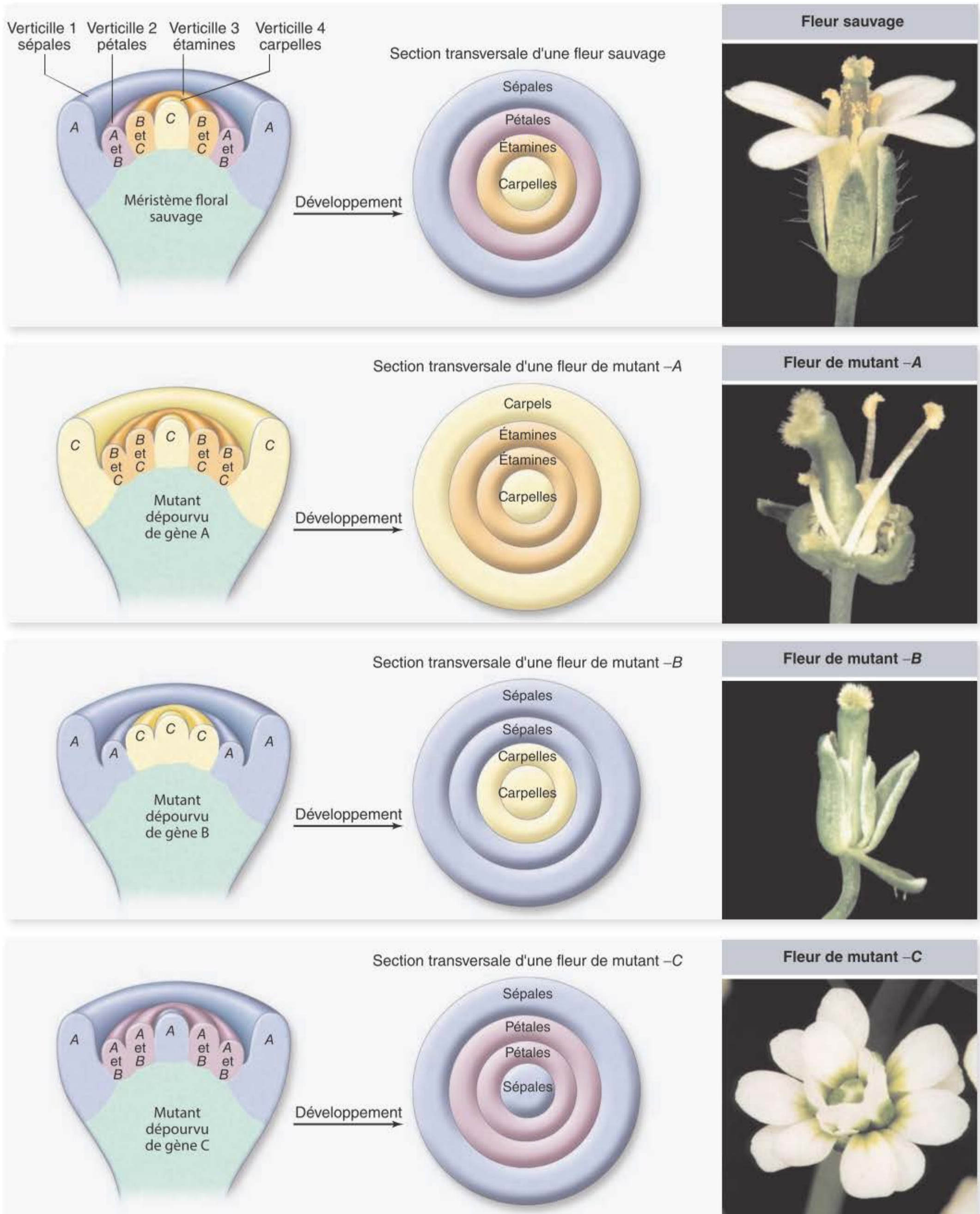


Figure 41.9 Modèle ABC de la spécification des organes floraux. Les lettres marquant les verticilles indiquent les classes de gènes actifs. Lorsque la fonction de *A* est perdue (*-A*), *C* s'étend sur le premier et sur le second verticilles. Lorsque la fonction de *B* est perdue (*-B*), les deux verticilles périphériques n'expriment que *A* et les deux verticilles centraux expriment uniquement *C* ; aucun des verticilles ne manifeste une double fonction. Lorsque la fonction de *C* est perdue (*-C*), *A* s'exprime dans les deux verticilles centraux. Ces nouvelles combinaisons de modes d'expression de gènes modifient les structures florales produites par chaque verticille.

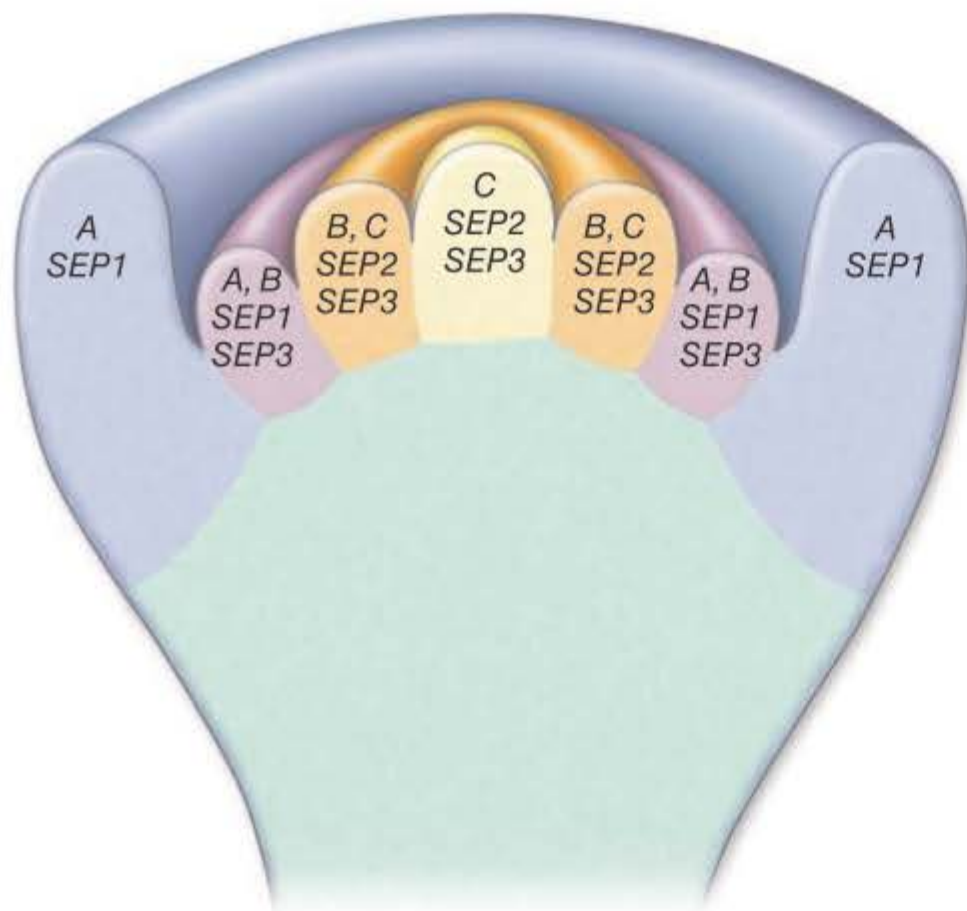


Figure 41.10 Les gènes de la classe E sont nécessaires à la spécification de l'identité des organes floraux. Lorsque les trois gènes *SEP* sont mutés, il y a production de quatre verticilles de feuilles.

41.3 Structure et évolution des fleurs

Objectifs

1. Décrire les pièces florales typiques
2. Distinguer symétrie bilatérale et symétrie radiaire
3. Comparer gamétophytes mâle et femelle

Le processus complexe et élégant qui donne naissance à la structure reproductrice dénommée fleur est souvent comparé à la métamorphose réalisée par certains animaux. Il s'agit effectivement d'une métamorphose, mais le passage subtil de mitose à méiose dans la cellule mère de la mégaspore, aboutissant au développement d'un gamétophyte haploïde producteur de gamètes, est peut-être encore plus critique. On peut dire la même chose de la formation du pollen dans les anthères des étamines. Si la fleur abrite les générations haploïdes, productrices des gamètes, elle a également pour fonction d'accroître la probabilité d'union entre gamètes mâles et femelles de plantes différentes (ou parfois de la même plante).

Les fleurs ont été développées par les angiospermes

L'évolution des angiospermes est l'objet du chapitre 31. La diversité des angiospermes est partiellement due à l'évolution d'une grande variété de phénotypes floraux susceptibles d'accroître l'efficacité de la pollinisation. Comme on l'a vu antérieurement (section 41.2), on pense que tous les organes floraux ont évolué à partir de feuilles. Chez certaines angiospermes primitives, ces organes ont conservé une phyllotaxie spiralée

souvent observée pour les feuilles. La tendance s'est manifestée en faveur d'une phyllotaxie à quatre verticilles distincts. Une fleur complète présente quatre verticilles (calice, corolle, androcée et gynécée) (figure 41.11), tandis qu'une fleur incomplète se caractérise par l'absence d'un ou de plusieurs verticilles.

Morphologie florale

Tant dans les fleurs incomplètes que dans les fleurs complètes, le **calice** constitue généralement le verticille le plus externe ; il consiste en appendices aplatis, les **sépales**, qui protègent la fleur dans le bourgeon. L'ensemble des **pétales**, qui sont soudés entre eux chez certaines plantes, forme la **corolle**. Les pétales ont souvent une fonction attractive pour les pollinisateurs. Bien que ces deux verticilles périphériques ne soient pas directement impliqués dans la production de gamètes ou dans la fécondation, ils participent au succès de la reproduction.

L'**androcée** est le terme collectif désignant l'ensemble des **étamines** (organes mâles) de la fleur. Les étamines sont des organes spécialisés des angiospermes, porteurs des microsporangies (chez les gymnospermes, les microsporangies sont disposés pour la majorité des espèces dans des cônes mâles). La plupart des angiospermes actuelles ont des étamines formées d'un filet portant à son extrémité l'anthère, constituée de quatre microsporangies apparaissant comme des bourrelets. Certaines des angiospermes les plus primitives ont des étamines aplaties, ressemblant à des feuilles, portant les sporanges à leur surface, soit adaxiale soit abaxiale.

Le **gynécée** est le terme collectif désignant l'ensemble des **carpelles** (organes femelles) de la fleur. Dans la plupart des fleurs, le gynécée, un organe propre aux angiospermes, est formé d'un carpelle ou de deux ou plusieurs carpelles fusionnés, souvent désignés respectivement pistil simple ou composé. La majorité des fleurs qui nous sont familières, telles celles des orangers ou des tomates, ont un pistil composé. D'autres fleurs, moins spécialisées, telles celles des renoncules ou des orpins, possèdent plusieurs, même parfois de nombreux pistils simples et séparés, chacun d'eux étant constitué d'un seul carpelle.

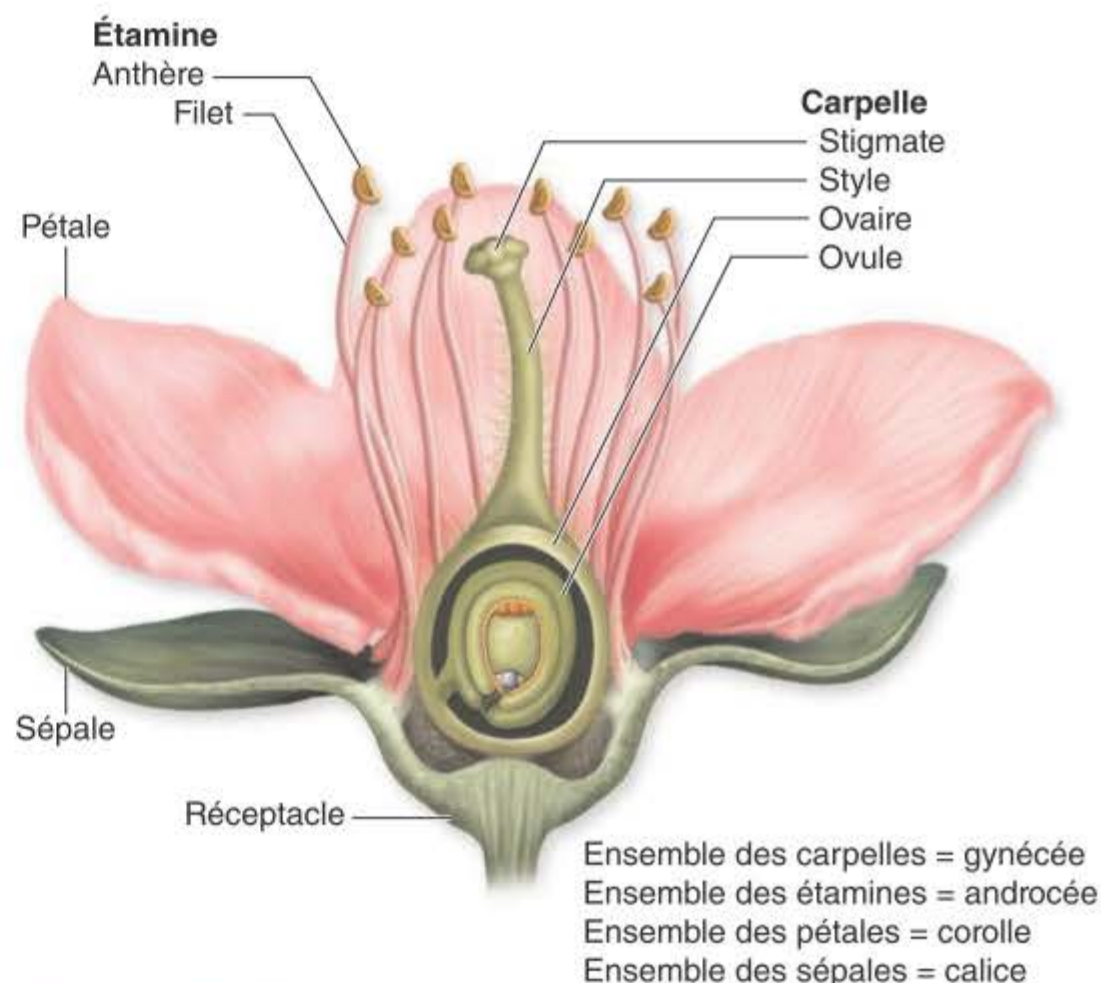


Figure 41.11 Une fleur complète.

Des ovules (qui se développeront en graines) sont produits dans la portion inférieure, gonflée, des pistils, appelée **ovaire**, qui se rétrécit à son sommet en un style mince et allongé se terminant par une surface réceptrice de pollen, le stigmate. Ce dernier est parfois ramifié, le nombre de ramifications correspondant au nombre de carpelles constitutifs du pistil.

Les carpelles sont fondamentalement des feuilles enroulées sur elles-mêmes et porteuses d'ovules sur leurs bords. Il est possible que les premiers carpelles étaient des limbes qui s'enroulèrent longitudinalement ; leurs marges, qui possédaient des trichomes, n'auraient pas fusionné avant que le fruit se développe, mais les trichomes se seraient entremêlés et auraient constitué des récepteurs de pollen. On dispose d'arguments selon lesquels, au cours de l'évolution, ces trichomes se seraient structurés en un stigmate, qu'un style se serait formé et que la fusion des marges du carpelle aurait finalement donné naissance à un pistil. Chez de nombreuses angiospermes actuelles, les carpelles sont hautement modifiés et ne peuvent être distingués visuellement les uns des autres qu'en sectionnant le pistil.

Tendances des spécialisations florales

Deux tendances évolutives majeures ont abouti à la grande diversité des plantes à fleurs actuelles : (1) la fusion de pièces florales ancestralement séparées et (2) la réduction ou la disparition de pièces florales (figure 41.12). Chez les angiospermes les plus évoluées, le nombre de pièces de chaque verticille a souvent été réduit d'un grand nombre à quelques-unes. La disposition spiralée des pièces florales, caractéristique des angiospermes primitives, a laissé la place à une disposition comportant un verticille par niveau. L'axe central de nombreuses fleurs s'est raccourci, rapprochant les différents verticilles. Dans certaines lignées évolutives, les composants d'un ou de plusieurs verticilles ont fusionné, formant parfois un tube ; chez d'autres, plusieurs verticilles ont fusionné.

Certains verticilles ont parfois disparu, donnant naissance à des fleurs dépourvues de sépales, de pétales, d'étamines, de carpelles ou de plusieurs d'entre eux. Des modifications portent aussi sur les mécanismes de pollinisation et, chez des plantes comme les graminées, le vent a remplacé les animaux pour la dispersion du pollen.

Tendances concernant la symétrie florale

D'autres tendances concernant l'évolution florale ont affecté la symétrie des fleurs. Des fleurs primitives, comme celles des renoncules, ont une symétrie radiaire, c'est-à-dire qu'en traçant une droite quelconque pas-

Figure 41.12
Tendances dans la spécialisation florale. Un géranium sauvage, *Geranium maculatum*, une eudicotylée typique : les pétales sont limités à cinq, les étamines à dix (à comparer avec des angiospermes primitives).



Figure 41.13
Symétrie bilatérale d'une orchidée. Alors que les fleurs primitives présentent habituellement une symétrie radiaire, celles de nombreux groupes plus récents, comme celui des orchidées (Orchidacées) ont une symétrie bilatérale.

sant par leur centre, on obtient toujours deux moitiés pratiquement semblables. De nombreux groupes de plantes plus dérivées ont des fleurs à symétrie bilatérale : un seul plan de division permet de les séparer en deux parties semblables. Les mufliers, les menthes et les orchidées en sont des exemples (figure 41.13), de même que les violettes et les pois. Cette symétrie bilatérale est souvent associée à des mécanismes de pollinisation sophistiqués et très précis.

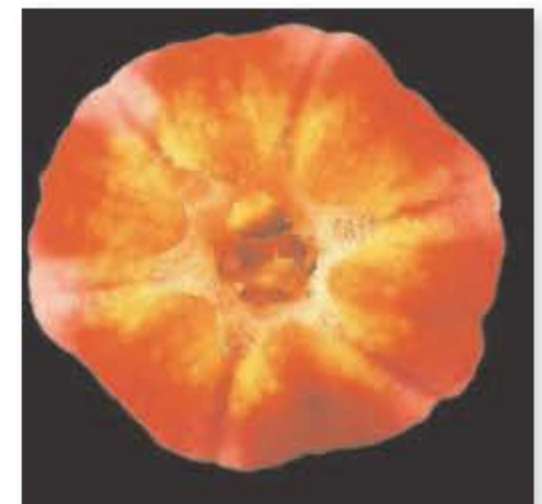
La symétrie bilatérale est apparue indépendamment plusieurs fois. Chez le muflier, un gène, *CYCLOIDIA*, contrôle la symétrie florale ; en son absence, les fleurs ont une symétrie radiaire (figure 41.14). Dans ce cas, l'altération expérimentale d'un seul gène est suffisante pour entraîner un profond changement morphologique. On ignore si le même gène, ou des gènes fonctionnellement semblables, sont apparus parallèlement chez d'autres espèces.

Influence de l'homme sur la morphologie florale

Bien que la diversité florale soit essentiellement le résultat de sélection naturelle liée à la pollinisation, il est important de reconnaître l'impact de la sélection artificielle, par hybridation, sur la morphologie florale. Pour des raisons pratiques ou esthétiques, l'homme a sélectionné certains traits sans réelle valeur adaptative pour les plantes dans la nature. C'est ainsi que du maïs a été sélectionné pour satisfaire les intérêts des hommes. C'est l'intervention humaine qui assure, à chaque génération, le succès reproductif de ce maïs moderne ; dans un environnement naturel, il ne serait pas aussi bien protégé des herbivores que ses ancêtres et le mécanisme de dispersion de ses fruits serait bien différent.



a.



b.

Figure 41.14 Régulation génétique de l'asymétrie florale. (a) Les fleurs de muflier (*Antirrhinum sp.*) normales ont une symétrie bilatérale. (b) le gène *CYCLOIDEA* contrôle la symétrie florale, et le mutant *cycloidea* du muflier possède des fleurs à symétrie radiaire.

Les gamètes sont produits dans les gamétophytes des fleurs

Le succès reproductif dépend de l'union des gamètes (oosphère et cellules spermatiques) présents dans le sac embryonnaire et les grains de pollen. Comme signalé aux chapitres 30 et 31, le cycle de développement des plantes est caractérisé par une *alternance de générations*, une génération diploïde, le sporophyte, donnant naissance à une génération haploïde, le gamétophyte. Le gamétophyte des angiospermes est très petit et complètement enfermé dans les tissus du sporophyte parent. Le **grain de pollen**, initialement microspore, constitue, après mitose, le gamétophyte mâle, ou microgamétophyte. Le gamétophyte femelle, ou mégagamétophyte est le **sac embryonnaire**. Grain de pollen et sac embryonnaire sont tous deux produits dans des organes de la fleur, spécialisés et séparés.

De même que les animaux, les angiospermes possèdent des organes distincts pour la production des gamètes mâles et femelles (figure 41.15), mais les organes reproducteurs des angiospermes diffèrent de ceux des animaux de deux manières. Chez les angiospermes, les organes mâles et femelles sont habituellement groupés au sein d'une même fleur, et ces organes ne sont en outre pas permanents au cours de la vie de l'individu adulte. Le développement des fleurs se produit durant la saison la plus favorable à la pollinisation. Certaines plantes ne fleurissent qu'une seule fois, avant de mourir. Comme on l'a vu plus tôt

(section 41.1), la lignée germinale des angiospermes ne se forme qu'assez tard, au moment du changement de phase.

La formation du pollen

Les grains de pollen se forment dans les deux loges polliniques situées dans les anthères ; chaque loge pollinique provient de la fusion de deux sporanges ou sacs polliniques, qui contiennent et protègent les cellules mères, diploïdes, des microspores. Les cellules mères donnent naissance, par méiose, à quatre microspores haploïdes, appelées grains de pollen ; chacun d'eux subit ensuite une mitose, formant ainsi le gamétophyte mâle, formé d'une cellule végétative et d'une cellule générative qui se divise en donnant deux gamètes.

La morphologie des grains de pollen est un caractère spécifique. Comme on le verra (section 41.5), la fécondation requiert que le grain de pollen produise un tube qui pénétrera dans le style jusqu'à l'ovaire. La plupart des grains de pollen présentent un sillon d'où le tube pollinique émerge ; certains grains de pollen ont trois sillons (figure 41.16).

La formation du sac embryonnaire

Chez les angiospermes, les œufs se développent dans les ovules des fleurs. Chaque ovule comporte une cellule mère de mégaspore qui, par méiose, produit quatre mégaspores haploïdes. Chez la majorité des plantes cependant, une seule des mégaspores survit, les trois autres étant absorbées par l'ovule. L'unique mégaspore restante grandit et subit des

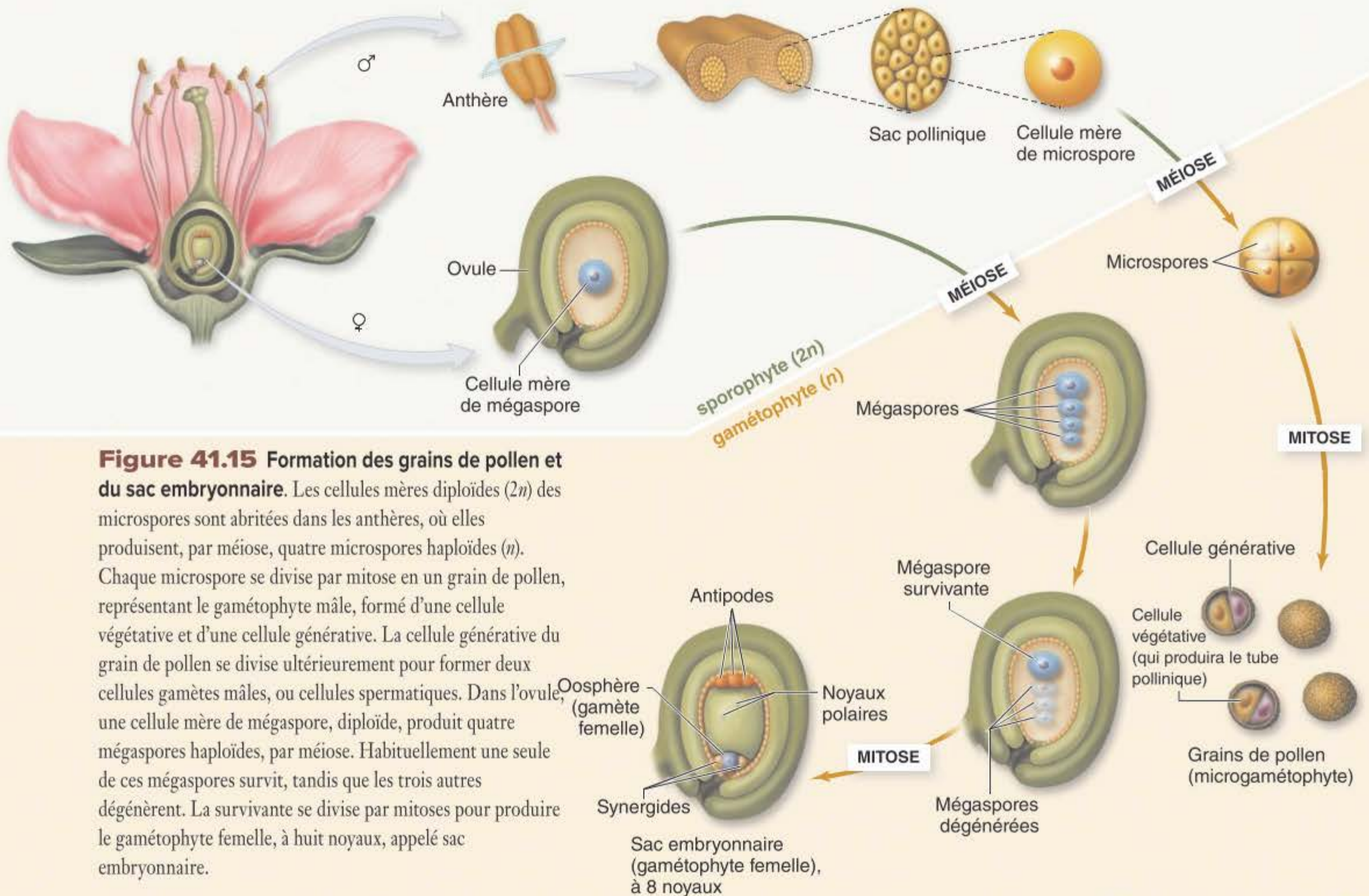


Figure 41.15 Formation des grains de pollen et du sac embryonnaire. Les cellules mères diploïdes ($2n$) des microspores sont abritées dans les anthères, où elles produisent, par méiose, quatre microspores haploïdes (n). Chaque microspore se divise par mitose en un grain de pollen, représentant le gamétophyte mâle, formé d'une cellule végétative et d'une cellule générative. La cellule générative du grain de pollen se divise ultérieurement pour former deux cellules gamètes mâles, ou cellules spermatiques. Dans l'ovule, une cellule mère de mégaspore, diploïde, produit quatre mégaspores haploïdes, par méiose. Habituellement une seule de ces mégaspores survit, tandis que les trois autres dégèrent. La survivante se divise par mitoses pour produire le gamétophyte femelle, à huit noyaux, appelé sac embryonnaire.

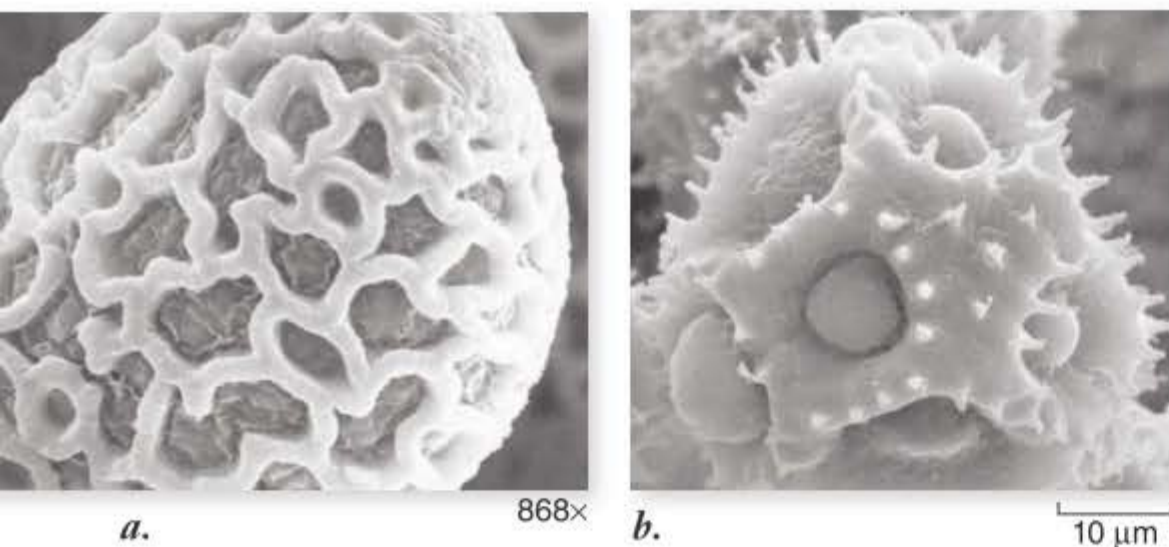


Figure 41.16 Grains de pollen. (a) Chez le lys blanc, *Lilium candidum*, le tube pollinique émerge du grain de pollen par un sillon situé d'un côté du grain. (b) Chez *Hyoseris longiloba*, une plante de la famille du tournesol, trois sillons sont enfouis dans l'ornementation de la surface du grain de pollen. Le tube pollinique émerge de l'un quelconque d'entre eux.

divisions mitotiques qui produisent huit noyaux haploïdes contenus dans un sac embryonnaire à sept cellules.

Les huit noyaux sont répartis de manière précise dans le sac embryonnaire. Un noyau est celui de l'oosphère (ou œuf), située à proximité de l'entrée de l'ovule. Deux noyaux, dits polaires, sont contenus dans une cellule unique disposée au centre du sac embryonnaire. Deux noyaux font partie de deux cellules appelées synergides, qui flanquent l'oosphère. Les trois derniers noyaux font partie de trois cellules, appelées antipodes, qui sont disposées à l'extrémité du sac embryonnaire opposée à celle où se trouve l'oosphère (figure 41.17).

La première étape menant à la fusion des deux gamètes du grain de pollen respectivement avec l'oosphère et avec les noyaux polaires est la germination du grain de pollen sur le stigmate et sa croissance vers le sac embryonnaire.

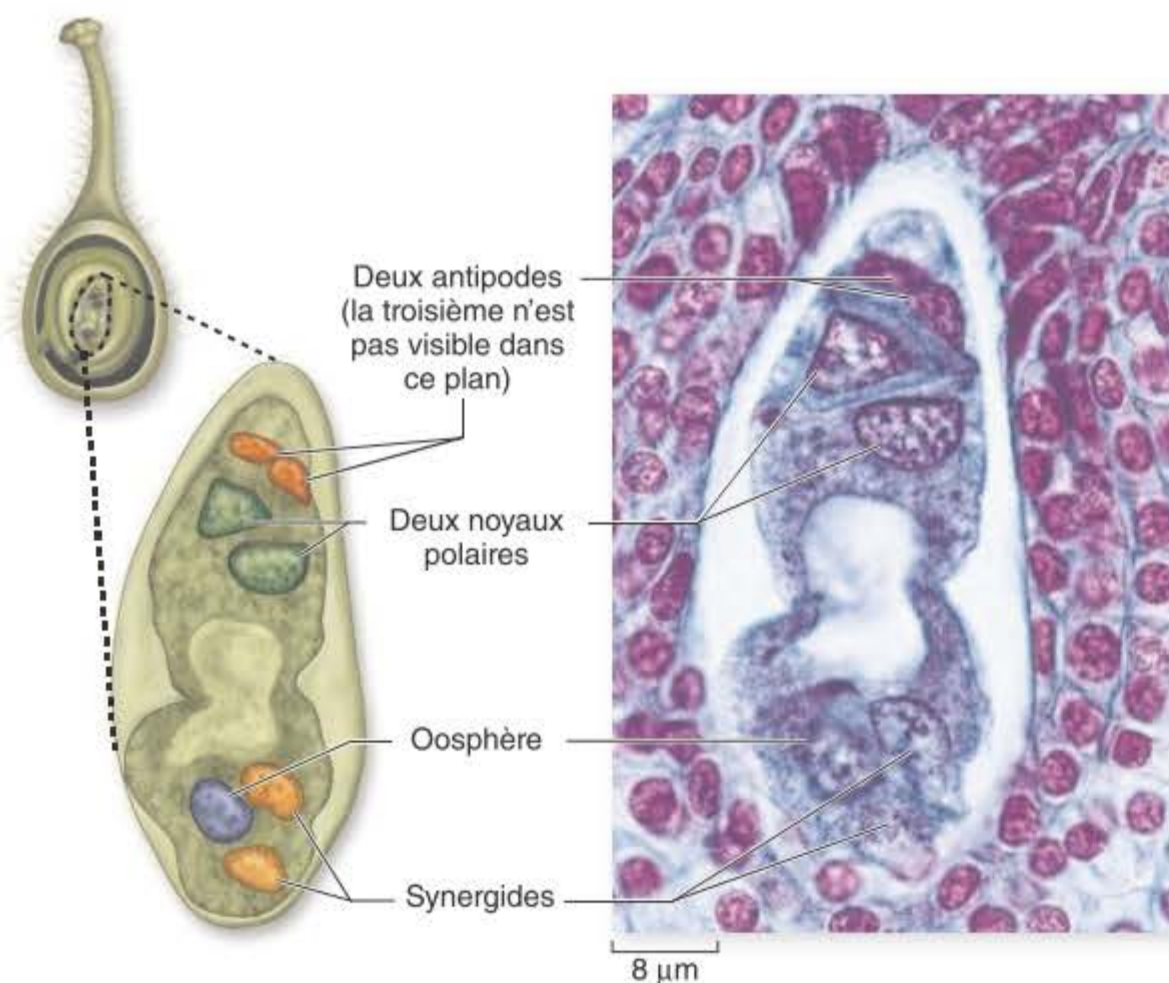


Figure 41.17 Sac embryonnaire mûr de lys. Huit noyaux haploïdes sont produits par mitoses de la mégaspore haploïde. L'un d'entre eux est celui de l'oosphère, deux autres constituent les noyaux polaires, deux appartiennent aux synergides, et trois aux antipodes. La micrographie est en fausses couleurs.

Synthèse 41.3

La fleur est constituée de quatre verticilles : calice, corolle, androcée et gynécée. Les fleurs à symétrie bilatérale sont divisibles en deux parts égales de part et d'autre d'un plan unique ; les fleurs à symétrie radiaire peuvent être divisées en deux parts égales de part et d'autre de n'importe quel plan. Les cellules mères des microspores produisent des microspores par méiose ; celles-ci subissent une mitose, devenant ainsi un gamétophyte mâle appelé grain de pollen. La méiose de la cellule mère de la mégaspore aboutit à la formation d'un gamétophyte femelle (le sac embryonnaire).

- Quel est le principal avantage évolutif de la fleur ?

41.4 Pollinisation et fécondation

Objectifs

1. Discuter les conditions favorisant l'autopollinisation
2. Décrire trois stratégies évolutives promouvant la fécondation croisée
3. Décrire les produits de la double fécondation

La pollinisation est le processus par lequel le pollen est déposé sur le stigmate ; le pollen peut y être transporté par le vent ou par des animaux, ou encore provenir de la fleur pollinisée elle-même. Lorsque le pollen d'une anthère pollinise le stigmate de la fleur à laquelle appartient cette anthère, le processus est dénommé *autopollinisation*, qui constitue une forme d'endogamie. Lorsque le pollen d'une fleur pollinise le stigmate d'une autre fleur, on parle de *pollinisation croisée* ou exogamie.

Lorsque le pollen se dépose sur un stigmate, il germe et forme un tube pollinique qui croît vers un sac embryonnaire, emportant avec lui les deux cellules spermatisées ; celles-ci réalisent la double fécondation et le développement de l'embryon et de l'albumen commence. La graine se développe dans le fruit mûrissant, initiant un nouveau cycle de développement.

Chez de nombreuses angiospermes, le succès de la pollinisation dépend de l'attraction de **pollinisateurs** tels qu'insectes, oiseaux et autres animaux, qui transfèrent du pollen d'une fleur sur le stigmate d'une autre fleur de la même espèce. La fonction exercée par ces animaux pour les plantes est similaire à celle qu'ils réalisent pour eux-mêmes lorsqu'ils recherchent activement leur partenaire sexuel.

La relation entre plante et pollinisateur est parfois très complexe. Des mutations affectant l'un ou l'autre des partenaires sont susceptibles d'empêcher la reproduction de la plante. Si une plante fleurit à un moment inopportun, le pollinisateur peut être absent. Si la morphologie de la fleur, ou celle de l'animal, est altérée, il peut en résulter une barrière physique à la pollinisation. Il est clair que la morphologie florale a coévolué avec le pollinisateur, d'où il résulte des morphologies diverses et complexes, dépassant la simple initiation des quatre verticilles de pièces florales.

Les plantes à graines primitives étaient pollinisées par le vent

Les plantes à graines primitives étaient pollinisées passivement, par l'action du vent. Comme c'est le cas des conifères actuels, de grandes quantités de pollen étaient libérées et dispersées par le vent, atteignant occasionnellement le voisinage d'ovules de la même espèce.

Pour qu'un tel système soit fonctionnel, il faut que les plantes d'une espèce donnée croissent à proximité les unes des autres, sans quoi la probabilité qu'un grain de pollen arrive à bonne destination est très faible. La plupart des grains de pollen dispersés par le vent ne parcourent pas plus de 100 mètres. Cette courte distance est très inférieure à celle parcourue par les grains de pollen transportés par des insectes, des oiseaux et d'autres animaux.

Fleurs et animaux pollinisateurs ont coévolué

Le transport du pollen d'une plante à une autre par des pollinisateurs visitant les fleurs a joué un rôle important dans le succès évolutif des angiospermes. Il paraît clair aujourd'hui que les premières angiospermes, et peut-être aussi leurs ancêtres, étaient pollinisées par les insectes, et la coévolution des insectes et des plantes a été importante pour les deux groupes depuis plus de cent millions d'années ; elle a aussi fortement contribué à accroître la spécialisation florale, en relation avec des groupes particuliers d'insectes ou d'autres animaux.

Abeilles

La majorité des angiospermes pollinisées par des insectes le sont par des hyménoptères de la famille des Apidés, ou abeilles au sens large (figure 41.18). Comme la plupart des insectes, c'est par l'odorat que les abeilles localisent initialement leur source de nourriture, pour s'orienter ensuite vers une fleur en fonction de sa forme, de sa couleur et de sa texture.

Les fleurs visitées par les abeilles sont souvent bleues ou jaunes. Elles présentent fréquemment des rayures ou des séries de points indiquant la localisation de leurs nectaires, souvent disposés dans le fond des



Figure 41.18 Pollinisation par un bourdon. Lorsque ce bourdon (*Bombus* sp.) collecte du nectar, du pollen se fixe sur lui ; ce pollen sera déposé sur la prochaine fleur visitée par l'insecte.

fleurs. Certaines abeilles collectent le nectar, qu'elles utilisent comme aliment pour les adultes et occasionnellement pour les larves. La majorité des quelque 20 000 espèces d'abeilles visitent les fleurs pour récolter du pollen ; elles l'emmagasinent dans des alvéoles pour nourrir leurs larves qui y achèvent leur développement.

Excepté quelques centaines d'espèces d'abeilles sociales et semi sociales ainsi qu'environ mille espèces parasites vivant dans les nids d'autres abeilles, la grande majorité des espèces (au moins 18 000) sont solitaires. Les abeilles solitaires des régions tempérées ne produisent qu'une seule génération par an ; leur activité au stade adulte ne dépasse pas quelques semaines par an.

Il est fréquent que les abeilles solitaires n'utilisent qu'un type de plantes pour nourrir leurs larves. Les relations constantes entre de telles abeilles et une plante donnée peuvent mener au cours du temps à des modifications tant des fleurs que des abeilles. C'est ainsi que le moment de la journée où les fleurs s'épanouissent est corrélé avec celui où les abeilles se manifestent ; c'est ainsi aussi que les pièces buccales peuvent s'allonger en relation avec la forme tubulaire des fleurs ; c'est ainsi enfin que les appareils de collecte de pollen de l'abeille peuvent être adaptés aux anthères des fleurs visitées. Une fois ces relations établies, elles représentent à la fois un mécanisme efficace de pollinisation pour la plante et une source constante de nourriture pour l'abeille qui lui est adaptée.

Autres insectes

Outre les abeilles, quelques groupes d'insectes visiteurs de fleurs sont particulièrement remarquables. C'est ainsi que des fleurs telles que celles des phlox, qui sont régulièrement visitées par des papillons, possèdent une «aire d'atterrissage» sur laquelle le papillon peut se poser. Elles ont aussi souvent des corolles tubulaires longues et étroites, dont le nectar est accessible à la longue trompe enroulée caractéristique de l'ordre des lépidoptères.

Les fleurs de stramoine (*Datura stramonium*), d'onagre bisannuelle (*Oenothera biennis*) et d'autres espèces visitées par des papillons de nuit sont souvent blanches, jaunes ou d'autres teintes pâles ; elles sont de plus souvent fortement parfumées, ce qui facilite leur repérage nocturne.

Oiseaux

Plusieurs groupes de plantes sont régulièrement visitées et pollinisées par des oiseaux, principalement par les colibris des Amériques et par les souimangas d'Afrique (figure 41.19). Ces plantes doivent produire de grandes quantités de nectar pour satisfaire les appétits de ces oiseaux qui, sans cela, ne continueraient pas à les visiter. De telles plantes n'ont pas avantage à être visitées par des insectes, qui trouveraient une alimentation suffisante dans une seule fleur et n'assureraient donc pas de pollinisation croisée. Comment ces différentes pressions de sélection s'équilibrent-elles dans les plantes adaptées aux colibris et aux souimangas ?

La réponse se trouve dans l'évolution de la couleur des fleurs. Les insectes sont très sensibles à la lumière ultraviolette. Les caroténoïdes, pigments végétaux de couleurs allant du jaune au rouge, décrits au chapitre 8 à propos de la photosynthèse, sont responsables de la couleur de nombreuses fleurs, parmi lesquelles celles du tournesol et de la moutarde. Ils réfléchissent non seulement la lumière jaune et rouge mais également l'ultraviolet, le mélange des deux formant une couleur particulière dénommée « pourpre d'abeille ». Ces fleurs peuvent également être marquées par des signes invisibles à nos yeux mais bien visibles à ceux



Figure 41.19 Colibris et fleurs. Un colibri, *Selasphorus platycercus*, se nourrissant en vol sur une sauge rouge, *Salvia* sp. ; les colibris de ce groupe collectent principalement le nectar de fleurs longues et incurvées correspondant plus ou moins à la longueur et à la forme de leur bec.

des abeilles et d'autres insectes (figure 41.20). Ces marques peuvent leur apparaître comme une cible ou comme une piste d'atterrissage.

Les insectes ne distinguent généralement pas le rouge, qui constitue par contre une couleur très voyante pour les oiseaux. La plupart des insectes ne sont donc pas attirés par les bractées rouges entourant les fleurs des poinsettias ; l'abondant nectar que ces dernières produisent est donc révélé aux colibris mais pas aux insectes. La couleur rouge est aussi caractéristique de fruits dispersés par les oiseaux (voir le chapitre 31).

Autres animaux pollinisateurs

D'autres animaux, en particulier des chauves-souris et des petits rongeurs, aident à la pollinisation. Les signaux sont, ici aussi, spécifiques. Le cactus saguaro (*Carnegiea gigantea*) par exemple est pollinisé par des chauves-souris, mais aussi par des oiseaux et des insectes.

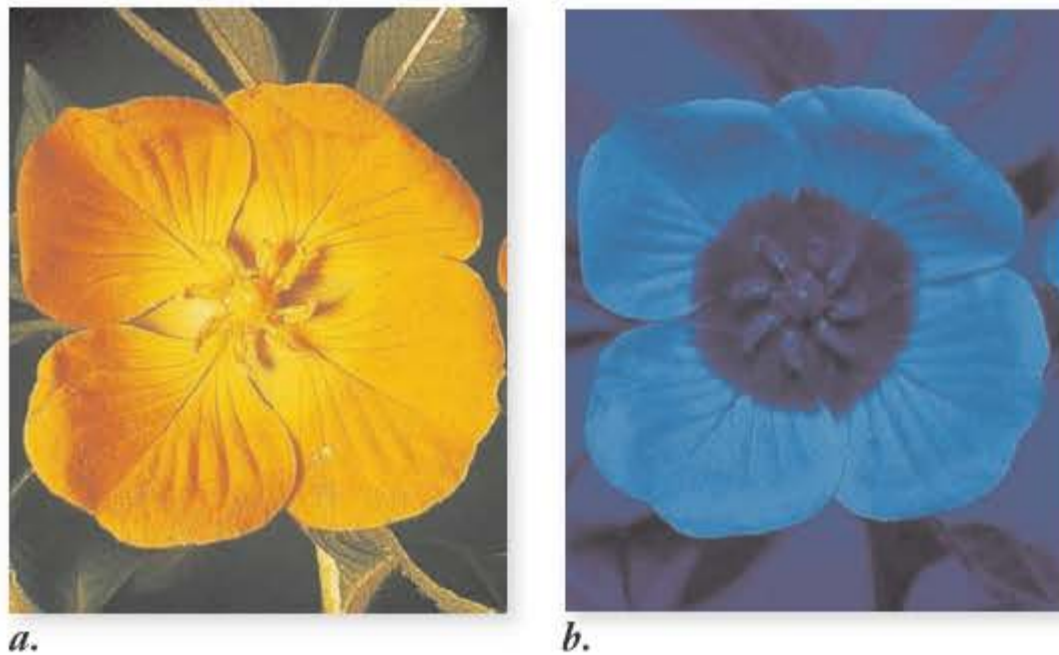


Figure 41.20 Vision d'une fleur par une abeille. (a) La fleur jaune de *Ludwigia peruviana*, une Onagracée, photographiée à la lumière naturelle et (b) à l'aide d'un filtre transmettant sélectivement la lumière ultraviolette. La zone externe des pétales réfléchit le jaune et l'ultraviolet, mélange de couleur dénommé «pourpre d'abeille» ; la zone centrale ne réfléchit que le jaune et apparaît donc sombre sur la photo, mettant en évidence la réflexion de l'ultraviolet. Pour une abeille, cette fleur apparaît comme une cible voyante.

Ces animaux participent également à la dispersion de fruits et de graines. Les singes sont attirés par le rouge et l'orange et peuvent aussi contribuer à la dispersion des fruits de ces couleurs.

Certaines angiospermes font appel à la pollinisation par le vent

Certains groupes d'angiospermes sont pollinisés par le vent, comme c'est le plus souvent le cas chez les gymnospermes ; il semble cependant que, chez les angiospermes, ce caractère soit apparu secondairement et séparément dans divers groupes. On y trouve des plantes familières, telles que chênes, bouleaux, peupliers, graminées, laîches et orties. Les fleurs de ces plantes sont petites, verdâtres et inodores ; leurs corolles sont réduites ou absentes (figures 41.21 et 41.22). Ces fleurs sont souvent groupées en grand nombre, formant des chatons pendants qui, agités par le vent, libèrent leur pollen.

Chez de nombreuses plantes pollinisées par le vent, les étamines et les carpelles sont situés dans des fleurs différentes, portées par la même plante ou par des plantes différentes. Le maïs est un bon exemple, avec ses inflorescences mâles situées au sommet de la plante et ses inflorescences femelles plus bas sur la tige. La séparation des fleurs mâles et femelles est une stratégie favorisant la pollinisation croisée, puisque le pollen d'une fleur ne pourra se poser que sur un stigmate d'une autre fleur. Certaines plantes pollinisées par le vent, surtout certains arbres et arbustes, fleurissent au printemps, avant que le développement de leurs feuilles n'interfère avec la dispersion du pollen par le vent. La survie des espèces pollinisées par le vent ne dépend pas de la présence de pollinisateurs, ce qui constitue un autre atout de survie.

L'autopollinisation est favorable dans les environnements stables

Tous les modes de pollinisation considérés jusqu'à présent favorisent les fécondations croisées, ce qui est en général avantageux, pour les plantes comme pour les organismes eucaryotes en général. L'autopollinisation se produit cependant aussi parmi les angiospermes, en particulier dans les régions tempérées. La majorité des plantes qui s'autopollinisent ont des petites fleurs relativement discrètes qui déposent leur pollen directement sur leurs stigmates, parfois même avant l'ouverture du bouton floral.

On peut logiquement se demander pourquoi ces espèces ont survécu, si la fécondation croisée est aussi importante génétiquement pour les plantes qu'elle l'est pour les animaux. Il existe deux raisons fondamentales de l'existence fréquente d'angiospermes autopollinisatrices :

1. L'autopollinisation représente un avantage écologique dans certaines circonstances, car les plantes qui la réalisent ne requièrent pas d'intervention animale pour produire leurs graines. Il en résulte qu'elles ne consacrent pas d'énergie nécessaire à l'attraction de pollinisateurs et qu'elles peuvent se développer dans des régions où les insectes ou autres animaux potentiellement pollinisateurs sont absents ou rares, comme c'est le cas dans l'Arctique ou en altitude.
2. Sur le plan génétique, l'autopollinisation produit une descendance plus uniforme que la pollinisation croisée. Il faut se souvenir que le processus comporte néanmoins une méiose et donc des recombinaisons, comme décrit au chapitre 11, de sorte que les descendants ne sont pas identiques à leur parent. Ils

peuvent cependant comporter des proportions élevées d'individus bien adaptés à des habitats particuliers.

L'autopollinisation d'espèces pratiquant normalement la pollinisation croisée tend à produire un grand nombre d'individus inadaptés car elle rassemble des allèles récessifs nuisibles, mais certaines de ces combinaisons peuvent être hautement favorables dans des milieux particuliers. Dans de tels milieux, la plante a éventuellement avantage à perpétuer l'autopollinisation.

Diverses stratégies évolutives promeuvent la pollinisation croisée

La pollinisation croisée est, comme on l'a souligné, d'une importance cruciale pour l'adaptation et l'évolution de tous les eucaryotes, sauf quelques exceptions. Les fleurs contiennent souvent à la fois des étamines et des pistils, ce qui accroît la probabilité d'autopollinisation ; une stratégie favorisant la pollinisation croisée est la séparation de ces organes. Une autre stratégie fait appel à des processus d'auto-incompatibilité, qui empêchent l'autofécondation.

Séparation des structures femelles et mâles dans l'espace ou dans le temps

Il existe des espèces d'angiospermes, telles les saules et certains mûriers, dont les étamines et les pistils sont produits sur des plantes séparées ; de



Figure 41.21 Fleurs staminées et fleurs pistillées de bouleau, *Betula* sp. Les bouleaux sont monoïques ; leurs fleurs staminées sont groupées en chatons allongés, jaunâtres et pendants, tandis que leurs fleurs pistillées forment des petites inflorescences denses, brunâtres, en forme de cônes.



Figure 41.22 Fleurs pollinisées par le vent. Les grandes anthères jaunes, pendillant à l'extrémité de filets très ténus, sont exposées hors de leurs fleurs, prêtes à répandre leur pollen dans le vent. Ces fleurs deviendront ultérieurement pistillées, avec des stigmates allongés et plumeux s'étendant considérablement hors de la fleur, bien adaptés à la capture de pollen apporté par le vent. De nombreuses graminées, comme celle représentée ici, sont donc dichogames.

telles plantes sont dites **dioïques** (du grec : deux maisons). Il va de soi que ces plantes ne peuvent pas pratiquer l'autopollinisation et qu'elles sont entièrement tributaires de la pollinisation croisée. Chez d'autres plantes, telles les chênes, les bouleaux, le maïs ou les potirons, des fleurs mâles et des fleurs femelles sont produites sur une même plante, appelée **monoïque** (du grec : une maison) (figure 41.21). Chez les plantes monoïques, la séparation des fleurs pistillées et staminées, et leurs maturations respectives souvent décalées dans le temps, accroissent grandement la probabilité de pollinisation croisée.

Même si, comme c'est habituellement le cas, chaque fleur d'une plante contient des étamines et des pistils fonctionnels, ces organes peuvent atteindre leur maturité à des temps différents. Ce phénomène porte le nom de **dichogamie**. Si les étamines mûrissent d'abord, libérant leur pollen avant que les stigmates deviennent réceptifs, la fleur se comporte comme si elle ne contenait que des étamines. Après que les étamines aient libéré leur pollen, les stigmates peuvent devenir réceptifs et la fleur se comporte alors comme si elle ne contenait que des pistils (figure 41.23 ; voir aussi figure 41.22). Cette séparation temporelle a le même effet que si les fleurs étaient dioïques, et le degré de fécondation croisée est élevé.

De nombreuses fleurs sont construites d'une façon telle que leurs étamines et leurs stigmates n'entrent pas en contact. Dans ce cas, le pollen a tendance à être transféré sur le stigmate d'une autre fleur, promouvant ainsi la pollinisation croisée.

Auto-incompatibilité

Même lorsque les étamines et les stigmates d'une même fleur atteignent la maturité simultanément, l'**auto-incompatibilité** génétique, un mécanisme largement répandu chez les angiospermes, favorise la fécondation croisée. L'auto-incompatibilité se produit lorsque le pollen et le stigmate

se reconnaissent comme étant génétiquement liés et réagissent par un blocage de la croissance du tube pollinique (figure 41.24).

L'auto-incompatibilité est contrôlée par un locus, *S* ; de nombreux allèles du locus *S* régulent les réponses de reconnaissance entre pollen et stigmate. On a identifié deux types d'auto-incompatibilité. L'*auto-incompatibilité gamétophytique* dépend du locus *S* haploïde du pollen et du locus *S* diploïde du stigmate. Si l'un des allèles *S* du stigmate correspond à l'allèle *S* unique du pollen, la croissance du tube pollinique est inhibée avant qu'il n'atteigne le sac embryonnaire. C'est le cas du pétunia.

Dans l'*auto-incompatibilité sporophytique*, du chou brocoli par exemple, les deux allèles *S* de la plante qui a produit le pollen sont importants et non pas le seul de ces allèles qui se retrouve dans le pollen en question ; si les allèles du stigmate correspondent à l'un quelconque des deux allèles de la plante qui a produit le pollen, celui-ci ne germera pas.

Il est possible que les mécanismes de reconnaissance du pollen aient pris naissance chez un ancêtre commun des gymnospermes et des angiospermes. L'observation de fossiles du Carbonifère contenant des tubes polliniques soutient l'hypothèse que ces plantes disposaient de systèmes sophistiqués de reconnaissance du pollen.

Les angiospermes réalisent une double fécondation

La fécondation des angiospermes est un processus complexe et original, dans lequel deux cellules spermatiques sont requises pour assurer un

processus spécifique, appelé double fécondation. Celle-ci donne lieu à deux développements essentiels : (1) la fécondation de l'œuf et (2) la formation d'un tissu nourricier, l'albumen, destiné à l'embryon.

Lorsqu'un grain de pollen, amené par le vent ou par un animal ou déposé par autopolinisation, atteint le stigmate, il y adhère grâce à une substance collante et sucrée qui recouvre ce dernier ; il commence à former un tube pollinique qui traverse le style (figure 41.25). Nourri de la substance sucrée, le tube pollinique s'allonge jusqu'au moment où il atteint un ovule situé dans l'ovaire. Entre-temps, la cellule générative du grain de pollen se divise, donnant naissance à deux cellules spermatiques.

Le tube pollinique finit par atteindre le sac embryonnaire situé dans l'ovule. L'entrée du tube pollinique dans le sac embryonnaire se fait à travers une des synergides, dont le noyau a dégénéré. L'apex du tube pollinique se rompt et libère les deux cellules spermatiques. L'une d'elles fusionne avec l'oosphère, donnant naissance à un zygote. L'autre cellule spermatique fusionne avec les deux noyaux polaires situés au centre du sac embryonnaire, formant une cellule triploïde ($3n$), qui produira l'albumen.

Après la double fécondation, l'embryon se développe par une série de divisions au départ du zygote. Simultanément, des tissus protecteurs enferment l'embryon, avec pour résultat la formation d'une graine. La graine est elle-même enfermée dans un organe, le fruit. Ces structures, propres aux angiospermes, ont évolué en réponse à la nécessité, pour la graine, d'être disséminée sur de longues distances, ce qui favorise la variabilité génétique.

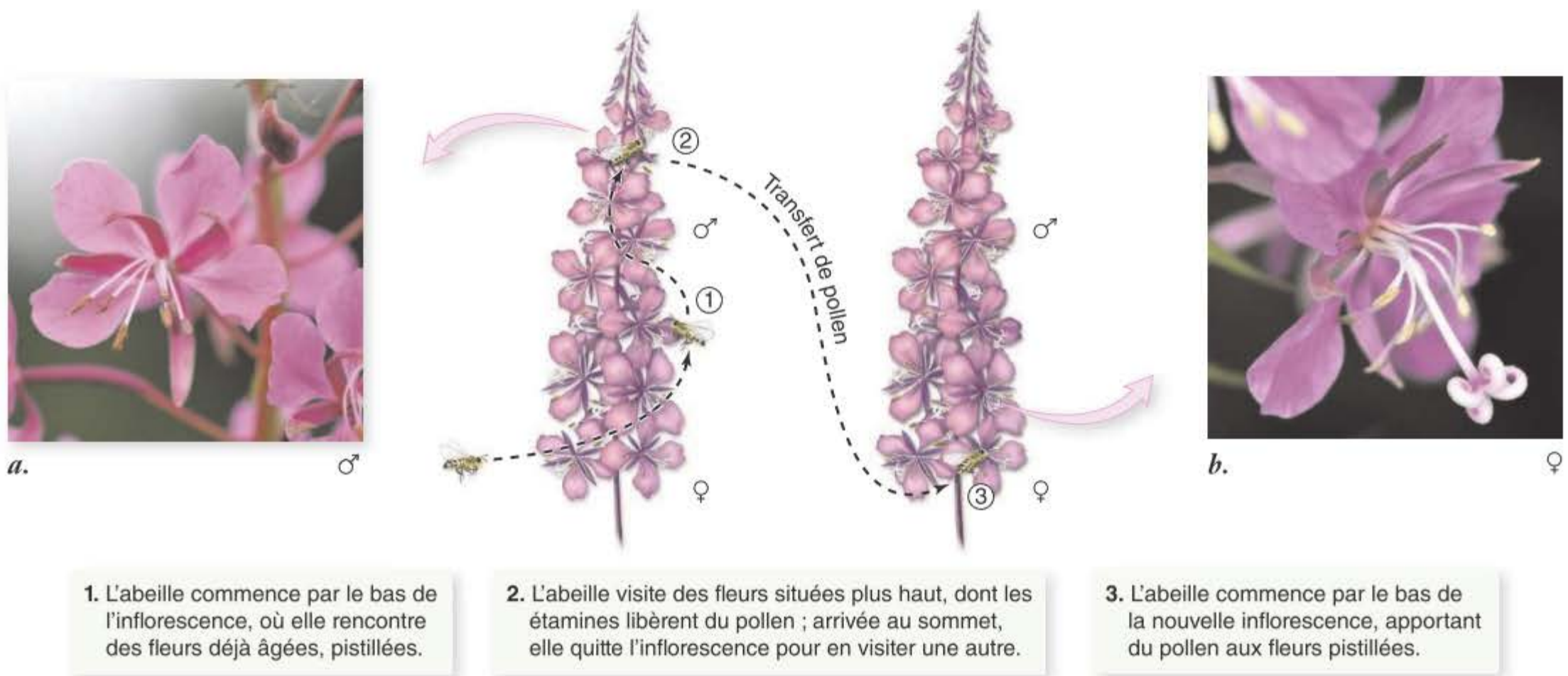


Figure 41.23 Dichogamie, illustrée par les fleurs d'épilobe en épi, *Epilobium angustifolium*. L'épilobe en épi (espèce à pollinisation croisée) est l'une des premières espèces dont le processus de pollinisation fut décrit, dans les années 1790. Dans un premier temps, les anthères libèrent leur pollen, le style s'allonge ensuite et dépasse les étamines tandis que les quatre lobes du stigmate se courbent vers le bas et deviennent réceptifs. Il en résulte que les fleurs sont d'abord fonctionnellement staminées et deviennent pistillées environ deux jours plus tard. L'épanouissement des fleurs se fait progressivement depuis la base de la plante jusqu'à son sommet, de sorte que ce sont celles de la base qui sont visitées les premières, ce qui favorise la pollinisation croisée. En remontant le long de la hampe florale d'une plante, les abeilles rencontrent des fleurs staminées libérant leur pollen, dont elles se chargent. Elles transportent ensuite ce pollen sur des fleurs aux pistils fonctionnels situées à la base d'une autre plante. La figure présente des fleurs en phase staminée (a) et en phase pistillée (b).

Synthèse 41.4

L'autopollinisation peut être privilégiée en absence de pollinisateurs ou lorsque les plantes sont adaptées à un environnement stable, dans lequel une descendance uniforme est avantageuse. Les mécanismes promouvant la fécondation croisée incluent la production de fleurs unisexuées, la maturation non synchronisée des fleurs mâles et femelles, et l'auto-incompatibilité génétiquement contrôlée. La double fécondation produit un embryon diploïde et un tissu nourricier triploïde, l'albumen.

- Tous les descendants d'une plante autopollinisée sont-ils identiques ?

41.5 Le développement embryonnaire

Objectifs

1. Nommer les deux axes de la plante établis au cours du développement de l'embryon
2. Caractériser les trois systèmes tissulaires se formant dans l'embryon
3. Décrire les trois événements cruciaux devant accompagner le développement de la graine

Le développement de l'embryon débute dès qu'une oosphère est fécondée. Comme décrit brièvement au chapitre 31, le tube pollinique en croissance pénètre dans le sac embryonnaire par une des synergides, et y libère deux gamètes mâles (figure 41.25). L'un d'eux fusionne avec l'oosphère, pour produire un zygote qui se développera en **embryon**. L'autre gamète fusionne avec les deux noyaux polaires ; la cellule triploïde résultante produit l'**albumen**, tissu de réserves nutritives destinées à l'embryon.

L'organisme tridimensionnel provient de la division d'une cellule unique

La première division du zygote (œuf fécondé) des plantes à fleur est asymétrique et génère deux cellules aux destins différents (figure 41.26). Une des cellules filles est petite et son cytoplasme est dense. Cette cellule, qui donnera naissance à l'embryon, se divise activement selon des plans variés, formant un amas sphérique de cellules. L'autre cellule, plus grande, forme par divisions répétées une structure allongée, appelée **suspenseur**, qui relie l'embryon au tissu nutritif de la graine. Le suspenseur constitue la voie d'acheminement des nutriments destinés à l'embryon en développement. C'est aussi à ce moment que se forme l'axe racine-tige : les cellules proches du suspenseur sont destinées à donner naissance à la racine, celles qui sont situées à l'autre extrémité de l'axe deviendront une tige.

L'étude des mécanismes qui établissent l'asymétrie dans le développement de l'embryon est difficile du fait que le zygote est enfermé dans le gamétophyte femelle, lui-même entouré de tissu du sporophyte (ovule et carpelle). En vue de comprendre la première division, asymétrique, du zygote, les biologistes ont étudié l'algue brune *Fucus*. Il y a lieu d'être très prudent dans les conclusions que l'on tire de la comparaison

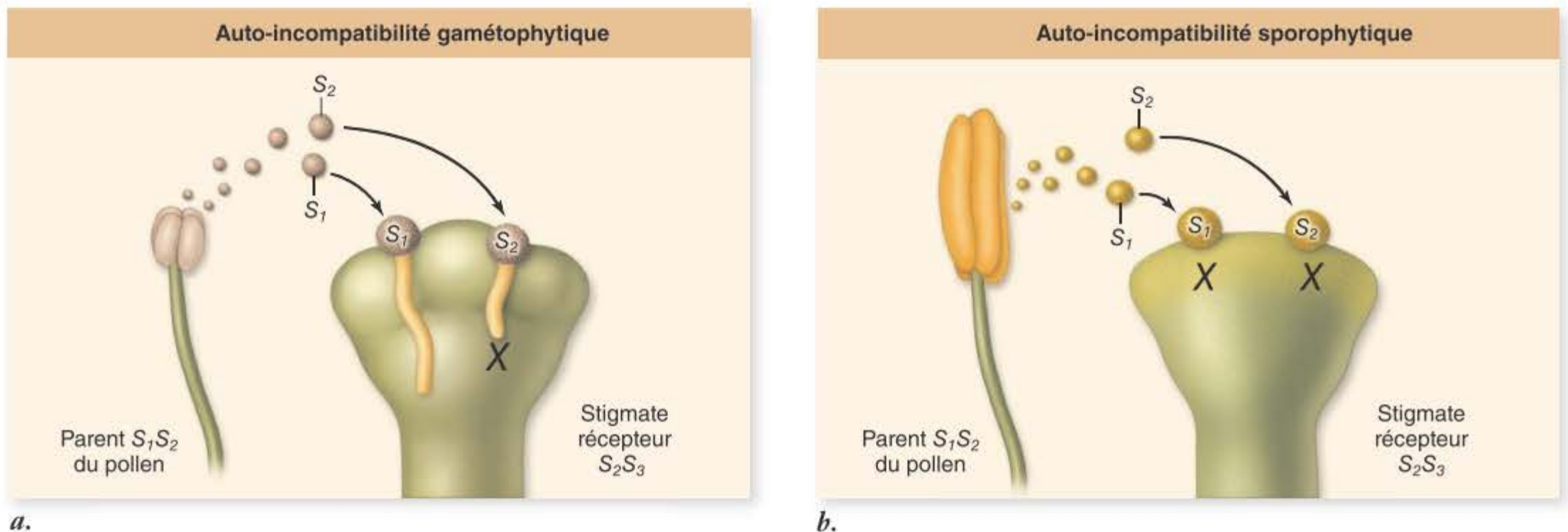
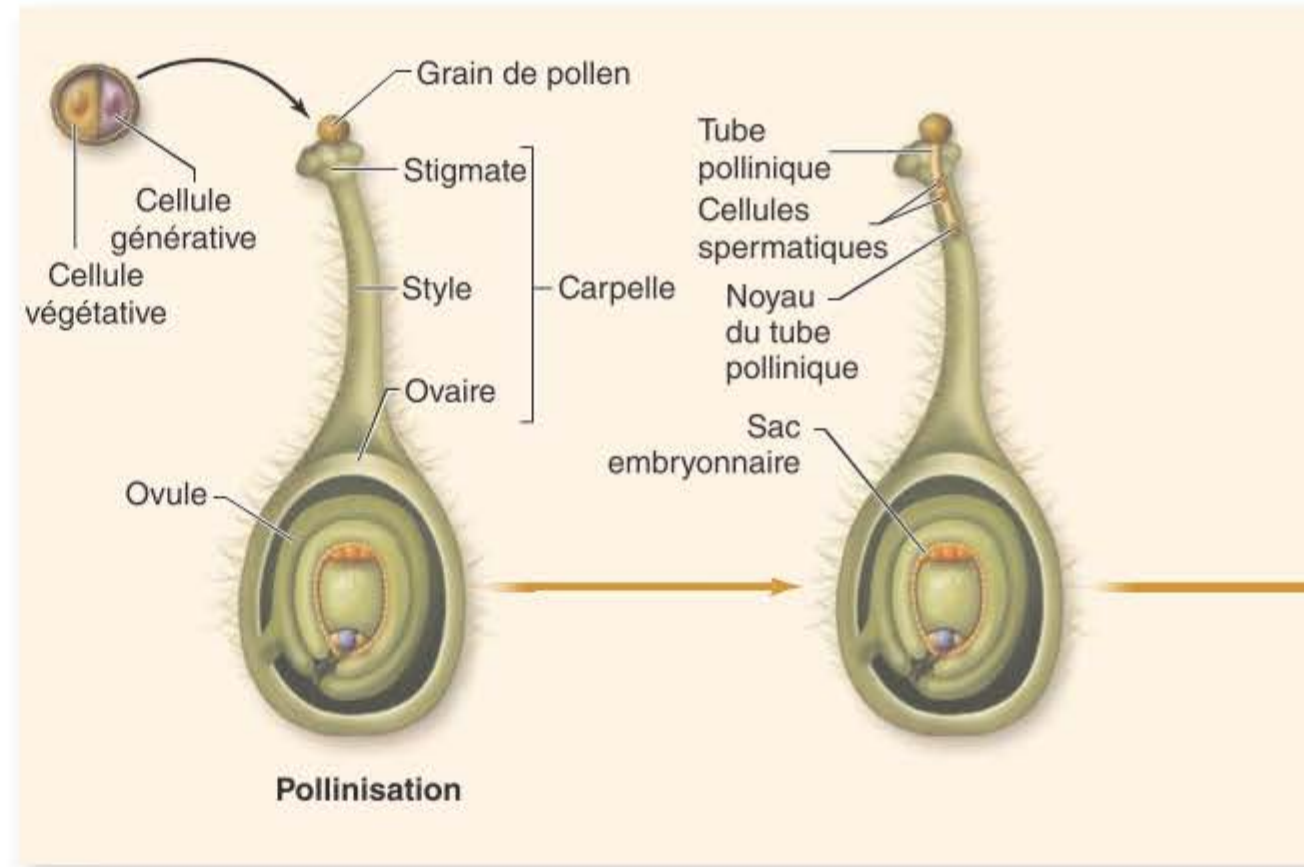


Figure 41.24 L'autopollinisation peut être bloquée génétiquement. (a) L'auto-incompatibilité gamétophytique est déterminée par le génotype, haploïde, du pollen. (b) L'auto-incompatibilité sporophytique reconnaît le génotype, diploïde, du parent fournisseur de pollen, et non uniquement celui de ce pollen. Le pollen contient des protéines produites par le parent S_1S_2 . Dans les deux cas, la reconnaissance est basée sur le locus S , qui comporte plusieurs allèles. Les chiffres en indice indiquent le génotype de l'allèle S . Dans l'auto-incompatibilité gamétophytique, l'inhibition se produit au cours de la progression du tube pollinique ; dans l'auto-incompatibilité sporophytique, le pollen ne germe pas.

Figure 41.25 La formation du tube pollinique et la double fécondation. Lorsque le pollen aboutit sur le stigmate d'une fleur, la cellule végétative croît en un tube pollinique qui s'oriente vers le sac embryonnaire. En même temps, la cellule générative se divise pour former deux gamètes mâles. Lorsque le tube pollinique atteint le sac embryonnaire, il pénètre par une des synergides et libère les deux gamètes. Une double fécondation se réalise alors, le noyau d'un des gamètes fusionnant avec l'oosphère pour former un zygote ($2n$) tandis que le noyau de l'autre gamète fusionne avec les deux noyaux polaires en un noyau triploïde ($3n$), qui donnera naissance à l'albumen.



entre les divisions asymétriques des angiospermes et celles d'une algue brune ; le dernier ancêtre commun de ces deux lignées était en effet un organisme unicellulaire. Il n'en reste pas moins que les divisions asymétriques se sont réalisées très tôt dans l'arbre phylogénétique ; on en connaît des exemples même chez les procaryotes.

Le développement du zygote de *Fucus*

L'œuf de *Fucus* est libéré avant fécondation, de sorte qu'il n'est pas entouré de tissus, ce qui facilite son observation. Un renflement de l'œuf établit l'axe vertical. Il est suivi d'une division asymétrique donnant naissance à une petite cellule, qui correspond au renflement, et à une cellule de plus grande dimension. La petite cellule se développe en un rhizoïde qui fixe l'algue sur son substrat, la grande cellule produit la

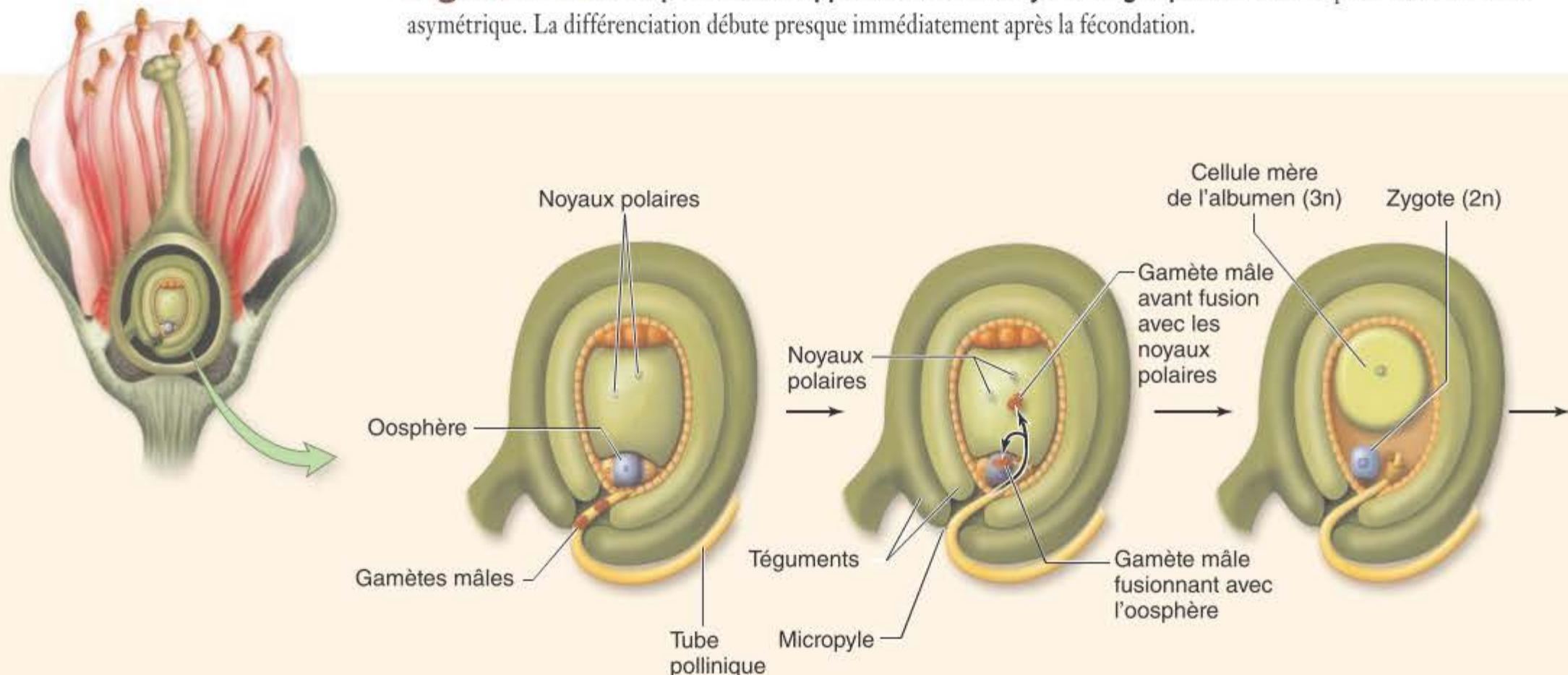
partie principale du thalle, l'ensemble constituant le sporophyte (figure 41.27).

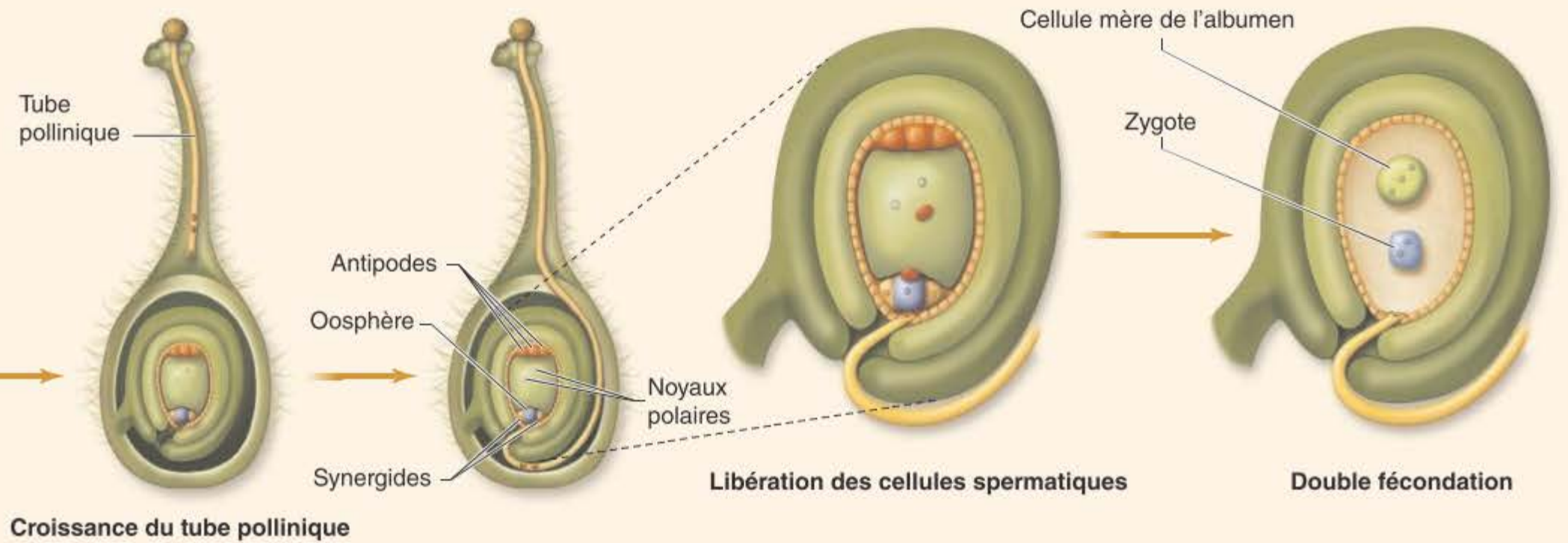
C'est le point de pénétration du gamète mâle dans le gamète femelle qui détermine l'axe ; celui-ci peut cependant être modifié par des signaux externes, en particulier par la lumière et la pesanteur qui assurent que le rhizoïde se fixe à une base solide et que le reste du thalle s'oriente vers la source lumineuse. Des gradients internes se développent, qui spécifient où le rhizoïde se formera en réponse au stimulus externe.

Établissement de l'asymétrie chez les angiospermes

Le développement asymétrique des angiospermes peut aussi être exploré par le biais de la génétique. L'étude de mutants révèle des dysfonctionnements du développement, ce qui permet souvent de déduire les méca-

Figure 41.26 Étapes du développement d'un embryon d'angiosperme. La toute première division est asymétrique. La différenciation débute presque immédiatement après la fécondation.





nismes du développement normal. C'est ainsi que le mutant *suspensor* d'*Arabidopsis* entraîne un développement aberrant de l'embryon, suivi d'un développement du suspenseur en une structure similaire à celle d'un embryon (figure 41.28). L'analyse de ce mutant a mené à la conclusion que c'est la présence de l'embryon qui empêche normalement le suspenseur de se développer en un second embryon.

L'embryogenèse donne naissance à un plan simple d'organisation de l'organisme

La structure tridimensionnelle des plantes naît de la régulation des divisions cellulaires. On vient de décrire comment un axe vertical (l'axe racine-tige) est établi très précocement ; il en est de même pour l'axe radial (l'axe intérieur-extérieur). Bien que les premières divisions pro-

duisent une rangée simple de cellules, très vite celles-ci commencent à se diviser dans différentes directions, ce qui produit un amas sphérique de cellules. L'axe racine-tige s'allonge par divisions cellulaires dont les nouvelles parois sont perpendiculaires à l'axe.

Le maintien d'une forme tridimensionnelle appropriée durant le premier développement implique que les cellules se divisent dans deux directions du plan radial. La figure 41.29 illustre l'émergence du plan d'organisation. Ce sont les méristèmes apicaux, régions de divisions actives situées à l'apex des racines et des tiges, qui déterminent l'axe racine-tige au stade globulaire ; c'est à ce stade que prennent naissance les trois systèmes de tissus de base : de revêtement, fondamental et conducteur (voir chapitre 36). Ces tissus sont répartis radialement le long de l'axe racine-tige.

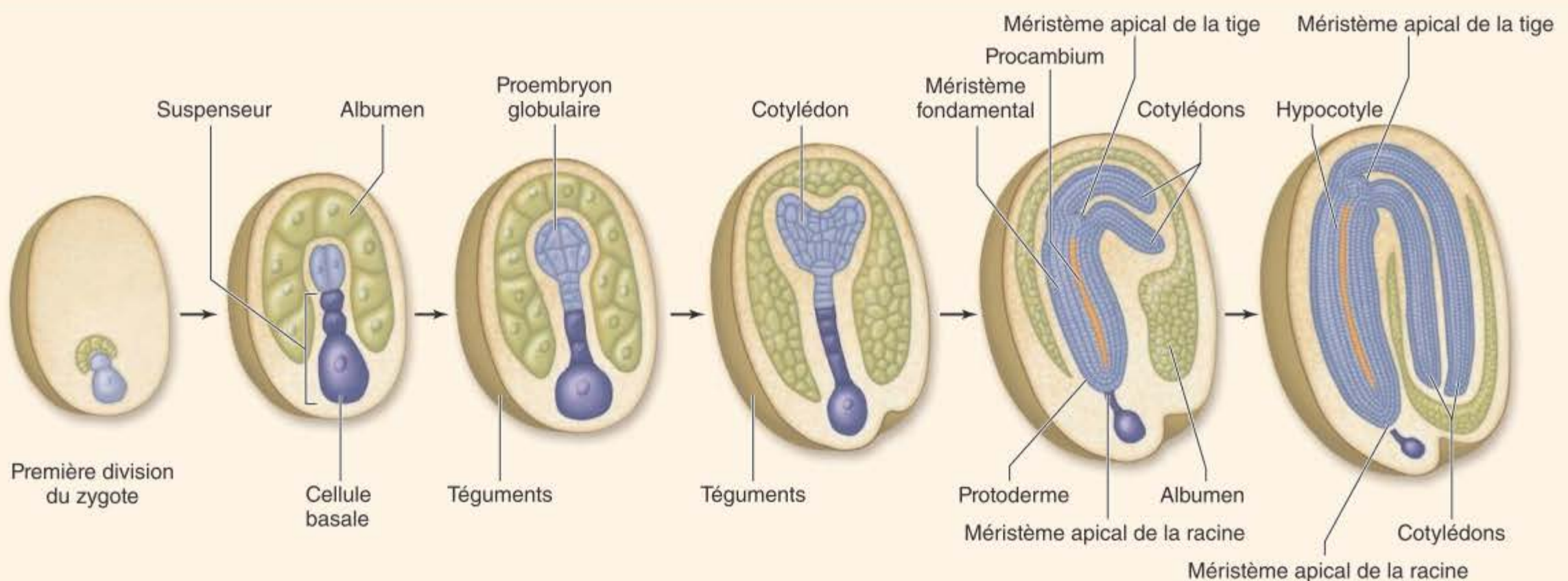
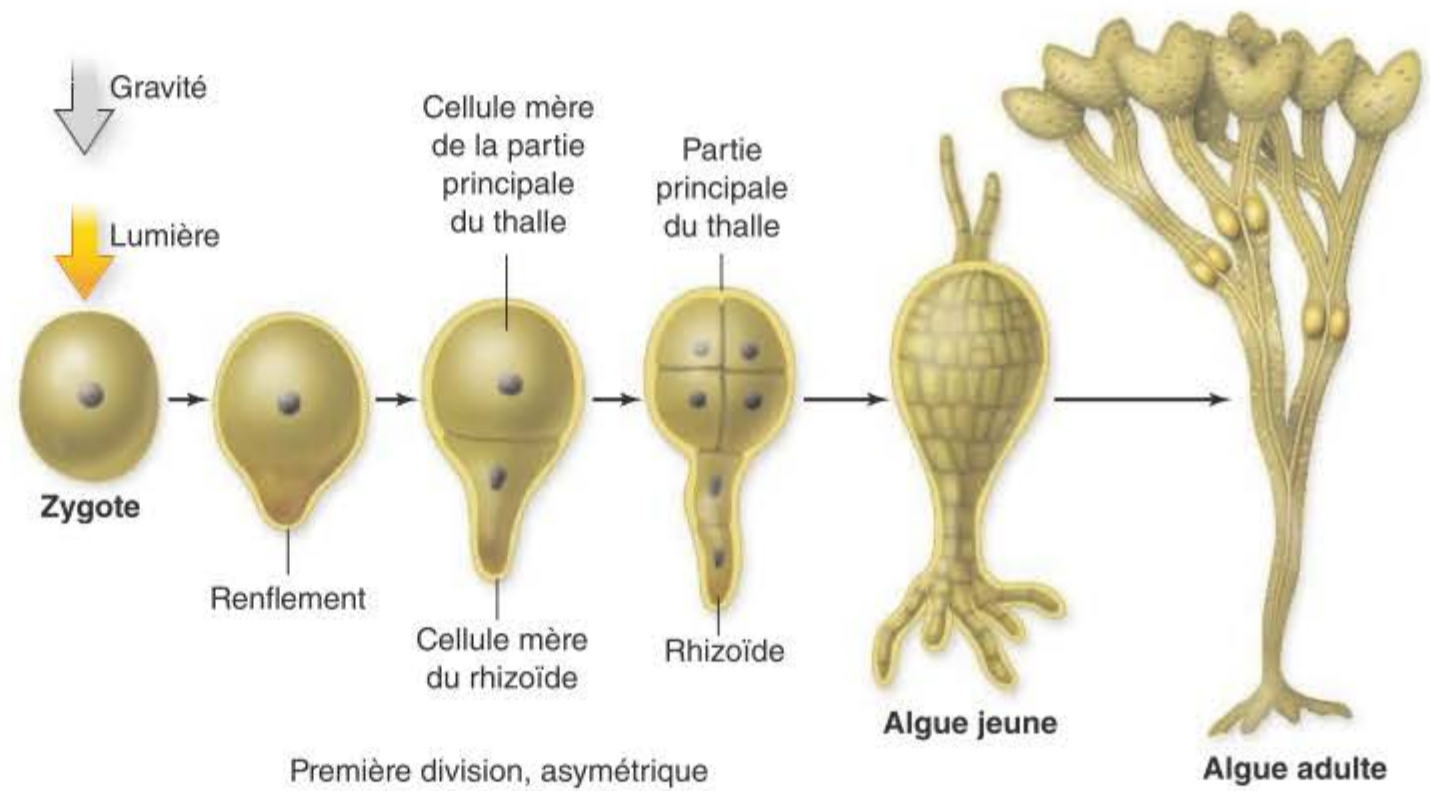


Figure 41.27 Division cellulaire

asymétrique du zygote de *Fucus*. Une répartition inégale de composants du zygote induit la formation d'un renflement à l'endroit où aura lieu la première division. Celle-ci donne naissance à une petite cellule qui, par divisions successives, produit le rhizoïde. Le rhizoïde fixe l'algue à son substrat tandis que la plus grande des deux cellules forme la partie principale du thalle. C'est le point de pénétration du gamète mâle qui détermine où se formera le rhizoïde, mais la lumière et la pesanteur peuvent interférer, assurant ainsi que le rhizoïde soit orienté vers le bas, de manière à ce qu'il puisse fixer l'algue brune à son substrat. Des courants régulés par le calcium créent un gradient interne de molécules chargées qui provoque un affaiblissement de la paroi cellulaire dans la région de formation du rhizoïde. Le sort des deux cellules résultant de la division est conservé «en mémoire» par des composants de la paroi.



Analyse de données Soit un embryon (sans son suspenseur) formé de 128 cellules. Si on admet que les cellules de l'embryon se divisent toutes à la même cadence, combien de divisions synchrones ont-elles eu lieu après la première division qui a établi l'embryon et le suspenseur ?

Formation de la racine et de la tige

La formation des méristèmes apicaux de la tige et de la racine est contrôlée indépendamment. La formation de la tige chez *Arabidopsis* requiert le gène *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*. Les plantes ne synthétisant pas la protéine STM sont incapables de produire une tige viable mais produisent une racine (figure 41.30).

Le gène *STM* code un facteur de transcription avec une homéoboîte et partage une origine commune avec les gènes *Hox*, importants dans l'établissement du plan de segmentation des animaux (voir chapitres 19 et 25). Les gènes végétaux de type *Hox* exercent cependant un rôle moindre dans la régulation du plan d'organisation de la plante que celui exercé par les gènes *Hox* des animaux. D'autres familles de gènes, qui codent différents facteurs de transcription, jouent également un rôle clé dans le plan d'organisation des plantes.

La formation des racines d'*Arabidopsis* requiert le gène *HOBBIT* (figure 41.31) ; les mutants *hobbit* forment des méristèmes de tiges mais pas de méristèmes de racines. L'orientation des divisions cellulaires des racines de mutants *hobbit* est incorrecte. Ces mutants accumulent un répresseur de gènes induits par l'auxine (une phytohormone). Sur base du phénotype du mutant, il apparaît que *HOBBIT* réprime la production du répresseur des gènes induits par l'auxine. En d'autres mots, la protéine *HOBBIT* permet à l'auxine d'induire l'expression d'un gène (ou de plusieurs gènes) nécessaire(s) à la réalisation de divisions cellulaires correctes pour la formation du méristème apical de racine. L'auxine fait partie d'une des huit classes d'hormones régulatrices du développement et du fonctionnement des plantes (voir chapitre 40).

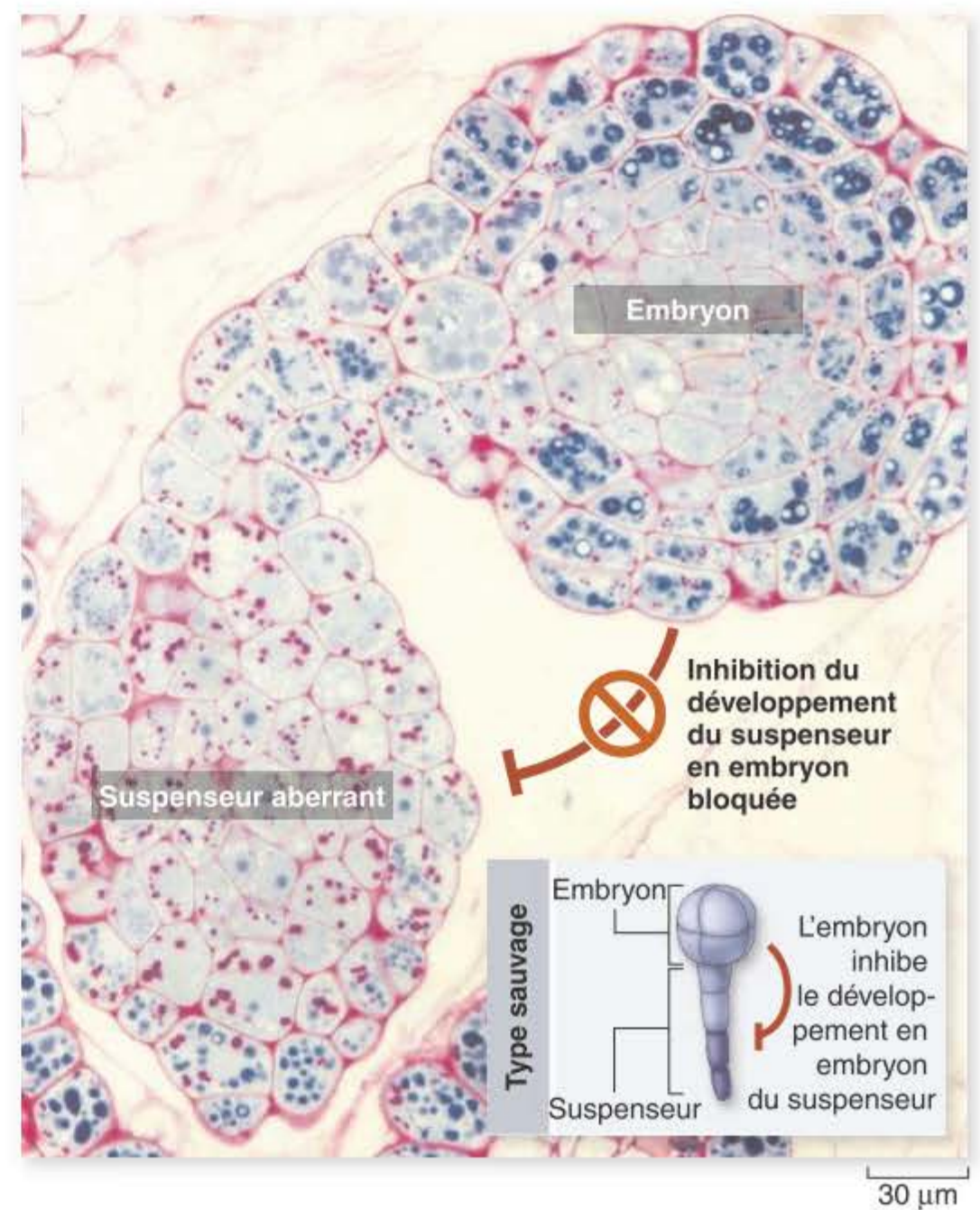


Figure 41.28 L'embryon empêche le développement du suspenseur en second embryon. Ce mutant *suspensor (sus)* d'*Arabidopsis* présente une déficience du développement embryonnaire. L'avortement de l'embryon est suivi par un développement du suspenseur en une structure semblable à celle d'un embryon. *SUS* est requis pour empêcher le développement en embryon des cellules du suspenseur.

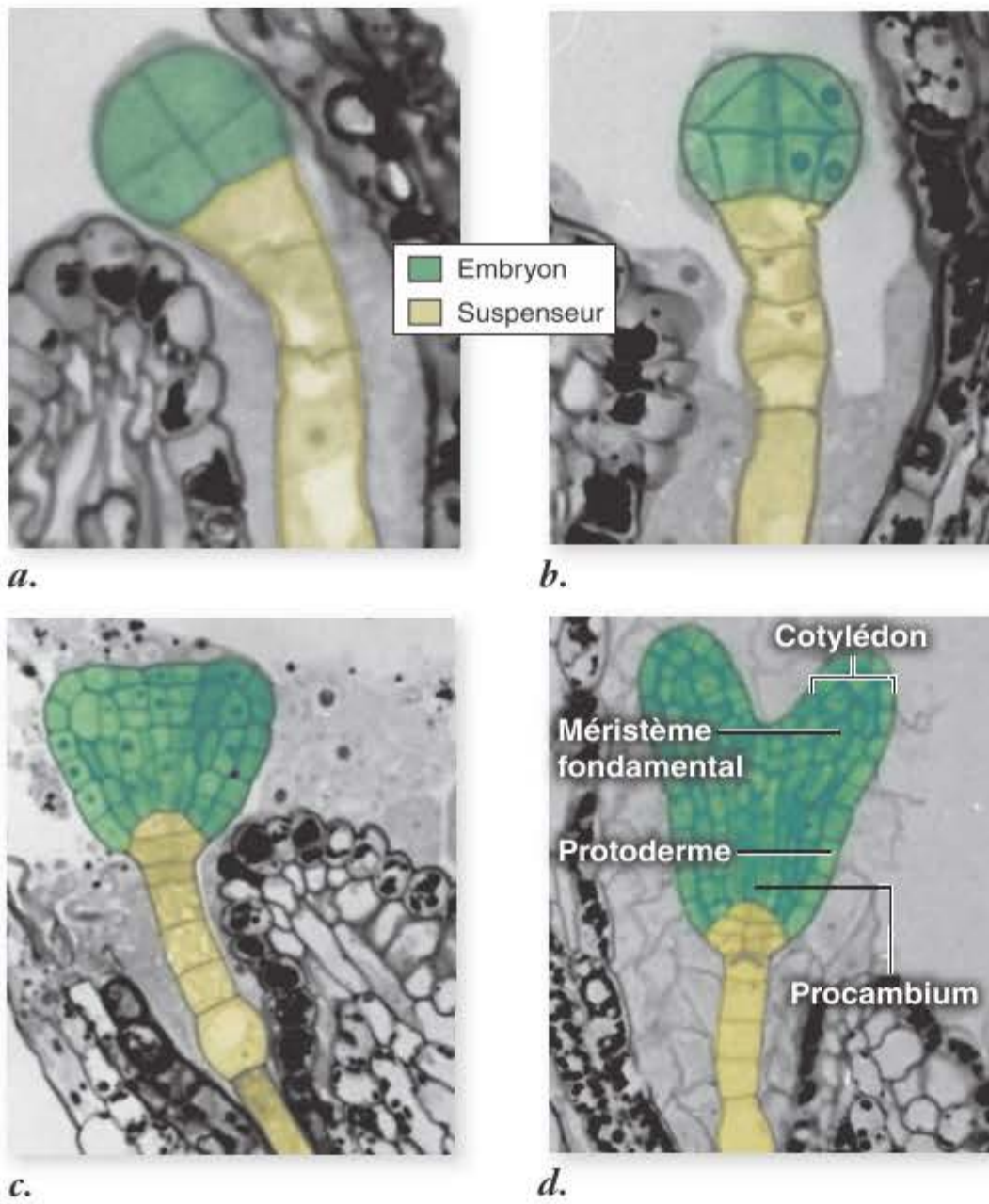


Figure 41.29 Premiers stades de développement d'*Arabidopsis thaliana*. *a.* Les premières mitoses ont produit l'embryon et le suspenseur. *b.* Stade globulaire, résultant de divisions le long des axes racine-tige et radial. La différenciation cellulaire, incluant l'établissement des méristèmes apicaux, a lieu à ce stade. *c, d.* Stade cordé. Les cotylédons sont dès lors visibles et les trois systèmes de tissus continuent à se différencier.

? **Question** Sur base de la figure 41.31e expliquer pourquoi ce mutant échoue à développer une racine.

Une des manières dont l'auxine induit l'expression de gènes est par activation d'un facteur de transcription. Le gène *MONOPTEROS* (*MP*) code un facteur de transcription induit par l'auxine (voir figure 41.31); comme *HOBBIT*, il est nécessaire à la formation de la racine mais pas à celle de la tige d'*Arabidopsis*. Activée, la protéine *MP* se fixe sur le promoteur d'un autre gène, menant à la transcription d'un ou de plusieurs gènes nécessaires à la formation du méristème apical de racine.

? **Question** Prédire le phénotype d'une plante dont le gène *MP* a muté, entraînant la synthèse d'une protéine qui n'est plus capable de se lier à son répresseur.

Formation d'un système constitué de trois tissus

Trois tissus de base, appelés *méristèmes primaires*, se différencient alors que l'embryon est au stade globulaire, composé d'un amas plus ou moins sphérique de cellules (voir figure 41.29). Aucun mouvement de cellules n'intervient dans le développement de l'embryon. Le *protoderme* comprend les cellules superficielles de l'embryon, qui formeront le *tissu de*

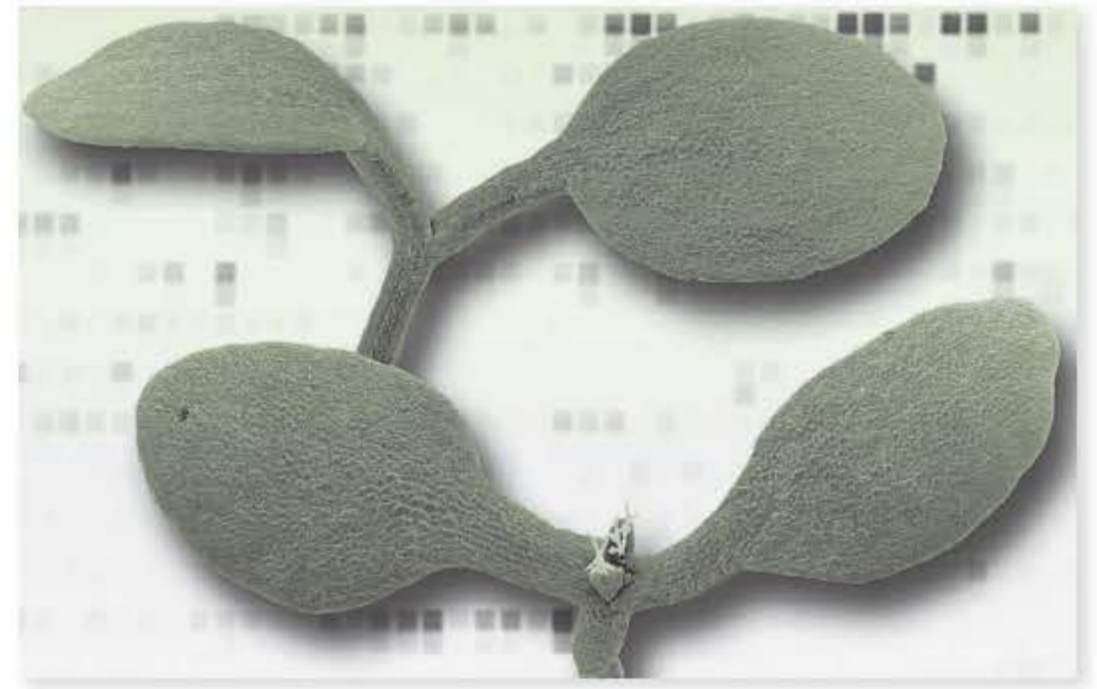


Figure 41.30 Le gène *SHOOTMERISTEMLESS* est nécessaire à la formation de la tige. Des gènes spécifiques déterminent la formation du méristème apical de la tige mais ne sont pas impliqués dans le développement de la racine. Le mutant *stm* d'*Arabidopsis* (photo du haut) possède un méristème de racine normal mais ne parvient pas à produire de méristème de tige entre ses deux cotylédons. Le type sauvage *STM* (photo du bas) permet la comparaison.

revêtement (voir chapitre 36). Le plan de division de ces cellules est presque toujours perpendiculaire à la surface de l'organe, ce qui assure la perpétuation d'une assise unique de cellules superficielles. Le tissu de revêtement protège la plante de la dessiccation et comprend les stomates qui, en s'ouvrant ou se fermant, contrôlent les échanges gazeux et les pertes d'eau.

Un méristème fondamental produit la majeure part de l'intérieur de l'embryon, qui est constitué de *tissus fondamentaux* impliqués dans le stockage d'eau et de nutriments.

Le *procambium* enfin, situé au centre de l'embryon, est destiné à former les *tissus conducteurs*, responsables des transports de l'eau, des nutriments et d'autres composés.

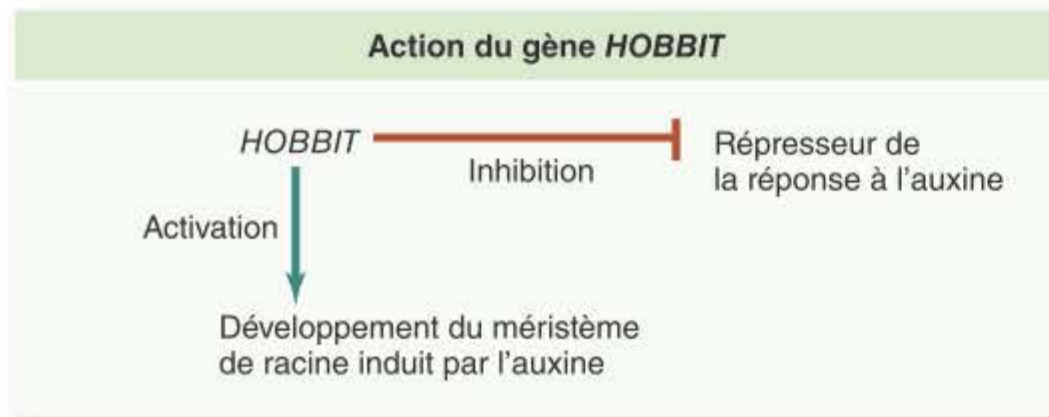
Après l'embryogenèse, lorsque les gènes spécifiques de l'embryon ne s'expriment plus, le sort des cellules est généralement plus limité. Le gène *LEAFY COTYLEDONS* d'*Arabidopsis* par exemple est actif durant le développement précoce et tardif de l'embryon et peut être responsable du maintien d'un environnement embryonnaire. En utilisant des techniques d'ADN recombinant (voir chapitre 17), il est possible d'exprimer ce gène plus tard au cours du développement; des embryons se forment alors sur les feuilles!

Morphogenèse

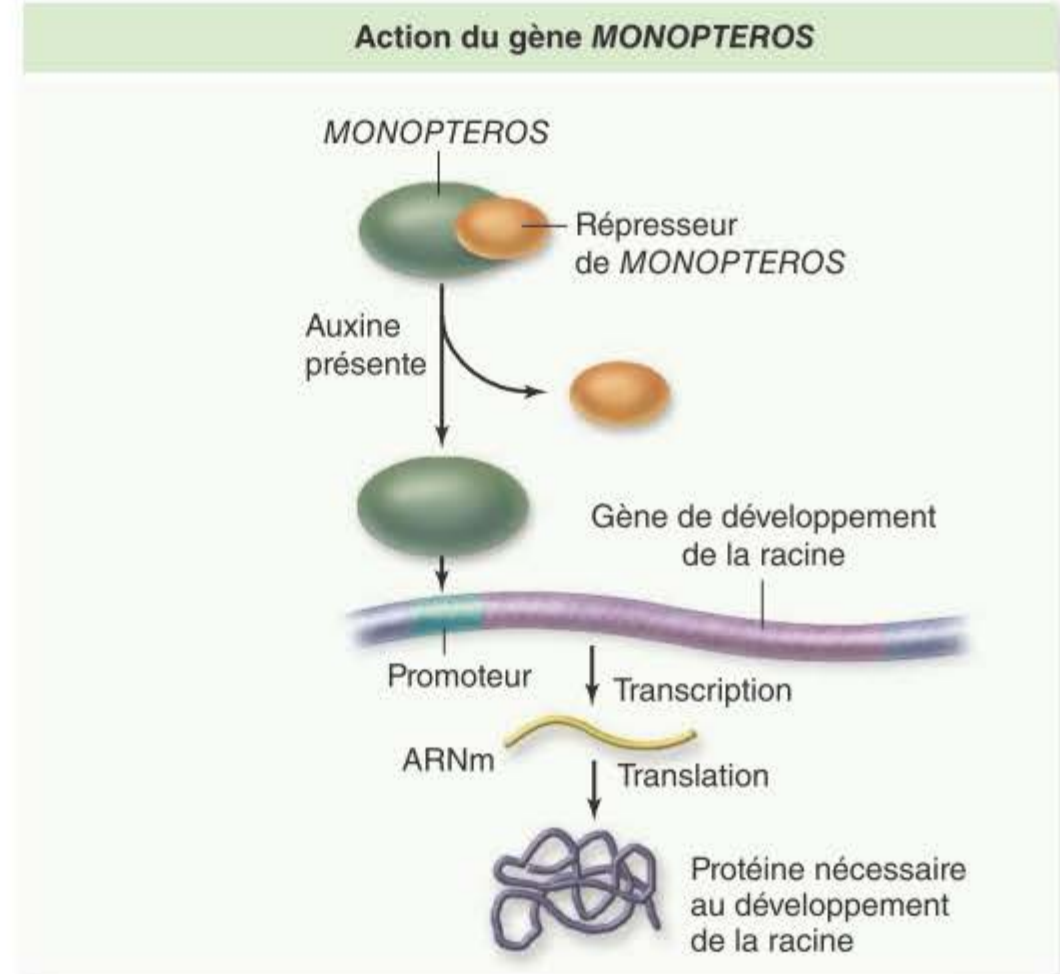
Chez les eudicotylées (comme *Arabidopsis thaliana* représenté à la figure 41.29 *c, d*) le stade globulaire donne naissance à un embryon cordé présentant deux protubérances; chez les monocotylées, le massif sphérique développe une seule protubérance. Ces protubérances sont des **cotylédons** («premières feuilles») produits par les cellules embryonnaires et non par le méristème apical de la tige qui commence à se former au cours du stade globulaire. Ce processus, appelé morphogenèse, résulte de changements dans les plans et la vitesse des divisions cellulaires. La forme d'une plante est en grande partie déterminée par les plans de division de ses cellules. Elle est aussi contrôlée par des variations ultérieures de forme des cellules lors de leur expansion osmotique (figure 41.32). Les microtubules et l'actine jouent un rôle dans l'établis-

Figure 41.31 Contrôle génétique du développement embryonnaire de la racine d'*Arabidopsis*.

a. *HOBBIT* inhibe la répression de la réponse à l'auxine, permettant ainsi le développement racinaire induit par l'auxine. b. *MONOPTEROS* ne peut agir comme facteur de transcription lorsqu'il est lié à un répresseur. L'auxine libère le répresseur de *MONOPTEROS*, qui active alors la transcription d'un gène de développement de la racine. c. Une plantule sauvage dépend de gènes induits par l'auxine pour initier une racine normale durant l'embryogenèse. d. La plantule *hobbit* est tronquée parce que des divisions cellulaires anormales empêchent la formation d'un méristème de racine. e. La plantule *monopteros* est également incapable de développer une racine.



a.



b.



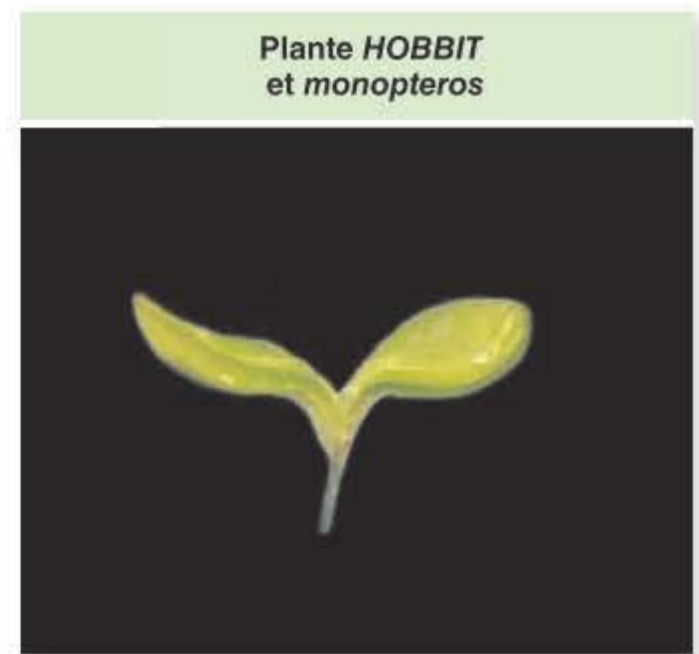
c.

1000 μm



d.

1000 μm



e.

5000 μm

sement de la position de la plaque cellulaire, qui détermine l'orientation de la division. Des hormones végétales et d'autres facteurs influencent l'orientation des faisceaux de microtubules sur la face interne de la membrane plasmique. Ces microtubules guident le dépôt de cellulose lors de la formation de la paroi à la surface externe des nouvelles cellules (voir figure 36.2). Ce processus détermine la forme finale de la cellule. Considérons par exemple une cellule cubique dont les fibres celluloseuses sont disposées comme illustré à la figure 41.32 b ; l'expansion et la croissance de cette cellule se réaliseront dans la direction perpendiculaire à l'orientation de la cellulose.

L'étude de mutants qui ne peuvent pas contrôler le plan de division ou la direction de l'expansion de leurs cellules permet de mieux comprendre le processus de morphogenèse au niveau de la biologie cellulaire. L'absence de développement du méristème apical de racine chez les mutants *hobbit* en est un exemple. Au début de la différenciation du procambium dans la racine, le gène *WOODEN LEG* (*WOL*) contrôle

une division cellulaire critique, parallèle à l'épiderme. Sans cette division, l'anneau de cellules donnant naissance au phloème ne se forme pas ; seul le xylème apparaît (figure 41.33).

Au début du développement embryonnaire, la plupart des cellules sont capables de donner naissance à une grande variété de cellules et d'organes, entre autres des feuilles. Ultérieurement, les cellules à potentiel multiple se limitent essentiellement aux régions méristématiques. Plusieurs méristèmes sont établis avant la fin de l'embryogenèse et l'entrée en dormance de la graine. Après la germination, les méristèmes apicaux ajoutent de nouvelles cellules aux apex en croissance de la tige et de la racine. Les cellules des méristèmes apicaux du maïs en pleine croissance par exemple se divisent toutes les 12 heures, produisant un demi-million de cellules par plante et par jour. Certaines plantes possèdent de plus des méristèmes latéraux, responsables de l'augmentation du diamètre de leurs tiges et racines. Des méristèmes intercalaires enfin permettent l'élongation des tiges de graminées.

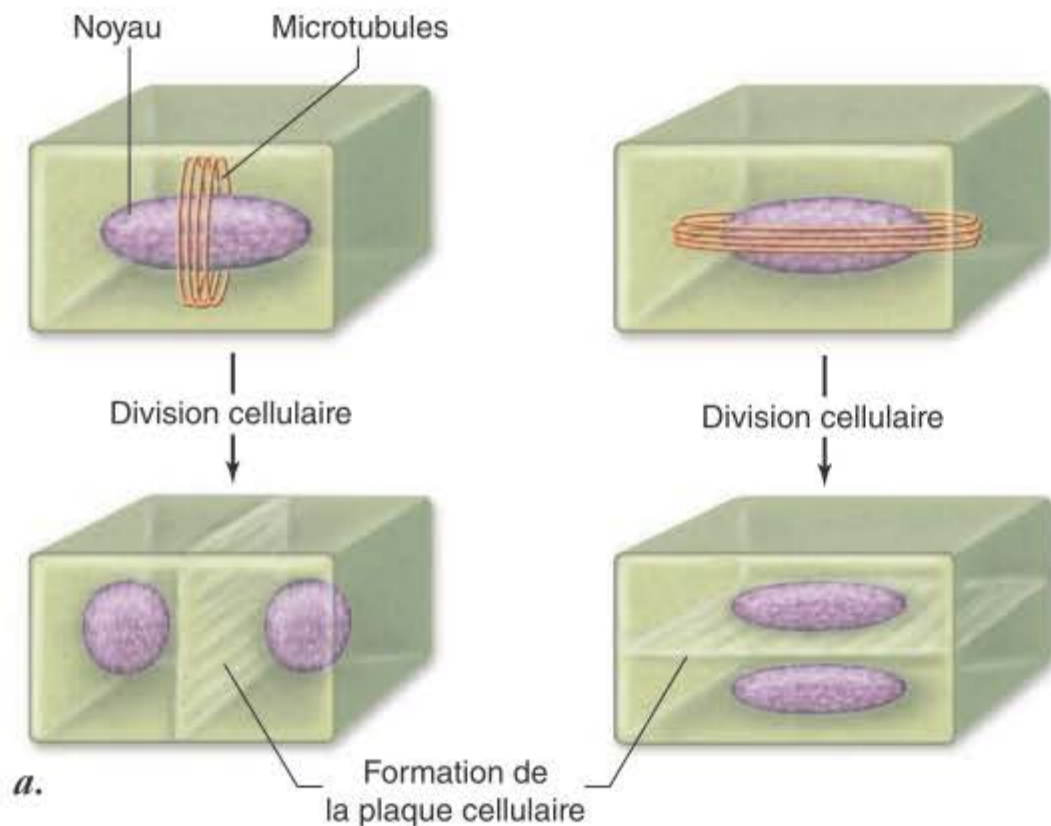
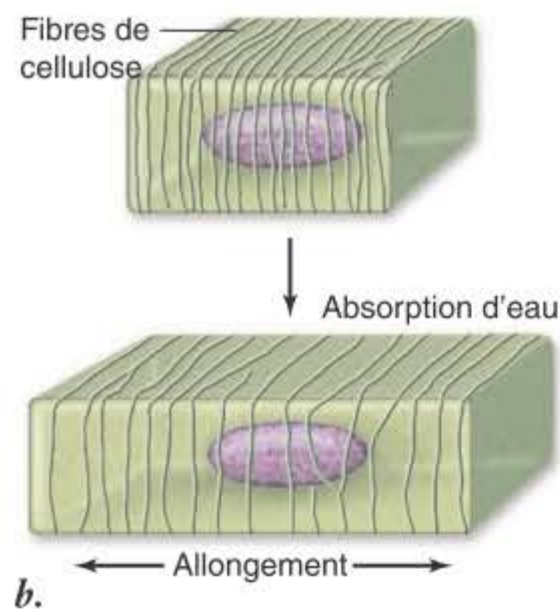


Figure 41.32 Division et expansion cellulaires.

a. L'orientation de microtubules détermine celle de la formation de la plaque cellulaire et donc celle de la nouvelle paroi. *b.* Lorsque les cellules gonflent par absorption d'eau, elles s'allongent dans la direction perpendiculaire à l'orientation de la cellulose, la moins résistante à l'expansion.



La production de réserves nutritives au cours de l'embryogenèse

Chez les angiospermes trois événements essentiels se produisent au cours du développement de l'embryon : (1) la production de réserves nutritives, (2) la différenciation d'un spermoderme et (3) le développement du fruit entourant la graine. Les réserves seront utilisées par l'embryon lors de la germination, jusqu'à ce que l'activité photosynthétique soit réactivée. C'est la double fécondation qui donne naissance à l'albumen (on a vu au chapitre 30 que, chez les gymnospermes, c'est au contraire le gamétophyte femelle qui fournit la réserve nutritive). Le spermoderme est formé par les assises cellulaires externes de l'ovule (du sporophyte parental) ; ces assises se différencient en une enveloppe protectrice de l'embryon, dure. La graine entre alors dans une phase de dormance, signe de la fin de l'embryogenèse. Le fruit se développe à partir du carpelle entourant l'ovule. On se penchera dans un premier temps sur les matières de réserve ; le développement et la germination de la graine ainsi que le développement du fruit seront décrits dans la section 41.6.

L'embryogenèse s'accompagne de la production d'amidon, de lipides et de protéines. Les protéines de réserve des graines sont si abondantes que les gènes qui les codent furent les premières cibles de clonage

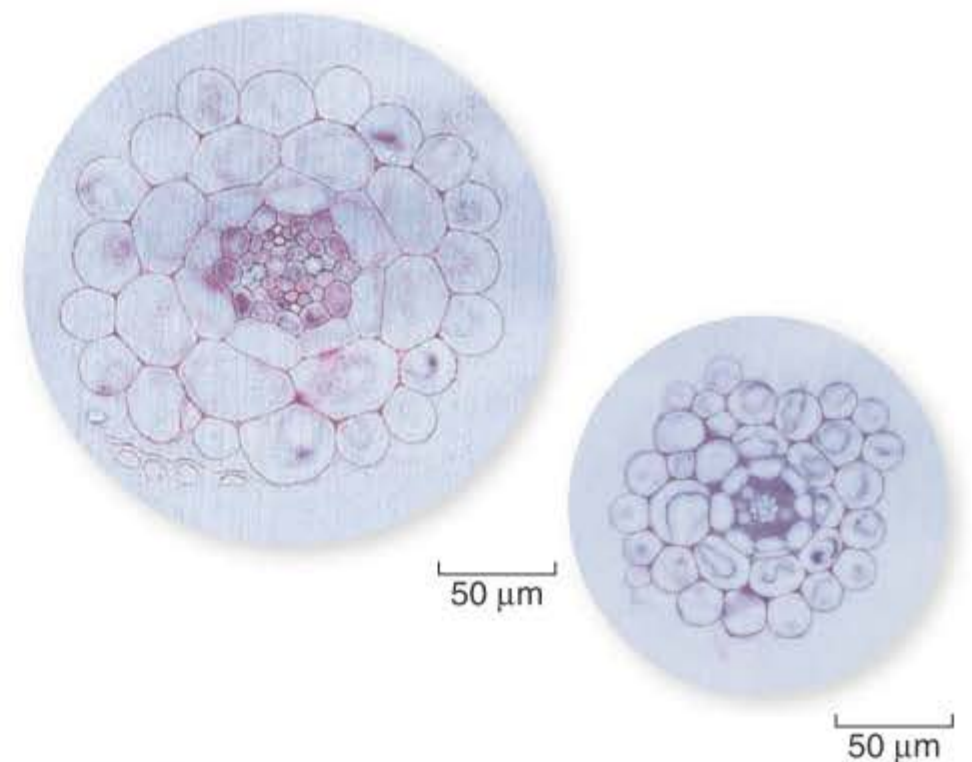


Figure 41.33 Le gène *WOODEN LEG* est nécessaire au développement du phloème d'*Arabidopsis*. Le tissu conducteur du mutant *wol* (à droite) est réduit au xylème.

pour les biologistes moléculaires. La fourniture de ressources nutritives fait partie des tendances évolutives à l'amélioration de la survie de l'embryon.

Chez les angiospermes, le sporophyte transfère des nutriments à l'embryon via le suspenseur (chez les gymnospermes, le suspenseur ne sert qu'à pousser l'embryon contre la source nutritive du gamétophyte). Ceci se déroule en même temps que le développement de l'albumen (propre aux angiospermes, bien qu'une double fécondation ait été observée chez le gymnosperme *Ephedra*) ; la production d'albumen peut être plus ou moins importante.

Dans la noix de coco l'albumen est liquide, c'est le « lait ». Dans le maïs, il est solide ; c'est lui qui se dilate sous l'action de la chaleur en formant la partie comestible du pop-corn. Dans les pois et les haricots, les réserves de l'albumen sont transférées dans les cotylédons, qui deviennent charnus, au cours du développement de l'embryon (figure 41.34).

La machinerie photosynthétique est produite en réponse à la lumière. Il est donc essentiel que les graines aient accumulé des nutriments pour assurer la germination jusqu'au moment où le sporophyte en croissance pourra commencer à photosynthétiser. Une graine enterrée trop profondément consommera toutes ses réserves avant d'atteindre la surface et la lumière.

Synthèse 41.5

L'axe racine-tige et l'axe radial apparaissent au cours de l'embryogenèse. Les trois tissus produits dans l'embryon sont le protoderme, le méristème fondamental et le procambium, qui donneront naissance aux trois types de tissus adultes. Lors de la formation de l'embryon, l'albumen, une réserve de nutriments destinés à l'embryon, est mis en place ; le spermoderme se différencie à partir des tissus de l'ovule et le fruit se développe à partir du carpelle.

- En quoi les tissus nutritifs des graines de gymnospermes et d'angiospermes diffèrent-ils ?

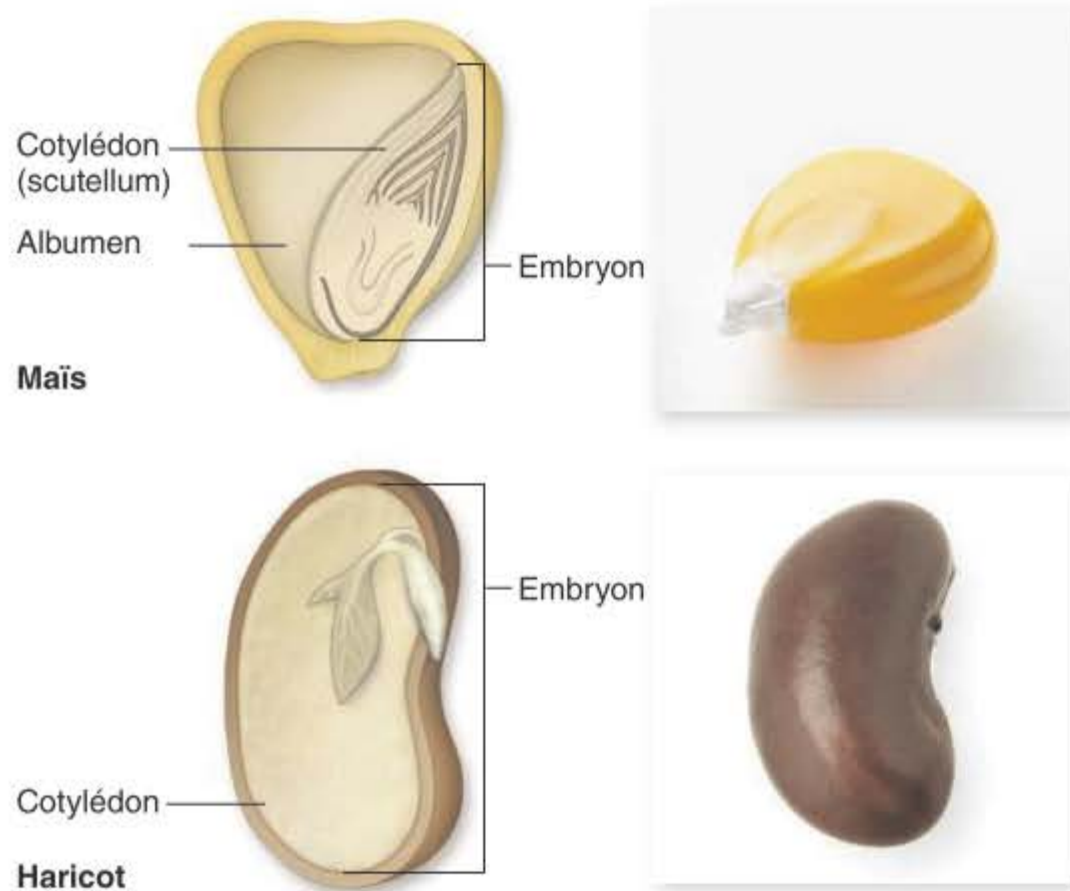


Figure 41.34 L'albumen du maïs et du haricot. L'albumen du grain de maïs persiste à maturité, contrairement à celui du haricot. Ce sont les cotylédons de l'embryon du haricot qui prennent en charge le stockage de nutriments.

41.6 La germination

Objectifs

1. Décrire les étapes de la germination
2. Comparer la sortie du sol des tiges de haricot (une eudicotylée) et de maïs (une monocotylée)

Lorsque les conditions sont satisfaisantes, l'embryon quitte son état de dessiccation antérieur, utilise ses réserves et reprend sa croissance. Bien que la **germination** soit un processus réalisé en plusieurs étapes, elle est souvent définie comme l'émergence de la **radicule** (première racine) à travers le spermoderme.

La germination est déclenchée par des signaux externes

La germination débute lorsque la graine s'imbibe d'eau et que son métabolisme reprend. La quantité d'eau qu'une graine peut absorber est phénoménale et la pression osmotique ainsi générée crée une force suffisante pour briser le spermoderme. Il est important alors que l'embryon dispose de dioxygène car les plantes, de même que les animaux, ont besoin de ce gaz pour leur respiration cellulaire. Seules quelques plantes produisent des graines capables de germer sous l'eau ; c'est le cas par exemple du riz, qui a développé une tolérance aux conditions anaérobies.

Même si une graine dormante s'est complètement imbibée, est capable de respirer, de synthétiser des protéines et de l'ARN et apparem-

ment de réaliser un métabolisme normal, il peut se faire qu'elle soit incapable de germer en l'absence d'un signal additionnel en provenance du milieu extérieur. Ce signal peut consister en une lumière de longueur d'onde et d'intensité définies, d'une période de journées froides, ou plus simplement d'une période pendant laquelle elle est soumise à des températures favorables à la germination. Les graines de nombreuses plantes ne germeront que si elles ont été **stratifiées** au froid, c'est-à-dire maintenues à basses températures et en milieu humide pendant des périodes prolongées. Ce phénomène empêche les graines de plantes de régions froides de germer avant la fin de l'hiver, ce qui évite aux jeunes plantules d'être exposées à des conditions hivernales rudes.

La germination peut s'effectuer dans une large gamme de températures (5 à 30 °C), mais certaines espèces se caractérisent par une gamme étroite de températures optimales. Certaines graines ne germent pas même lorsque les conditions sont optimales. Dans certaines espèces, une fraction significative des graines formées durant une saison restent à l'état dormant pour des durées indéterminées variables, répartissant ainsi dans le temps les risques d'échec de germination ; ces lots de graines dormantes dans un sol donné peuvent y être considérés comme une **banque de semences**.

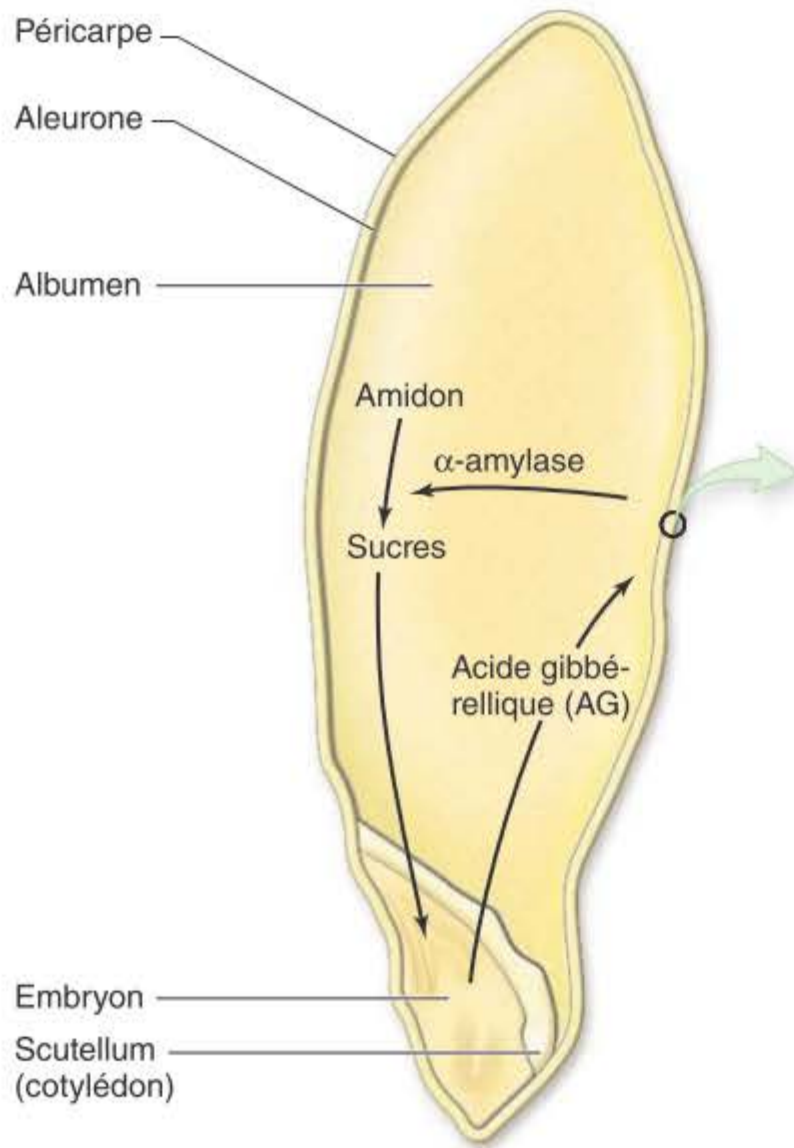
Les réserves nutritives servent à la croissance de la plantule

La germination a lieu lorsque toutes les exigences, internes et externes, sont rencontrées. La germination et la première croissance de la plantule requièrent l'utilisation des réserves métaboliques emmagasinées dans les **amyloplastes** (plastides incolores qui stockent de l'amidon) et dans les grains d'aleurone. Certaines graines contiennent d'importantes réserves nutritives sous forme de triglycérides ; ceux-ci sont digérés au cours de la germination, produisant du glycérol et des acides gras fournisseurs d'énergie via la respiration cellulaire ; ils peuvent également être convertis en glucose. Selon le type de plante, ces réserves avaient été stockées dans les cotylédons de l'embryon ou dans l'albumen.

Dans les grains de céréales, l'unique cotylédon est transformé en une structure relativement massive appelée **scutellum** (figure 41.35). Au moment de la germination, les abondantes réserves nutritives contenues dans le scutellum sont utilisées avant celles de l'albumen. Plus tard, tandis que la plantule commence à être bien développée, le scutellum servira à faire transiter les réserves de l'albumen jusque dans le reste de l'embryon. Ceci constitue un des meilleurs exemples des mécanismes de régulation du développement des plantes par des hormones (voir figure 41.35). L'embryon synthétise de l'acide gibbérellique, une hormone, qui induit la couche de cellules recouvrant l'albumen, appelée **aleurone**, à produire de l' α -amylase. Cette enzyme est responsable de l'hydrolyse de l'amidon (principalement sous forme d'amylose) de l'albumen ; les sucres résultant de l'hydrolyse sont alors transférés à l'embryon via le scutellum. L'acide abscissique, une autre hormone végétale, importante dans l'induction de la dormance, peut inhiber l'hydrolyse de l'amidon. La concentration de la graine en acide abscissique peut diminuer quand la graine absorbe de l'eau (l'action des phytohormones a fait l'objet du chapitre 40).

Orientation de la plantule et début de la photosynthèse

Lorsque le jeune sporophyte s'extrait du spermoderme, il oriente sa racine et sa tige respectivement vers le centre de la terre et vers le ciel.



1. L'acide gibbérellique (AG) se fixe sur des récepteurs de la membrane plasmique des cellules de la couche d'aleurone. Cette fixation déclenche une séquence de transduction du signal.

2. La séquence de transduction du signal induit la transcription d'un gène nucléaire *Myb* dans le noyau et la traduction, dans le cytoplasme, de l'ARN correspondant en protéine Myb.

3. La protéine Myb entre dans le noyau, où elle active le promoteur du gène de l' α -amylase, ce qui entraîne la production et la libération d' α -amylase.

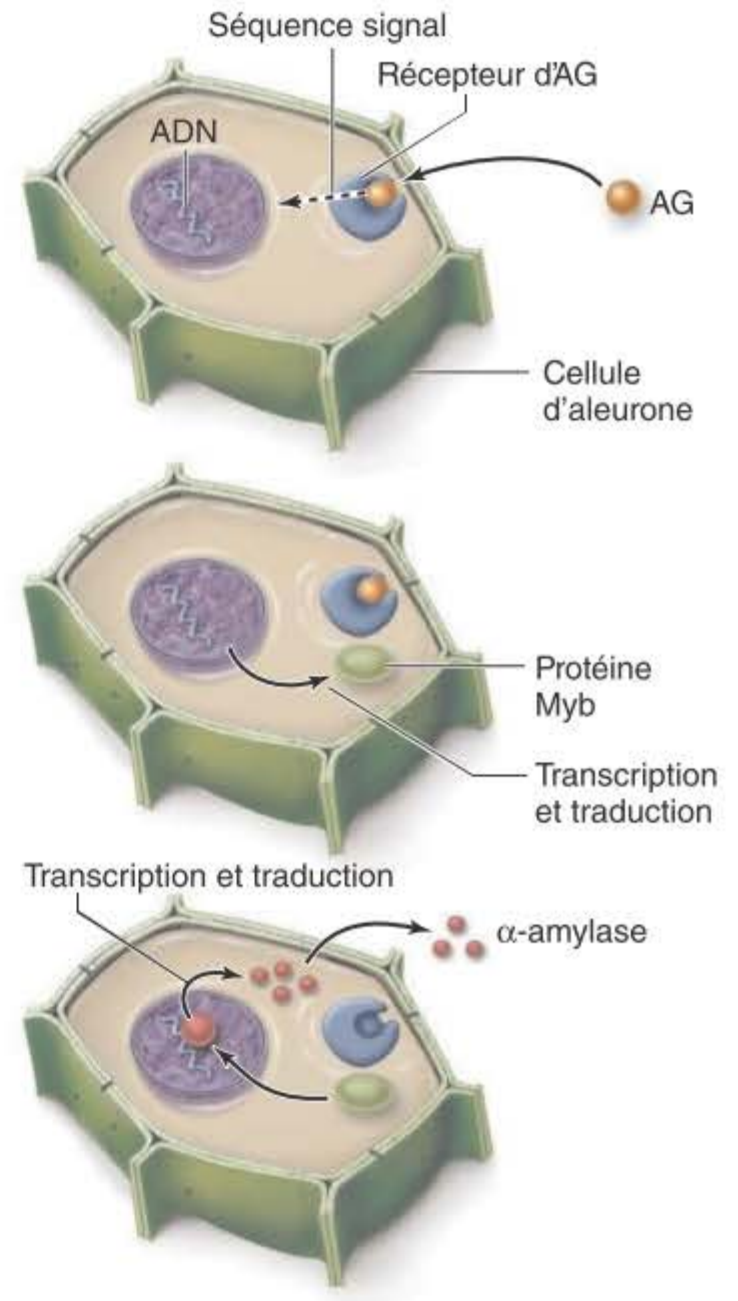


Figure 41.35 Régulation hormonale de la germination.

Les méristèmes apicaux, fragiles, sont protégés. La tige feuillée commence à photosynthétiser et la phase de croissance et de développement post-embryonnaires débute. La figure 41.36 illustre la germination de la graine et le premier développement de la plantule d'une eudicotylée et d'une monocotylée.

Les apex de la racicule et de la tigelle des monocotylées sont recouverts de tissus protecteurs spécifiques, dénommés respectivement *coléorbize* et *coléoptile*. Il existe d'autres stratégies pour protéger les apex. L'une d'elles consiste à conférer une courbure au sommet de la tigelle émergente, avec pour résultat que ce sont les cellules épidermiques de la zone courbée de la tigelle, moins fragiles que celles de l'apex, qui se fraient un passage vers l'air libre.

L'émergence de la racicule et de la tigelle de la graine lors de la germination varie fortement selon les espèces. Chez la plupart des plantes, la racine émerge et ancre la plantule dans le sol avant que la tige apparaisse (voir figure 41.36). Chez des plantes comme le pois et le maïs, les cotylédons sont maintenus sous terre ; chez d'autres plantes (haricots, radis, oignons...), ils s'étalent à l'air libre. Certains cotylédons deviennent verts et contribuent activement à nourrir la plantule, d'autres flétrissent rapidement. La période située entre la germination et l'établissement de la jeune plante est très critique pour la survie de la plante : les plantules sont particulièrement sensibles à la maladie, aux attaques d'insectes et à la sécheresse ainsi qu'à la composition du sol et au pH durant cette période (figure 41.37).

Synthèse 41.6

Lors de la germination, la graine et l'embryon s'imbibent d'eau, accroissent leur respiration et synthétisent des protéines et de l'ARN. Les réserves métaboliques des graines comportent principalement de l'amidon et des triglycérides. Lors de la germination, les cotylédons et le spermodermes de certaines plantes sont poussés hors du sol et les cotylédons commencent à photosynthétiser ; les cotylédons et le spermodermes d'autres espèces restent sous terre.

- *Quel pourrait être l'avantage pour une plante de maintenir ses graines dans le sol pendant leur premier développement ?*

41.7 Reproduction asexuée

Objectifs

1. Définir l'apomixie
2. Décrire des exemples de parties de plantes impliquées dans la reproduction végétative
3. Exposer les étapes de la régénération de plantes à partir de protoplastes

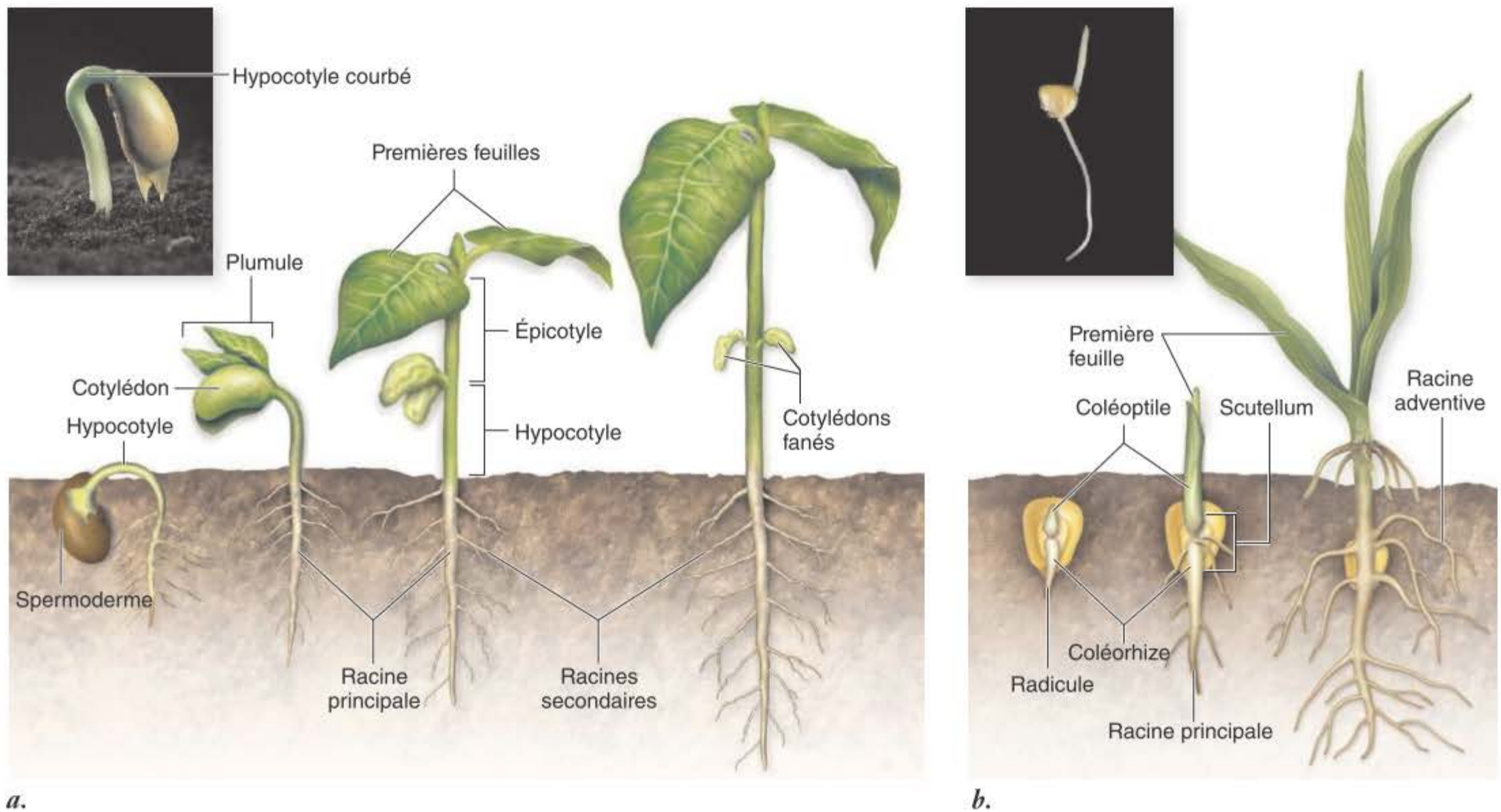


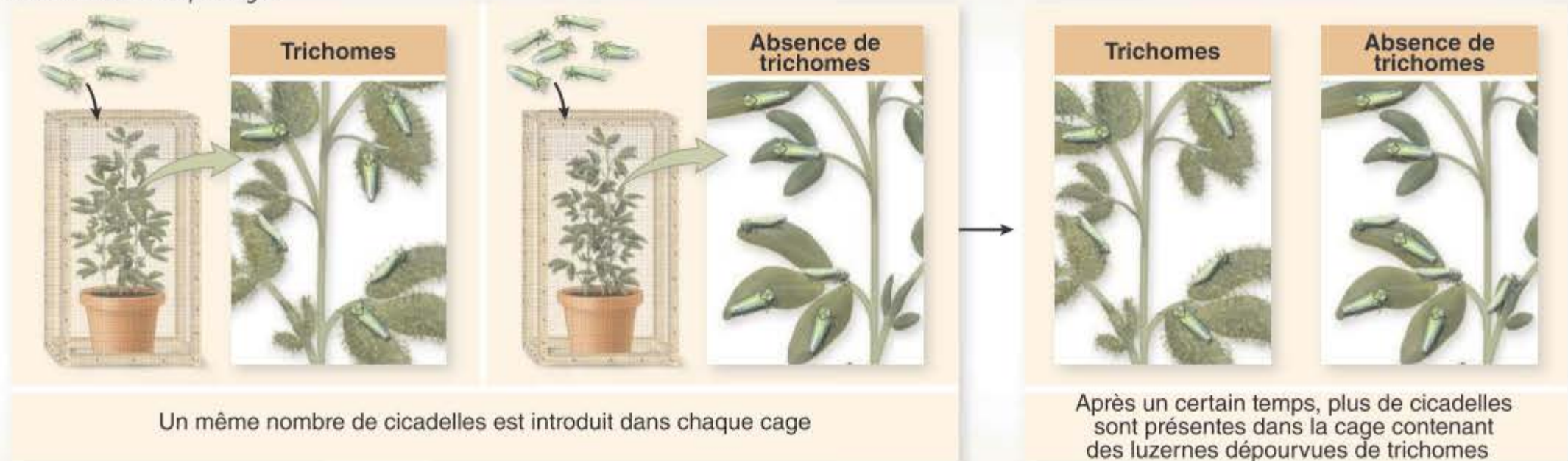
Figure 41.36 Germination. Les stades illustrés concernent (a) une eudicotylée, le haricot commun (*Phaseolus vulgaris*) et (b) une monocotylée, le maïs (*Zea mays*). Noter que la courbure de l'hypocotyle (axe situé sous les cotylédons) protège l'apex fragile de la tige du haricot au moment où il traverse le sol. La radicule de maïs est protégée par un manchon protecteur de cellules, la coléorhize, en plus de la coiffe, présente aussi bien chez le haricot que chez le maïs. Un manchon de cellules protectrices, le coléoptile, protège l'apex de tige du maïs, jouant un rôle similaire à celui de la courbure de l'hypocotyle du haricot.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse : des trichomes glanduleux de luzerne empêchent des cicadelles de se nourrir et de se reproduire sur ces plantes.

Prédiction : le taux de survie et de reproduction de cicadelles est plus faible sur des plantes à trichomes glanduleux que sur celles qui en sont dépourvues.

Expérience : placer une variété de luzerne productrice de trichomes glanduleux dans une cage ; dans une autre cage, placer des plantes de la même variété mais dont on a ôté les trichomes. Introduire un même nombre de cicadelles dans chaque cage. Après un certain temps compter le nombre de cicadelles vivantes dans chaque cage.



Résultat : le nombre de survivants est plus faible dans la cage contenant des luzernes à trichomes.

Conclusion : l'hypothèse est soutenue : la survie et la reproduction des cicadelles est plus faible sur les plantes portant des trichomes que sur celles qui en sont dépourvues.

Expériences complémentaires : concevoir une expérience tendant à déterminer si c'est la présence de trichomes en général ou celle de trichomes glanduleux qui défavorise les cicadelles.

Figure 41.37 Des trichomes glanduleux protègent de certains insectes.

Si l'autopollinisation réduit la variabilité génétique, la reproduction asexuée, elle, produit des individus génétiquement identiques puisqu'ils résultent exclusivement de divisions mitotiques. En absence de méiose, ces individus hautement adaptés persistent dans un environnement relativement stable, comme c'est le cas pour des individus issus d'autopollinisation. En cas de changements importants des conditions du milieu, la sélection naturelle ne pourra compter que sur une diversité limitée de la population, et les chances de survie de l'espèce seront plus faibles.

La reproduction asexuée est utilisée en agriculture et en horticulture en vue de propager des plantes dont les caractères recherchés risqueraient d'être altérés par la reproduction sexuée, même par l'autopollinisation. La plupart des rosiers et des pommes de terre par exemple sont multipliés par voie asexuée.

L'apomixie est une reproduction asexuée basée sur le développement direct d'embryons diploïdes

Chez certaines plantes, parmi lesquelles des citronniers, les pissenlits et des graminées comme le pâturin, les embryons situés dans les graines peuvent être produits de manière asexuée à partir de cellules, diploïdes, de l'ovule de la plante mère. Ce type de reproduction asexuée est appelé apomixie. Les individus issus de telles graines sont génétiquement identiques à leur parent.

Tout en étant des clones, ces plantes bénéficient de l'avantage d'être disséminées par leurs graines, une adaptation habituellement liée à la reproduction sexuée. La reproduction asexuée est particulièrement fréquente chez les plantes vivant dans des environnements rudes ou marginaux, où il y a peu de marge pour des individus variants ; c'est ainsi que la proportion de plantes à reproduction asexuée est plus élevée dans les régions arctiques que dans les régions tempérées.

La reproduction asexuée végétative donne naissance à de nouvelles plantes à partir de tissus non reproducteurs

Dans une forme très commune de reproduction asexuée, appelée **reproduction végétative**, de nouvelles plantes sont simplement clonées à partir de fragments d'une plante adulte (figure 41.38). Il existe plusieurs types très différents de reproduction végétative.

Stolons. Certaines plantes se reproduisent à l'aide de stolons, des tiges minces, allongées, croissant à la surface du sol. Chez le fraisier par exemple, des racines adventives sont produites tous les deux nœuds ; l'apex du stolon se redresse et forme une nouvelle plante qui, à son tour, développera un stolon.

Rhizomes. Les *rhizomes*, tiges horizontales souterraines, sont également des structures reproductrices importantes, en particulier chez les graminées et les laïches. Les rhizomes envahissent les régions entourant la plante parentale et peuvent produire un nouvel individu à chacun de leurs nœuds. De nombreuses adventives doivent leur nocivité à ce mode de reproduction, et de nombreuses plantes ornementales, les iris par exemple, sont propagés presque exclusivement par des rhizomes. Le rhizome de pomme de terre (*Solanum* sp.) accumule des réserves à son apex, qui devient ainsi un tubercule ; la propagation des pommes de terre se fait le plus souvent à



Figure 41.38 Reproduction végétative. Des petites plantes naissent entre les dents des feuilles de *Kalanchoë daigremontiana*. Ces plantules se détachent, tombent sur le sol où elles se développent en une nouvelle plante ; il s'agit d'une reproduction végétative particulière.

l'aide de fragments de tubercules possédant un "œil" au moins, c'est-à-dire un bourgeon axillaire.

Cormes et bulbes sont des tiges souterraines verticales et trapues, spécialisées dans le stockage de réserves et la reproduction ; dans les cormes (par exemple le crocus), c'est l'axe de la tige qui contient les réserves et est épaissie, dans les bulbes (par exemple l'ognon) ce sont les feuilles.

Dragons. Certaines plantes (cerisier, pommier, framboisier, mûrier...) produisent des bourgeons, appelés *dragons*, sur leurs racines ; les dragons peuvent développer de nouvelles plantes. Si une racine de pissenlit se casse, ce qui peut se produire quand on essaye de l'arracher, chacun des fragments de racine peut donner naissance à une nouvelle plante.

Plantules adventives. Chez quelques espèces de plantes, les feuilles servent à la reproduction. La plante d'appartement *Kalanchoë daigremontiana* (figure 41.38) en est un exemple familier. Elle produit de nombreuses plantules à partir de tissus méristématiques situés entre chaque dent des feuilles. L'espèce se reproduit ordinairement à partir de ces plantules qui, lorsqu'elles sont mûres, tombent sur le sol où elles prennent racine.

Les plantes peuvent être clonées en laboratoire à partir de cellules isolées

Une forme de reproduction asexuée consiste dans le clonage de plantes à partir de cellules ou de tissus isolés, cultivés sur milieux nutritifs additionnés d'hormones de croissance. Des tissus de feuilles, de tiges ou de racines cultivés de cette manière ont une capacité d'organogenèse aboutissant à la production de racines et de tiges. Dans certains cas, il est possible d'obtenir une plante complète au départ d'une cellule unique.

Des cellules individuelles sont isolées de tissus, par traitement avec des enzymes dégradant les parois cellulaires ; le résultat de ce traitement est l'obtention de *protoplastes*, cellules délimitées par leurs

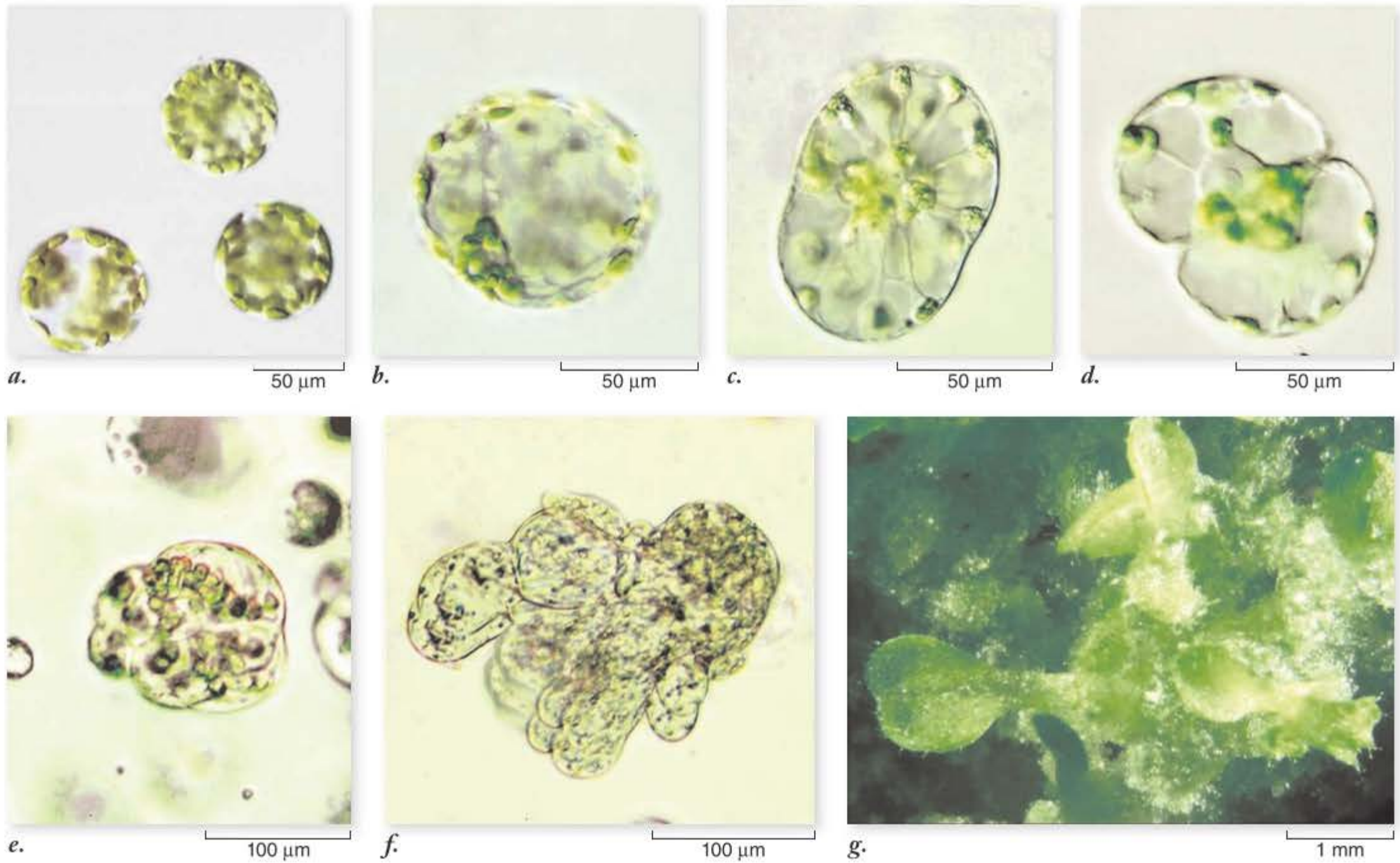


Figure 41.39 Régénération à partir de protoplastes. Les principales étapes de régénération de plantules à partir de protoplastes de tabac (*Nicotiana tabacum*), en passant par une colonie de cellules et un cal. *a.* Protoplastes fraîchement isolés de feuille de tabac. *b.* Formation d'une paroi cellulaire (jour 2). *c.* Préparation de la première division cellulaire (jour 2 à 3). *d.* Poursuite de la première division cellulaire (jour 2 à 3). *e.* Formation d'une microcolonie (jour 7). *f.* Colonie d'environ 50 cellules (jour 9). *g.* Régénération d'une tige (jour 20). L'enracinement de la tige donnera naissance à une plante entière.

membranes plasmiques. La capacité de développement des cellules végétales est supérieure à celle de la plupart des cellules de vertébrés : nombre de types cellulaires de plantes (mais pas tous) conservent la capacité de générer des organes ou une plante complète en culture. Ceci est à comparer au nombre limité de cellules souches chez les vertébrés adultes et aux difficultés de clonage discutées au chapitre 19.

Mis en culture, les protoplastes régénèrent une paroi ; des divisions cellulaires s'ensuivent, formant un *cal*, amas de cellules indifférenciées (figure 41.39). Des plantes entières peuvent ensuite se développer à partir de ces cals, soit en passant par un stade embryonnaire, soit par formation directe de tiges et de racines.

La culture de tissus se prête à de nombreuses applications agronomiques et horticoles. Les méristèmes de fraisiers et de canne à sucre sont généralement dépourvus de virus, même si la plante qui les porte est contaminée ; la culture de ces méristèmes permet d'obtenir des plants dépourvus de virus. Comme dans les autres types de reproduction asexuée, les individus produits sont génétiquement identiques.

Synthèse 41.7

L'apomixie produit des embryons par mitose et non par un processus de fécondation ; la reproduction asexuée végétative se réalise à partir de tissus ou cellules non reproducteurs, tels que stolons, rhizomes, drageons ou plantules adventives. Des protoplastes sont produits en laboratoire par isolation de cellules débarrassées de leur paroi ; par mitoses, les protoplastes forment des cals de cellules indifférenciées, qu'on peut induire à se différencier pour donner une plante entière.

- Dans quelles conditions la reproduction végétative est-elle bénéfique ?

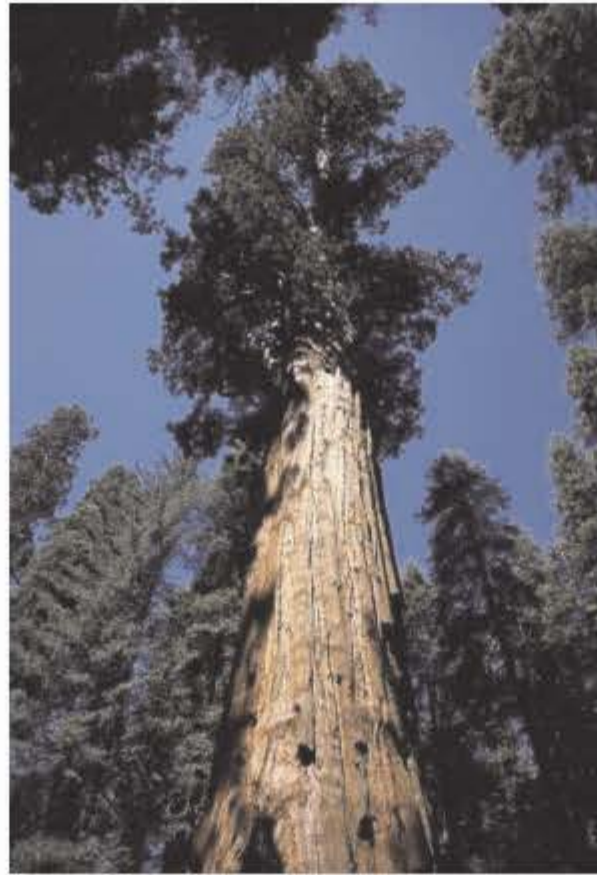
41.8 Longévité des plantes

Objectifs

1. Distinguer plantes pérennes herbacées et ligneuses
2. Définir plantes pérennes et annuelles
3. Décrire le cycle de développement d'une plante bisannuelle



a.



b.

Figure 41.40 Plantes annuelles et pérennes. Les plantes diffèrent considérablement par leur longévité. **a.** Des annuelles de désert ne fleurissent qu'une fois et complètent leur cycle de vie en quelques semaines. **b.** Certains arbres, comme le séquoia géant (*Sequoiadendron giganteum*), qui forme des colonies dispersées le long des flancs occidentaux de la Sierra Nevada, en Californie, vivent 2 000 ans ou plus et produisent des cônes chaque année.

Les plantes ont une durée de vie extrêmement variable selon l'espèce considérée. Leur longévité est ou n'est pas corrélée à leur stratégie reproductrice. Les plantes ligneuses, qui réalisent une importante croissance secondaire, vivent presque toujours plus longtemps que les plantes herbacées, dont la croissance secondaire est limitée ou nulle. L'âge des pins de Bristlecone (*Pinus longaeva*) par exemple peut dépasser 4 000 ans.

Certaines plantes herbacées forment de nouvelles tiges aériennes chaque année à partir de structures souterraines ligneuses. D'autres germent, croissent et fleurissent une seule fois avant de mourir. Les plantes à faible longévité deviennent rarement très lignifiées. Selon la durée de leur cycle de développement, les plantes herbacées sont annuelles, bisannuelles ou pérennes, tandis que les espèces ligneuses sont généralement pérennes (figure 41.40).

La détermination de la longévité des organismes se reproduisant de manière clonale est plus compliquée. Les peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), du Canada, constituent d'énormes clones par reproduction asexuée de drageons. Considéré dans son ensemble, un clone de peupliers constitue peut-être le plus grand «organisme» sur terre. D'autres plantes à reproduction asexuée occupent un territoire moindre mais vivent durant des milliers d'années. L'âge de certains *Larrea tridentata*, arbustes du désert des Mojaves, en Californie, peut atteindre 12 000 ans !

Les plantes pérennes vivent plusieurs années

Les plantes pérennes poursuivent leur croissance pendant des années ; certaines sont herbacées, d'autres ligneuses (arbres ou arbustes). La

majorité des espèces de plantes vasculaires sont pérennes et peuvent fleurir et fructifier un nombre indéterminé de saisons.

Peu de plantes pérennes herbacées réalisent une croissance secondaire dans leurs tiges ; celles-ci meurent chaque année après une période de croissance assez rapide et d'accumulation de réserves. C'est souvent dans les racines, ou dans des tiges souterraines qui deviennent volumineuses en comparaison de leurs contreparties aériennes, que ces réserves sont emmagasinées.

Arbres et arbustes fleurissent généralement de manière répétée, mais il existe des exceptions. Les bambous survivent durant de nombreuses années sans se reproduire, mais ils entrent en sénescence et meurent une fois qu'ils ont fleuri. C'est le cas également d'au moins un arbre tropical, *Tachigali versicolor*, qui atteint une hauteur considérable avant de fleurir et d'entrer en sénescence. Considérant l'énorme quantité d'énergie investie dans la croissance d'un arbre, une telle stratégie reproductive est étonnante.

Certains arbres et arbustes sont *décidus*, c'est-à-dire qu'ils perdent toutes leurs feuilles à une période donnée de l'année, après quoi ils restent dénudés pendant un certain temps ; d'autres sont *sempervirents*, perdant des feuilles tout au long de l'année mais sans jamais être complètement dénudés. Dans les régions boréales tempérées, les conifères sont les sempervirents les plus familiers, mais dans les régions subtropicales et tropicales, la majorité des angiospermes sont sempervirents, excepté dans les régions subissant des saisons sèches sévères, où nombre d'entre elles sont décidues, perdant leurs feuilles pendant la saison sèche, ce qui leur permet de conserver leur eau.

Les plantes annuelles croissent, se reproduisent et meurent la même année

Les **plantes annuelles** croissent, fleurissent et produisent fruits et graines au cours d'une même saison, après quoi elles meurent. C'est le cas de nombreuses plantes cultivées, entre autres du maïs, du blé et du soja. Lorsque les conditions sont favorables, les plantes annuelles ont généralement une croissance rapide, proportionnelle à la disponibilité en eau et en nutriments. Les méristèmes latéraux de certaines plantes annuelles, comme le tournesol ou l'ambrosie trifide, produisent des tissus de soutien secondaires en quantité limitée, mais la plupart des espèces annuelles sont entièrement herbacées.

Les plantes annuelles meurent généralement après une seule floraison ; les fleurs ou les embryons utilisent des hormones qui entraînent la redistribution des nutriments, avec pour résultat que la plante meurt littéralement de faim. On le démontre en comparant des plantes de haricot dont on arrache régulièrement les gousses à des plantes sur lesquelles on les laisse. Les premières poursuivent leur croissance et la production de nouvelles gousses bien plus longtemps que les secondes. Le processus menant à la mort des plantes est la **sénescence**.

Les plantes bisannuelles

Les **plantes bisannuelles**, nettement moins communes que les annuelles, complètent leur cycle de développement en deux ans. Durant la première année, elles emmagasinent des produits de la photosynthèse dans des organes de réserve souterrains. La seconde année, elles utilisent ces réserves des organes souterrains pour produire des tiges feuillées et des fleurs. Certaines plantes de culture, parmi lesquelles les carottes, les choux et les betteraves, sont bisannuelles mais habituellement récoltées à la fin de la première année, comme aliments ; c'est pour leurs feuilles

ou leurs racines qu'elles sont cultivées, non pour leurs fruits ou leurs graines.

Parmi les bisannuelles sauvages on peut citer la primevère (*Primula vulgaris*), la carotte (*Daucus carota*) ou le bouillon blanc (*Verbascum thapsus*). Plusieurs plantes considérées comme bisannuelles ne fleurissent en fait qu'après trois ans ou plus, mais, comme les vraies bisannuelles, elles ne fleurissent qu'une fois avant de mourir.

Synthèse 41.8

Les plantes pérennes ligneuses ont une croissance secondaire, tandis que la plupart de celles qui sont herbacées n'en ont pas. Les plantes pérennes poursuivent leur croissance durant de nombreuses années, tandis que les annuelles meurent après moins d'un an. Les plantes bisannuelles produisent des matières nutritives et les accumulent dans des organes souterrains au cours de la première année ; durant l'année suivante, elles utilisent leurs réserves pour produire des fleurs et des fruits.

- Quels sont les avantages et les désavantages du cycle bisannuel comparé au cycle annuel ?

Résumé

41.1 Développement reproducteur

Le cycle de développement des plantes se caractérise par une alternance de générations (figure 41.1).

La transition menant à la compétence à fleurir est appelée changement de phase

Le changement de phase prépare une plante à répondre à des signaux externes et internes menant à la floraison. Les facteurs externes en jeu incluent lumière et température ; les facteurs internes incluent la production d'hormones.

L'étude de mutants a éclairé le mode de contrôle du changement de phase

Des plantes d'*Arabidopsis* qui fleurissent prématurément résultent de mutations de gènes intervenant dans le changement de phase. On en déduit que des mécanismes retardant la floraison ont été mis en place au cours de l'évolution.

41.2 Formation des fleurs

On a identifié quatre voies génétiquement contrôlées menant à la floraison. La régulation de la floraison résulte d'un équilibre entre signaux promoteurs et signaux inhibiteurs.

La voie dépendante de la lumière est enclenchée par la photopériode (figure 41.6)

C'est la durée de la phase obscure du cycle photopériodique qui induit la floraison dans la voie dépendante de la lumière. Il existe des plantes de jours courts, de jours longs et des plantes indifférentes à la photopériode.

La voie dépendante de la température est liée au froid

La floraison de certaines plantes requiert une période de refroidissement, appelée vernalisation.

La voie dépendante de la gibbérelline requiert un apport complémentaire de gibbérelline

La floraison de certaines plantes requiert une augmentation de concentration de gibbérelline

La diminution de la teneur en gibbérelline retarde la floraison de certaines plantes ; cette hormone affecte l'expression du gène *LFY*.

La voie autonome est indépendante de signaux extérieurs

La voie autonome est typique des plantes indifférentes à la photopériode ; leur floraison dépend d'un équilibre entre signaux promoteurs et signaux inhibiteurs de la floraison.

Les gènes d'identité du méristème floral activent les gènes d'identité des organes floraux

Lorsque les gènes d'identité des organes floraux sont exprimés, les quatre pièces florales se développent conformément au modèle ABC. Isolés, les gènes de classe *A* spécifient les pétales ; ensemble, les gènes *A* et *B* spécifient les pétales tandis que les gènes *B* et *C* spécifient les étamines ; les gènes de la classe *C* isolés enfin spécifient les carpelles.

41.3 Structure et évolution des fleurs

Les fleurs ont été développées par les angiospermes

Les organes floraux ont probablement pour origine des feuilles. Les fleurs complètes ont quatre verticilles correspondant aux quatre organes floraux : calice, corolle, androcée et gynécée (figure 41.11). Les fleurs incomplètes sont dépourvues d'un ou de plusieurs verticilles.

Les fleurs ont une symétrie radiaire ou bilatérale.

Les gamétophytes des fleurs produisent des gamètes (figure 41.15)

Dans les anthères la méiose produit des microspores qui, subissant une mitose, produisent les grains de pollen constituant les gamétophytes mâles ou microgamétophytes,

Le grain de pollen se divise en une cellule végétative et une cellule générative, formant ainsi un gamétophyte mâle ; la cellule générative subit une nouvelle division, qui produit deux cellules spermatiques, les gamètes mâles.

Dans les ovules, la méiose produit des mégaspores ; celles-ci se divisent par mitose en un sac embryonnaire, constituant le gamétophyte femelle.

Le sac embryonnaire contient sept cellules, dont l'une est le gamète femelle, ou oosphère et une autre contient deux noyaux, dits polaires. Cette cellule à deux noyaux fusionnera avec un des gamètes mâles et formera alors l'albumen, triploïde.

41.4 Pollinisation et fécondation

Les plantes à graines primitives étaient pollinisées par le vent

La pollinisation par le vent est un processus passif, qui n'assure pas un transport sur de longues distances. Ce type de pollinisation requiert que les plantes concernées soient proches les unes des autres.

Fleurs et animaux ont coévolué

Les animaux pollinisateurs assurent un transfert de pollen efficace sur de longues distances. Les fleurs pollinisées par des animaux produisent des parfums et des signaux visuels guidant les pollinisateurs.

Certaines plantes font appel à la pollinisation par le vent

De nombreuses espèces produisent des fleurs mâles et des fleurs femelles portées par des individus différents ou à des endroits différents de la même plante.

L'autopollinisation est favorable dans des environnements stables

Les plantes adaptées à des environnements stables bénéficient d'une descendance uniforme dont les chances de succès sont plus élevées que celles pratiquant la pollinisation croisée ; les descendants issus d'autopollinisation ne sont cependant pas génétiquement identiques.

L'autopollinisation est également favorable dans les milieux pauvres en animaux susceptibles d'assurer la pollinisation.

Diverses stratégies évolutives promeuvent la pollinisation croisée

La séparation spatiale de fleurs mâles et femelles, portées par des plantes différentes ou sur la même plante, ainsi que leur séparation temporelle, la maturité des deux fleurs n'étant pas concomitante, promeuvent la pollinisation croisée.

L'auto-incompatibilité empêche l'autofécondation en empêchant le tube pollinique de croître (figure 41.24).

Les angiospermes réalisent une double fécondation (figure 41.25)

La double fécondation produit un zygote, diploïde, et un albumen, triploïde ; ce dernier assure l'alimentation du zygote.

41.5 Le développement de l'embryon

L'organisme tridimensionnel provient de la division d'une cellule unique

Un zygote d'angiosperme se divise pour produire un embryon entouré d'un albumen (voir figure 41.26). L'axe vertical et l'axe radial de la plante sont établis dès les premières divisions.

L'analyse de mutants de plantes modèles révèle des dysfonctionnements et permet de comprendre comment le développement se réalise normalement.

L'embryogenèse donne naissance à un plan simple d'organisation de l'organisme (figure 41.29)

Les méristèmes apicaux de la racine et de la tige se développent. Le protoderme, le méristème fondamental et le procambium prennent naissance ; ils produiront les trois types de tissus de la plante adulte.

La morphogenèse crée un embryon tridimensionnel possédant un ou deux cotylédons.

L'embryogenèse s'accompagne de la mise en réserve de composés nutritifs

Des composés nutritifs destinés au développement de la plantule s'accumulent au cours du développement de l'embryon. Chez les angiospermes, c'est l'albumen, né de la double fécondation, qui forme le tissu de réserve. Chez les gymnospermes c'est le gamétophyte femelle qui joue ce rôle. L'embryogenèse comporte aussi la différenciation du spermoderme et du fruit.

41.6 La germination

La germination est définie comme l'émergence de la radicule hors du spermoderme.

La germination est déclenchée par des signaux externes

Avant de germer, la graine doit s'imbiber d'eau. L'activité métabolique intense de la graine germinante requiert un apport important de dioxygène.

La germination nécessite souvent l'intervention de signaux externes ; lumière de longueur d'onde spécifique, température particulière, basses températures en milieu humide...

Les réserves nutritives de la graine servent à la croissance de la plantule

La germination est un processus très énergétique, qui requiert des nutriments comme l'amidon ou les triglycérides.

L'albumen est une réserve d'amidon. L'utilisation de cet amidon débute lorsque l'embryon produit de l'acide gibbérellique, une phytohormone qui stimule la synthèse d'amylase, enzyme responsable de l'hydrolyse de l'amidon (figure 41.35). L'acide abscissique, une autre phytohormone, impliquée dans la dormance, inhibe le métabolisme de l'amidon.

La plantule s'oriente dans son environnement et commence à photosynthétiser

Chez la plupart des plantes, la radicule émerge avant la tigelle, et ancre la plantule dans le sol.

Chez de nombreuses eudicotylées, la tigelle est courbée lors de sa sortie du sol, ce qui protège l'apex en croissance (figure 41.36). Les monocotylées quant à elles produisent des tissus additionnels protégeant les apex de racines et de tiges.

Lors du développement de certaines plantules, comme celles du haricot, les cotylédons s'épanouissent hors du sol, contrairement à ceux du pois ou du maïs, qui restent souterrains.

La phase post-embryonnaire de croissance de la plante débute en même temps que l'activité photosynthétique.

41.7 Reproduction asexuée

La reproduction asexuée produit des individus génétiquement identiques, puisque résultant de mitoses.

L'apomixie est basée sur le développement direct d'embryons diploïdes

L'apomixie est une reproduction asexuée basée sur le développement d'embryons dans une graine, à partir de cellules produites par mitose et en absence de fécondation.

La reproduction asexuée végétative produit de nouvelles plantes à partir de tissus non reproducteurs

Des parties végétatives de plantes, tels que stolons, rhizomes, cormes, bulbes ou drageons peuvent donner naissance à de nouveaux individus, clones de l'individu parent (figure 41.38).

Des plantes peuvent être clonées en laboratoire à partir de cellules isolées

La dissolution des parois cellulaires produit des protoplastes, qui peuvent être induits à former un cal par mitoses successives. Moyennant un traitement adéquat, le cal se différencie en plante complète.

41.8 Longévité des plantes

Les plantes pérennes vivent plusieurs années

Les plantes pérennes peuvent vivre plusieurs années, avec éventuellement des périodes de dormance.

Les plantes annuelles croissent, se reproduisent et meurent la même année

De nombreuses plantes de culture (maïs, blé, riz, soja...) sont annuelles, ce qui requiert un nouveau semis chaque année.

Les plantes bisannuelles complètent leur cycle de développement en deux ans

Durant leur première année, les plantes bisannuelles croissent et accumulent des réserves. La deuxième année, elles produisent fleurs et graines. Plusieurs plantes de culture (carottes, betteraves...) sont bisannuelles mais elles sont récoltées à la fin de la première année.

COMPRÉHENSION

- La morphogenèse est le développement
 - de la forme des structures
 - de structures reproductrices
 - d'un changement de phase
 - de méristèmes
- La vernalisation induit la floraison par exposition
 - à l'eau
 - à la sécheresse
 - au froid
 - à la chaleur
- La photopériode est perçue par
 - le phytochrome et le cryptochrome
 - le phytochrome et la chlorophylle
 - le cryptochrome et la chlorophylle
 - le phytochrome, le cryptochrome et la chlorophylle
- Laquelle de ces structures n'est-t-elle PAS un composant de fleur ?
 - le sépale
 - l'étamine
 - le carpelle
 - la bractée
- Les mégaspores sont produites dans
 - les anthères, par mitose
 - les anthères, par méiose
 - les ovules, par mitose
 - les ovules, par méiose
- L'étamine comporte
 - un style
 - un stigmate
 - un filet
 - un carpelle
- Contrairement aux fleurs pollinisées par les abeilles, celles qui le sont par des oiseaux
 - produisent une forte fragrance
 - présentent une « aire d'atterrissage »
 - produisent un motif servant de cible
 - sont rouges
- Après la première division du zygote, la plus grande des deux cellules filles devient :
 - l'embryon
 - l'albumen
 - le suspenseur
 - le micropyle
- L'albumen est produit par l'union
 - d'un gamète mâle et de noyaux polaires
 - d'un gamète mâle et d'une synergide
 - d'une oosphère et d'un gamète mâle
 - d'un suspenseur et d'une oosphère
- Durant le stade globulaire du développement de l'embryon, les méristèmes apicaux établissent :
 - l'axe embryon-suspenseur
 - l'axe radial
 - l'axe embryon-albumen
 - l'axe racine-tige
- Laquelle des structures suivantes n'est-elle PAS un méristème primaire ?
 - le phellogène
 - le méristème fondamental
 - le procambium
 - le protoderme
- Laquelle de ces hormones fournit-elle le signal aux grains d'aleurone pour entamer l'hydrolyse de l'amidon des graines germantes ?
 - l'acide abscissique
 - l'éthylène
 - l'acide gibbérellique
 - l'auxine
- L'apex de la tigelle d'une plantule de maïs est protégé par :
 - l'hypocotyle
 - l'épicotyle
 - le coléoptile
 - la plumule
- Dans quel écosystème la reproduction asexuée est-elle la plus probable ?
 - la forêt tropicale humide
 - la prairie tempérée
 - la toundra
 - la forêt décidue
- Les protoplastes sont des cellules végétales dépourvues de
 - noyau
 - paroi
 - membrane plasmique
 - cytoplasme
- Les plantes pérennes sont
 - toujours herbacées
 - toujours ligneuses
 - soit herbacées soit ligneuses
 - ni herbacées ni ligneuses
- La sénescence a trait
 - au vieillissement de la plante
 - à la croissance reproductrice
 - à la pollinisation
 - à l'accumulation de réserves

APPLICATIONS

- Dans laquelle des conditions décrites ci-dessous le pollen d'une plante S_2S_5 sera-t-il capable de féconder une fleur S_7S_5 ?
 - en utilisant du pollen d'une fleur carpelée pour féconder une fleur staminée
 - si les plantes font appel à l'auto-incompatibilité gamétophytique, la moitié des grains de pollen sera fonctionnelle
 - si les plantes font appel à l'auto-incompatibilité sporophytique, la moitié des grains de pollen sera fonctionnelle
 - du pollen d'une plante S_2S_5 ne pourra jamais féconder une fleur S_7S_5
- Une plante de jours courts et une plante de jours longs sont soumises à un régime photopériodique de 10 heures de lumière et 14 heures d'obscurité. Comment inverser la réponse attendue des deux plantes ?
 - en allongeant la durée d'exposition à la lumière
 - en raccourcissant la durée d'exposition à la lumière
 - en exposant brièvement les plantes au milieu de la nuit
 - aucune des trois méthodes ne permet d'inverser la réponse

3. Des plantes monoïques, telles que le maïs, ont des fleurs possédant soit des étamines, soit des carpelles. D'après ce que l'on sait à propos des mécanismes moléculaires du développement floral, laquelle des quatre propositions qui suivent pourrait-elle expliquer le développement de fleurs unisexuées ?
 - a. l'expression de gènes de type B dans le verticille supposé constitué de carpelles produit des fleurs staminées
 - b. la perte de gènes de type A dans le verticille supposé constitué de pétales permet aux gènes de type C et de type B de produire des étamines au lieu de pétales dans ce verticille
 - c. la limitation au verticille supposé producteur de pétales de l'expression de gènes de type B génère des fleurs carpelées
 - d. les trois propositions sont valables
4. Une des différences les plus notables entre la formation de gamètes par la plupart des animaux et par les plantes est que
 - a. les plantes produisent leurs gamètes dans un tissu somatique, tandis que les animaux les produisent dans un tissu germinatif
 - b. les plantes produisent leurs gamètes par mitose, tandis que les animaux les produisent par méiose
 - c. les plantes ne produisent qu'un gamète de chaque sorte, tandis que les animaux en produisent un grand nombre
 - d. les plantes produisent des gamètes diploïdes, tandis que les animaux en produisent des haploïdes
5. Une plante ne disposant pas du gène *WOODEN LEG*
 - a. est incapable de transporter l'eau dans ses feuilles
 - b. manque de xylème et de phloème
 - c. est incapable de transporter les produits de la photosynthèse
 - d. répond positivement aux trois propositions précédentes
6. En quoi le développement d'une plante serait-il modifié si les fonctions des gènes *SHOOTMERISTEMLESS* et *MONOPTEROUS* étaient inversées ?
 - a. l'axe embryon-suspenseur serait inversé
 - b. l'axe embryon-suspenseur serait dupliqué
 - c. l'axe racine-tige serait inversé
 - d. l'axe racine-tige serait dupliqué
7. Comment une mutation entraînant la perte de fonction du gène de l' α -amylase affecterait-elle la germination d'une graine ?
 - a. la graine ne pourrait pas s'imbiber d'eau
 - b. l'embryon serait affamé
 - c. le spermodermis ne se romprait pas
 - d. la graine germerait prématurément
8. Une mutation du gène *suspensor* d'*Arabidopsis thaliana* mène au développement de deux embryons dans la graine. L'analyse de l'expression de ce gène dans des embryons sauvages montre la présence, dans les cellules du suspenseur en développement, de quantités élevées d'ARNm transcrit à partir du gène. Quelle est la fonction probable de la protéine correspondante ?
 - a. la stimulation du développement du tissu embryonnaire
 - b. la stimulation du développement du tissu du suspenseur
 - c. l'inhibition du développement embryonnaire dans le suspenseur
 - d. l'inhibition du développement du suspenseur dans l'embryon

RÉVISION

1. Des poinsettias sont cultivés dans une serre horticole en pleine campagne. Suite à la construction d'une autoroute à proximité de la serre, les poinsettias ne fleurissent plus. Expliquer pourquoi.
2. Dans les climats tempérés, pourquoi est-il avantageux de cultiver les épinards au printemps plutôt qu'en été ou en automne ?
3. La morphologie florale des ancolies sauvages favorise la fécondation croisée. Au milieu de la période réceptive du stigmate, l'autofécondation est cependant possible pour autant que la fleur n'ait pas été pollinisée antérieurement. Si cette autopolinisation est suivie d'une pollinisation croisée, le pollen étranger atteindra la base du style avant l'auto-pollen. Discuter les avantages et les inconvénients de cette stratégie de reproduction.
4. Dans la plupart des régions du monde, les pommes de terre sont cultivées par voie asexuée, en plantant des tubercules. Dans certaines régions cependant, telles que l'Asie du Sud-Est et les Andes, certaines cultures se font à l'aide de graines. Discuter les avantages et les inconvénients de ce dernier type de culture.
5. Concevoir une expérience destinée à déterminer si c'est la lumière ou la gravité qui est la plus importante pour déterminer l'orientation du rhizoïde lors du développement du zygote de *Fucus*.