

# La reproduction des angiospermes et la biotechnologie végétale

# 38



▲ **Figure 38.1** Pourquoi des mouches à viande ont-elles pondu leurs œufs sur cette fleur ?

## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre **MANUEL NUMÉRIQUE**, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

## CONCEPTS CLÉS

- 38.1** Les fleurs, la double fécondation et les fruits sont des caractéristiques fondamentales du cycle de développement des angiospermes
- 38.2** Les plantes à fleurs se reproduisent par voie sexuée, asexuée, ou les deux
- 38.3** Les humains modifient les cultures par la sélection et le génie génétique

## Une fleur trompeuse

L'unique partie visible de *Rhizanthese lowii*, qui vit dans les forêts tropicales humides de l'Asie du Sud-Est, est sa grosse fleur de couleur chair (**figure 38.1**). Pour fleurir, *R. lowii* subtilise toute l'énergie dont elle a besoin à une vigne tropicale qu'elle parasite. Elle recourt également à un subterfuge pour la pollinisation : lors de son éclosion, sa fleur dégage l'odeur pestilentielle d'un cadavre en décomposition. Les mouches à viande femelles (de la famille des calliphoridaés), qui déposent habituellement leurs œufs sur de la charogne, sont irrésistiblement attirées par cette odeur nauséabonde. Elles se posent sur la fleur pour y pondre leurs œufs. Or, une fois posées, elles se chargent de grains de pollen collants et on peut supposer que ces mouches s'envoleront vers une autre fleur de *R. lowii* qu'elles féconderont.

Ce qui est inusité dans l'exemple de *Rhizanthese*, c'est que l'insecte ne tire aucun bénéfice de son interaction avec la fleur. Pire encore, les asticots de la mouche qui sortiront des œufs déposés sur la fleur de *Rhizanthese* n'y trouveront aucune charogne à manger et mourront rapidement. Normalement, une plante n'attire pas un animal pollinisateur en leurrant de la sorte, mais plutôt en le récompensant par du nectar ou du pollen riche en énergie. La plante et le pollinisateur sont tous les deux gagnants ; autrement dit, l'association symbiotique est mutualiste. Dans le règne végétal, la participation à des associations mutualistes avec d'autres organismes est très courante. Ainsi, au cours de l'évolution récente, certaines plantes à fleurs ont établi des associations mutualistes avec un animal bien connu qui non seulement dissémine leurs graines, mais leur fournit de l'eau et des minéraux, et les protège énergiquement des compétiteurs envahissants, des agents pathogènes et des prédateurs. En échange de ces faveurs, l'animal obtient généralement la possibilité de se

nourrir d'une fraction des graines et des fruits de la plante. Ces plantes, ce sont nos cultures, et cet animal, c'est l'humain.

Depuis plus de 10 000 ans, les sélectionneurs de végétaux ont eu recours à la sélection artificielle pour manipuler génétiquement les caractères de centaines d'espèces sauvages d'angiospermes et les ont ainsi transformés en cultivars aux propriétés avantageuses, ceux-là mêmes que nous faisons pousser aujourd'hui. La technologie du génie génétique a multiplié de façon spectaculaire les méthodes de modification des végétaux et accéléré le processus.

Aux chapitres 29 et 30, nous avons abordé la reproduction des végétaux sous l'angle de l'évolution, en suivant la lignée des végétaux terrestres depuis leurs ancêtres aquatiques, les algues vertes. Puisque ce sont les angiospermes qui forment le groupe de végétaux le plus important en agriculture et dans la plupart des écosystèmes terrestres, nous allons examiner en détail la biologie de la reproduction des plantes à fleurs. Nous décrivons les modes de reproduction sexuée et asexuée des angiospermes, puis nous étudions le rôle des humains dans le remaniement génétique des espèces de végétaux cultivées. Nous verrons également les controverses que suscite la biotechnologie végétale moderne.

## CONCEPT 38.1

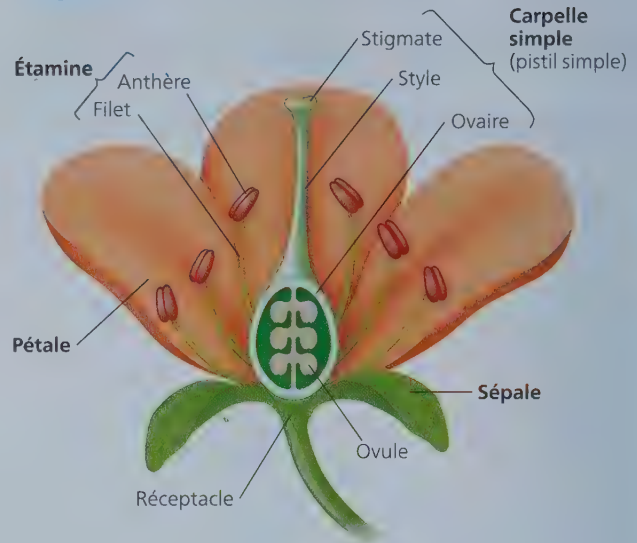
### Les fleurs, la double fécondation et les fruits sont des caractéristiques fondamentales du cycle de développement des angiospermes

Le cycle de développement des végétaux se caractérise par l'alternance de générations : une génération haploïde ( $n$ ) multicellulaire alterne avec une génération diploïde ( $2n$ ) multicellulaire (voir la figure 13.6b). La plante diploïde, appelée *sporophyte*, produit des spores haploïdes par méiose. Chacune des spores se divise par mitose et donne naissance à une plante haploïde mâle ou femelle, le *gamétophyte* multicellulaire. Puis, les gamétophytes produisent des gamètes (spermatozoïdes et oosphères). La fécondation, l'union des gamètes, engendre un zygote diploïde qui se divise par mitose et donne un nouveau sporophyte. Chez les angiospermes, la génération du sporophyte domine, car elle est plus grande et plus apparente, et elle vit plus longtemps que le gamétophyte. On peut se rappeler les caractères du cycle de développement des angiospermes comme les « trois F » : fleurs, double fécondation et fruits. Nous nous pencherons d'abord sur les fleurs.

#### La structure et la fonction de la fleur

La **fleur**, c'est-à-dire la structure comportant les organes reproducteurs du sporophyte chez les angiospermes, est généralement composée de quatre pièces florales : les **sépales**, les **pétales**, les **étamines** et les **carpelles** (figure 38.2). Vus du dessus, ces organes ont la forme de verticilles concentriques (voir la figure 35.36). Les carpelles forment le premier verticille (le plus intérieur), les étamines, le deuxième, les pétales, le troisième, et les sépales, le quatrième (le plus extérieur). Toutes les pièces florales sont reliées au **réceptacle**. Les pousses florales ont une

▼ **Figure 38.2** La structure d'une fleur type.



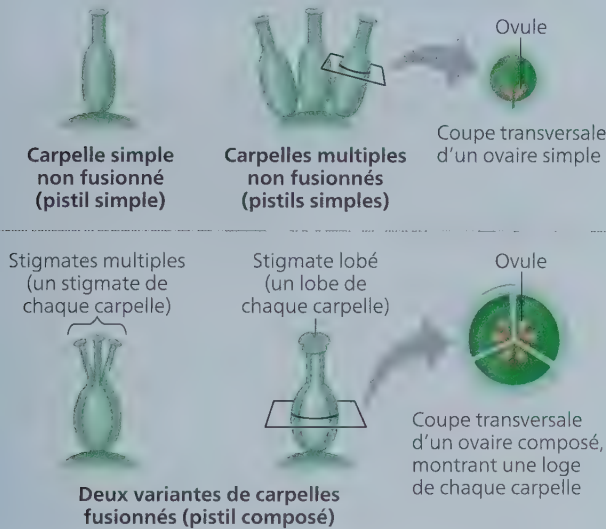
croissance définie ; elles cessent de croître après la formation de la fleur et des fruits.

Les étamines et les carpelles sont des feuilles modifiées spécialisées dans la reproduction (c'est-à-dire des sporophylles ; voir le concept 30.1), tandis que les sépales et les pétales sont des feuilles modifiées stériles. Le carpelle (mégasporophylle) comporte un **ovaire** formant un renflement à sa base et un long tube étroit, le **style**, qui se dresse au-dessus. Le sommet du style porte un **stigmate** généralement gluant qui capte le pollen. L'ovaire renferme un ou plusieurs **ovules** (selon l'espèce) qui deviennent des graines une fois fécondés. La fleur illustrée à la figure 38.2 est constituée d'un seul **carpelle**, mais plusieurs espèces portent de multiples carpelles. Chez la plupart des espèces, les carpelles sont fusionnés en une seule structure, ce qui donne un ovaire à deux ou plusieurs loges contenant chacune un ou plusieurs ovules. On emploie donc le terme **pistil** pour désigner soit une structure à un seul carpelle, soit un groupe de carpelles fusionnés (figure 38.3). Une étamine (microsporophylle) se compose d'une partie mince et allongée appelée **filet** et d'une structure terminale, l'**anthère**. Celle-ci possède des loges appelées microsporangies (sacs polliniques), dans lesquels se forme le pollen. Les pétales sont généralement plus vivement colorés que les sépales et servent à attirer vers les fleurs les insectes et les autres pollinisateurs. Les sépales, qui entourent et protègent le bouton floral avant son ouverture, sont les pièces florales qui ressemblent le plus à des feuilles.

Les **fleurs complètes** possèdent les quatre ensembles de pièces florales (voir la figure 38.2). Certaines espèces ont des **fleurs incomplètes**, c'est-à-dire des fleurs privées d'une ou de plusieurs entités florales (sépales, pétales, étamines ou carpelles). Par exemple, les fleurs de la plupart des graminées n'ont pas de pétales. Certaines fleurs incomplètes sont stériles, dépourvues d'étamines et de carpelles fonctionnels ; d'autres sont *unisexes* (parfois dites *imparfaites*), dépourvues soit d'étamines, soit de carpelles. Les fleurs varient également sur le plan de la taille, de la forme, de la couleur, de l'odeur, de la disposition des pièces florales et de la période d'ouverture. Chez certaines espèces, les fleurs sont individuelles ; chez d'autres, elles forment des regroupements

### ▼ Figure 38.3 La relation entre les termes *carpelle* et *pistil*.

Un pistil simple comprend un seul carpelle non fusionné, tandis qu'un pistil composé comprend au moins deux carpelles fusionnés. Certains types de fleurs ont seulement un carpelle simple, alors que d'autres ont des carpelles multiples. Dans les deux cas, les pistils peuvent être simples ou composés.



voyants qu'on appelle **inflorescences**. Par exemple, le disque central de la fleur du tournesol (*Helianthus annuus*) contient un amas de centaines de petites fleurs incomplètes, entourées de languettes jaune vif; ces languettes ressemblent à des pétales, mais sont en réalité des fleurs stériles (voir la figure 40.23). Une bonne partie de cette diversité résulte de l'adaptation à des groupes précis de pollinisateurs.

## Les méthodes de pollinisation

La **pollinisation** est le processus par lequel le pollen est transporté vers la partie d'une plante à graines (spermatophyte) qui contient les ovules. Chez les angiospermes, la pollinisation se fait d'une anthère à un stigmate. Elle s'effectue par le vent, l'eau ou les animaux pollinisateurs (figure 38.4). Chez les espèces pollinisées par le vent, dont les graminées et de nombreux arbres, la libération d'importantes quantités de minuscules grains de pollen compense le caractère aléatoire de ce mode de dissémination. D'ailleurs, les personnes allergiques au pollen savent qu'à certaines périodes de l'année, l'air en est rempli. Pour certaines plantes aquatiques, c'est l'eau qui est l'agent de dissémination du pollen. Cependant, la plupart des angiospermes doivent compter sur les insectes, les oiseaux ou d'autres animaux pollinisateurs, qui transportent directement le pollen d'une fleur à l'autre.

**ÉVOLUTION** Les animaux pollinisateurs sont attirés vers les fleurs pour la nourriture qu'elles offrent : le pollen et le nectar. La stratégie consistant à attirer des pollinisateurs fidèles à une espèce végétale donnée est efficace pour transporter le pollen jusqu'à une autre fleur de la même espèce. C'est pourquoi la sélection naturelle favorise les plantes dotées de déviations structurales ou physiologiques qui améliorent le mutualisme entre les fleurs et leurs pollinisateurs. Autrement dit, si une

espèce végétale acquiert des caractères qui avantagent les pollinisateurs, alors la sélection naturelle favorisera les pollinisateurs qui recueillent aisément la nourriture de ces fleurs. On donne le nom de **coévolution** à cette évolution conjointe de deux espèces en interaction, chacune en réponse à une sélection imposée par l'autre. Certaines espèces, par exemple, possèdent des fleurs dont les pétales ont fusionné pour former des structures en forme de longs tubes au fond desquels les nectaires sont regroupés. Charles Darwin avait proposé qu'une compétition entre une fleur et un insecte puisse aboutir à une corrélation entre la longueur du tube floral et celle de la trompe d'un insecte (organe buccal semblable à une paille très fine). En fait, en se basant sur le très long tube floral d'une fleur tubulaire vivant sur l'île de Madagascar, Darwin avait prédit l'existence d'un papillon nocturne pollinisateur muni d'une trompe de 28 cm. Cet insecte a été découvert deux décennies après la mort du naturaliste (figure 38.5).

Il se peut bien que les changements climatiques soient en train de nuire à cette relation de si longue date entre les végétaux et les animaux pollinisateurs. Par exemple, la trompe de deux espèces de bourdons des montagnes Rocheuses a raccourci d'environ 25 % depuis 40 ans. En effet, les fleurs attirant les pollinisateurs à longue trompe ayant connu un déclin depuis que le climat s'est réchauffé dans les Rocheuses, une pression de sélection s'est exercée favorisant les bourdons à trompe courte.

## Le cycle de développement des angiospermes : un aperçu

La pollinisation est une étape parmi plusieurs autres dans le cycle de développement des angiospermes. La figure 38.6 présente toutes les étapes de ce cycle de développement, en particulier le développement des gamétophytes, la libération des spermatozoïdes dans les tubes polliniques, la double fécondation et la maturation des graines.

Au cours de l'évolution des plantes à graines, les gamétophytes sont devenus plus petits et entièrement dépendants des sporophytes sur le plan nutritionnel (voir la figure 30.2). Constitués d'à peine quelques cellules, les gamétophytes des angiospermes sont les végétaux les plus minuscules; en fait, ils sont microscopiques, et des tissus protecteurs dissimulent leur développement.

**La formation des gamétophytes femelles (sacs embryonnaires)** À mesure qu'un carpelle se développe, un ovule (ou plusieurs ovules) se forme au fond de son ovaire, sa base renflée. Un gamétophyte femelle, également appelé **sac embryonnaire**, se développe à l'intérieur de chaque ovule. Le processus de formation du sac embryonnaire se déroule à l'intérieur de chaque ovule, dans un tissu appelé mégasporange (1). Deux *téguments de l'ovule* (couches de tissu protecteur du sporophyte qui deviendront les téguments de la graine) entourent chaque mégasporange, à l'exception d'une ouverture appelée *micropyle*. La formation du gamétophyte femelle commence quand une cellule dans le mégasporange de chaque ovule, le *mégasporocyte* (ou cellule mère des mégaspoïdes), croît et produit par méiose quatre **mégaspoïdes** haploïdes. Une seule mégaspoïde survit, les autres dégèrent.

Le noyau de la mégaspoïde qui survit se divise trois fois par mitose, sans cytoténèse, et donne une grosse cellule contenant huit noyaux haploïdes. Puis, des membranes séparent cette

Pour la plupart des angiospermes, c'est un agent pollinisateur vivant (biotique) ou non vivant (abiotique) qui peut transporter le pollen de l'anthere d'une fleur au stigmate d'une fleur sur une autre plante. Chez les angiospermes, environ 80% de la pollinisation s'effectue de façon biotique, ce qui signifie que les plantes ont recours à des intermédiaires animaux. Parmi les espèces pollinisées de façon abiotique, 98% dépendent du vent et 2% de l'eau. (Certaines espèces d'angiospermes, qui ne se reproduisent que par autofécondation, restent limitées à la consanguinité dans la nature.)

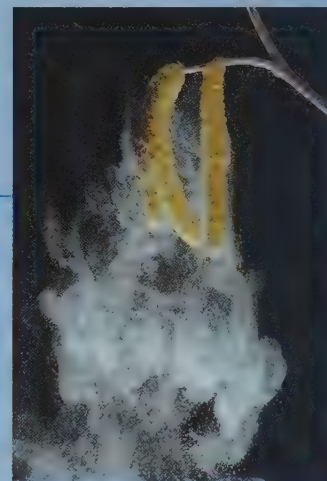
### La pollinisation abiotique par le vent

Environ 20% des espèces d'angiospermes sont pollinisées par le vent. Comme elles n'ont pas besoin de pollinisateurs pour se reproduire, la pression sélective n'a pas œuvré de manière à favoriser les fleurs colorées ou odorantes. C'est pourquoi les fleurs des espèces pollinisées par le vent sont souvent petites, vertes et moins voyantes, et elles ne produisent ni nectar ni odeur. La plupart des arbres et des graminées des régions tempérées sont pollinisés par le vent. Les fleurs du noisetier commun (*Corylus avellana*) et de nombreuses autres espèces des régions tempérées pollinisées par le vent apparaissent au début du printemps, lorsque l'absence de feuilles facilite le déplacement du pollen. L'inefficacité

relative de ce mode de pollinisation (ou anémophilie) est compensée par la production de quantités abondantes de grains de pollen. Les expériences en soufflerie révèlent qu'il est souvent plus efficace qu'on l'imagine parce que les structures florales peuvent favoriser la formation de tourbillons qui facilitent la capture du pollen en le dirigeant directement vers les carpelles.



▲ Fleur femelle du noisetier (pourvue seulement de carpelles).



▲ Fleurs mâles du noisetier (pourvues seulement d'étamines) relâchant des nuées de pollen.

### La pollinisation par les abeilles



▲ Pissenlit officinal sous la lumière normale.



▲ Pissenlit officinal sous la lumière ultraviolette.

Environ 65% des plantes à fleurs ont besoin d'insectes pour la pollinisation; le pourcentage est encore plus élevé pour les grandes cultures. Les abeilles (de l'ordre des hyménoptères) sont les insectes pollinisateurs les plus importants, et on s'inquiète beaucoup de l'importante diminution des populations d'abeilles domestiques en Europe et en Amérique du Nord. Les abeilles pollinisatrices dépendent du nectar et du pollen pour leur

alimentation. Généralement, les fleurs pollinisées par les abeilles possèdent un léger parfum sucré. Les abeilles sont attirées par les couleurs vives, surtout le jaune et le bleu. Le rouge leur apparaît sans éclat, mais elles peuvent voir les radiations ultraviolettes. De nombreuses espèces de fleurs pollinisées par les abeilles, comme le pissenlit officinal, ou pissenlit commun (*Taraxacum officinale*), ont des marques ultraviolettes appelées « guides de nectar » qui aident les insectes pollinisateurs à repérer les nectaires (glandes qui produisent le nectar), mais elles ne sont perceptibles par l'œil humain que sous la lumière ultraviolette.

### La pollinisation par les papillons nocturnes et les papillons diurnes

Les papillons nocturnes et les papillons diurnes (tous deux de l'ordre des lépidoptères) détectent les odeurs, et les fleurs qu'ils pollinisent dégagent souvent un doux parfum. Les papillons diurnes perçoivent de nombreuses couleurs vives; par contre, les fleurs pollinisées par les papillons nocturnes sont habituellement blanches ou jaunes, faciles à distinguer la nuit lorsque ceux-ci sont actifs. Un yucca (*Yucca sp.*, illustré ci-contre) est généralement pollinisé par une seule espèce de papillon nocturne muni d'appendices qui

accumulent le pollen sur les stigmates. Le papillon nocturne dépose ensuite ses œufs directement dans l'ovaire. Les larves se nourrissent de quelques graines en croissance, mais cette perte est compensée par l'avantage qu'apporte un pollinisateur efficace et fiable. Si un papillon nocturne dépose trop d'œufs, la fleur avorte et tombe, ce qui élimine les individus qui surexploitent la plante.



▲ Papillon nocturne sur une fleur de yucca.

Quels sont les avantages et les dangers pour une plante d'avoir un pollinisateur animal hautement spécifique ?

## La pollinisation par les chauves-souris

Les fleurs pollinisées par les chauves-souris (de l'ordre des chiroptères), comme celles qui le sont par les papillons nocturnes, sont aromatiques et de couleur pâle, ce qui attire leurs pollinisateurs nocturnes. La petite chauve-souris à long nez (*Leptonycteris yerbabuenae*) se nourrit du nectar et du pollen des fleurs d'agave (*Agave sp.*) et de cactus (famille des cactacées) dans le Sud-Ouest des États-Unis et au Mexique. En se nourrissant, les chauves-souris transportent le pollen d'une plante à l'autre. Les chauves-souris à long nez sont une espèce en voie de disparition.



▲ Chauve-souris à long nez se nourrissant sur une fleur d'agave la nuit.

## La pollinisation par les mouches

Beaucoup de fleurs pollinisées par les mouches (de l'ordre des diptères) sont rougeâtres et charnues et dégagent une odeur nauséabonde, comme *Stapelia*. Leurrées par cette odeur, les mouches prennent les fleurs de *Stapelia* pour de la charogne, et s'y posent pour pondre leurs œufs. Des grains de pollen collants adhèrent alors à leur corps, qu'elles transportent ensuite sur d'autres fleurs. Lorsque leurs larves sortent des œufs restés sur la fleur trompeuse, elles ne trouvent pas la charogne censée les nourrir et meurent.

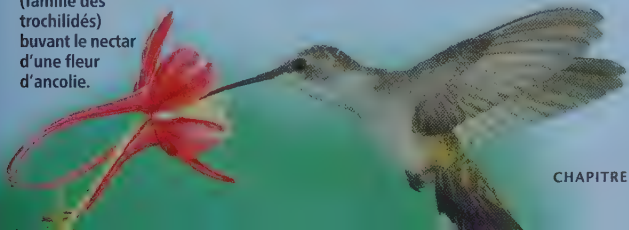


▲ Une mouche à viande sur une fleur de *Stapelia sp.*

## La pollinisation par les oiseaux

Les fleurs pollinisées par les oiseaux, comme les fleurs d'ancolie (*Aquilegia sp.*), sont habituellement grandes et d'un rouge ou d'un jaune vif, mais elles sont peu odorantes. Étant donné que beaucoup d'oiseaux ont un sens de l'odorat peu développé, la pression sélective n'a pas œuvré de manière à favoriser la production d'odeur. Cependant, les fleurs produisent le nectar sucré qui permet de satisfaire aux besoins énergétiques élevés des oiseaux pollinisateurs. La fonction principale du nectar, qui est produit par les nectaires à la base de nombreuses fleurs, est de «récompenser» le pollinisateur. Les pétales des fleurs nectarifères sont souvent fusionnés, formant un tube floral recourbé qui convient au bec arqué de l'oiseau.

► Un colibri (famille des trochilidés) buvant le nectar d'une fleur d'ancolie.



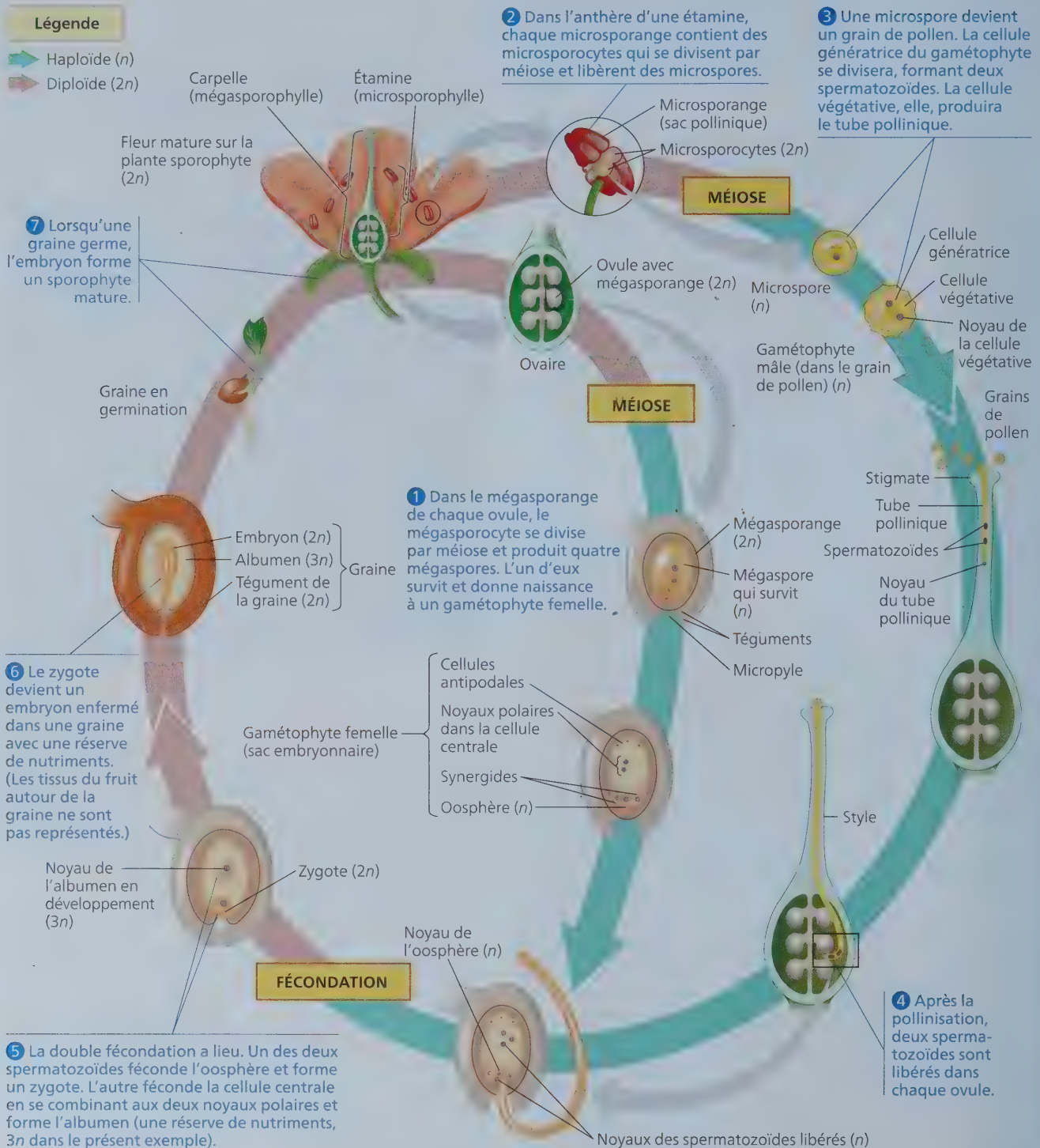
▼ **Figure 38.5** La coévolution d'une fleur et d'un insecte pollinisateur. Le long tube floral de l'orchidée de Madagascar *Angraecum sesquipedale* a coévolué avec la trompe d'une longueur de 28 cm de son pollinisateur, le sphinx *Xanthopan morgani praedicta*. Ce grand papillon nocturne a été nommé en l'honneur de la prédiction de son existence par Darwin.



masse multinucléée, qui devient un sac embryonnaire. Près du micropyle se trouvent deux cellules appelées *synergides*, situées de part et d'autre de l'oosphère. Les synergides attirent et guident le tube pollinique vers le sac embryonnaire. À l'autre extrémité du sac embryonnaire se trouvent trois autres cellules, les cellules antipodales, de fonction inconnue. Les deux noyaux restants, les noyaux polaires, ne sont pas séparés par des membranes. Ils partagent le cytoplasme de la grosse cellule centrale du sac embryonnaire. À maturité, ce sac comprend huit noyaux contenus dans sept cellules. L'ovule, qui deviendra une graine s'il est fécondé, est alors composé du sac embryonnaire délimité par le mégasporange (qui dégénérera) et de ses deux téguments.

**La formation des gamétophytes mâles dans les grains de pollen** Lorsque les étamines sont produites, chaque anthère engendre quatre microspores, également appelés sacs polliniques. À l'intérieur des microspores se trouvent de nombreuses cellules diploïdes appelées *microsporocytes*, ou cellules mères des microspores. Chaque microsporocyte subit une méiose et donne quatre **microspores** haploïdes, dont chacune donnera naissance à un gamétophyte mâle haploïde. Chaque microspore subit ensuite une mitose, et produit un gamétophyte mâle haploïde constitué de seulement deux cellules : une *cellule générative* et une *cellule végétative*. Le tout forme un **grain de pollen**. La paroi de la spore, constituée de matériaux

**Figure 38.6 Le cycle de développement des angiospermes.** Par souci de simplicité, on montre ici une fleur à un seul carpelle (pistil simple). Beaucoup d'espèces végétales ont plusieurs carpelles, soit séparés, soit fusionnés.



**HABILITÉS VISUELLES** ▶ À quel moment de ce cycle de développement les divisions mitotiques se produisent-elles en plus grand nombre ?

produits par la microspore et l'anthere, comporte habituellement un motif complexe qui est propre à l'espèce. Durant la maturation du gamétophyte mâle, la cellule générative va se loger dans la cellule végétative. La cellule végétative contient alors, dans son cytoplasme, une autre cellule tout aussi autonome qu'elle.

### La libération des spermatozoïdes par les tubes polliniques

Après l'ouverture du microsporangium libérant le pollen, un grain de pollen peut être transporté sur la surface réceptrice d'un stigmate : c'est la pollinisation à proprement parler. À ce moment, le grain de pollen ne comprend habituellement que la cellule végétative et la cellule générative. Par la suite, le grain de pollen absorbe de l'eau et germe en produisant une longue protubérance cellulaire, le **tube pollinique**. Formé par la cellule végétative, ce tube déversera les spermatozoïdes (gamètes mâles) dans le gamétophyte femelle. Durant l'élongation du tube pollinique dans le style, le noyau de la cellule générative se divise par mitose et produit deux spermatozoïdes (aussi appelées cellules spermatiques), lesquels demeurent toujours à l'intérieur de la cellule végétative. Le noyau du tube pollinique reste devant les deux spermatozoïdes pendant que le tube pollinique s'allonge vers le micropyle, attiré par les substances chimiques libérées par les synergides. L'arrivée du tube pollinique déclenche la mort d'une des deux synergides, ouvrant un passage dans le sac embryonnaire. Le tube pollinique 4 libère alors son noyau et les deux spermatozoïdes à proximité du gamétophyte femelle.

### La double fécondation

La **fécondation** est la fusion de deux gamètes. Elle a lieu lorsque les deux spermatozoïdes atteignent le gamétophyte femelle. L'un des spermatozoïdes féconde alors l'oosphère; cette union donne le zygote. L'autre spermatozoïde s'unit aux deux noyaux polaires; le tout forme un noyau triploïde ( $3n$ ) au milieu de la grosse cellule centrale du sac embryonnaire. Cette cellule donnera naissance au tissu nutritif de la graine, l'**albumen**. 5 On appelle **double fécondation** l'union des deux spermatozoïdes à deux noyaux différents du gamétophyte femelle. Cette fécondation fait en sorte que l'albumen se forme seulement dans un ovule où l'oosphère a été fécondée. Ainsi, il n'y a pas de gaspillage de nutriments. À peu près au moment de la double fécondation, le noyau du tube pollinique, l'autre synergide et les cellules antipodales dégénèrent.

### La formation de la graine

6 Après la double fécondation, l'ovule devient une graine. L'ovaire, quant à lui, devient un fruit qui contient la ou les graines (selon que l'ovaire comporte un ou plusieurs ovules), ce qui favorise leur dispersion par le vent ou les animaux. À mesure que le zygote se transforme en embryon, la graine accumule des protéines, des huiles et de l'amidon en quantités variables selon l'espèce. Voilà pourquoi les graines constituent des réserves de nutriments si importantes. C'est l'albumen de la graine qui, au départ, stocke les glucides et les autres nutriments. Mais, selon les espèces, les cotylédons (feuilles embryonnaires) peuvent prendre le relais de cette fonction. Lorsqu'une graine germe, 7 l'embryon devient un nouveau sporophyte. Ce sporophyte mature produit ses propres fleurs et ses propres fruits. Et le cycle

de développement s'achève ainsi. Mais voyons comment un ovule évolue en une graine mature.

### Le développement et la structure de la graine : une étude détaillée

Lorsque la pollinisation et la double fécondation réussissent, une graine commence à se former. Durant ce processus, l'albumen et l'embryon se développent. À maturité, une **graine** est un embryon en dormance entouré de réserves de nourriture et de couches protectrices.

### La formation de l'albumen

La formation de l'albumen commence généralement avant celle de l'embryon. Après la double fécondation, le noyau triploïde de la cellule centrale de l'ovule se divise et forme une « supercellule » multinucléée de consistance laiteuse. Cette masse liquide, appelée albumen, devient multicellulaire au moment où la cytokinèse divise le cytoplasme et élabore des membranes entre les noyaux. Par la suite, ces cellules seulement délimitées par une membrane forment une paroi. L'albumen devient alors solide. Le « lait » et la « chair » de la noix de coco sont des exemples d'albumen liquide et solide, respectivement. La partie blanche gonflée du maïs soufflé est un autre exemple d'albumen. L'albumen de trois céréales seulement (blé, maïs et riz) compte pour une grande partie de l'alimentation humaine.

Chez les céréales et la plupart des monocotylédones ainsi que chez certaines espèces d'eudicotylédones, l'albumen contient aussi des réserves de nutriments destinés à la plantule issue de la germination. Chez d'autres espèces d'eudicotylédones, les réserves de nutriments de l'albumen sont complètement transférées aux cotylédons, qui sont encore à l'intérieur de la graine et y restent tant que celle-ci n'a pas terminé son développement; par conséquent, la graine mature est dépourvue d'albumen.

### La formation de l'embryon

La première division mitotique du zygote est asymétrique et scinde l'oosphère fécondée en deux cellules : l'une basale, l'autre terminale (figure 38.7). La cellule terminale donne naissance à la plus grande partie de l'embryon. La cellule basale continue de se diviser et produit une chaîne de cellules appelée *suspenseur*, qui attache l'embryon à la plante mère. Le suspenseur transfère des nutriments à l'embryon à partir de la plante mère et, chez quelques espèces, à partir de l'albumen. À mesure qu'il allonge, le suspenseur pousse l'embryon plus profondément dans les tissus nourriciers et protecteurs. Pendant ce temps, la cellule terminale se divise à plusieurs reprises et donne naissance à un proembryon (précurseur de l'embryon, non différencié) sphérique attaché au suspenseur. Les cotylédons apparaissent sous la forme de protubérances situées sur le proembryon. Au stade embryonnaire, les eudicotylédones possèdent deux cotylédons et ont la forme d'un cœur.

Peu de temps après l'apparition des ébauches de cotylédons, l'embryon s'allonge. L'apex de la tige embryonnaire, qui contient le méristème apical, est entouré des cotylédons. À l'autre extrémité de l'axe embryonnaire, c'est-à-dire au point d'attache du suspenseur, se forme l'apex de la racine embryonnaire. Après la germination de la graine, et tout au long de la vie de la plante, les méristèmes apicaux situés à l'apex de la tige (ou pousse) et de la racine serviront à la croissance primaire (voir la figure 35.11).

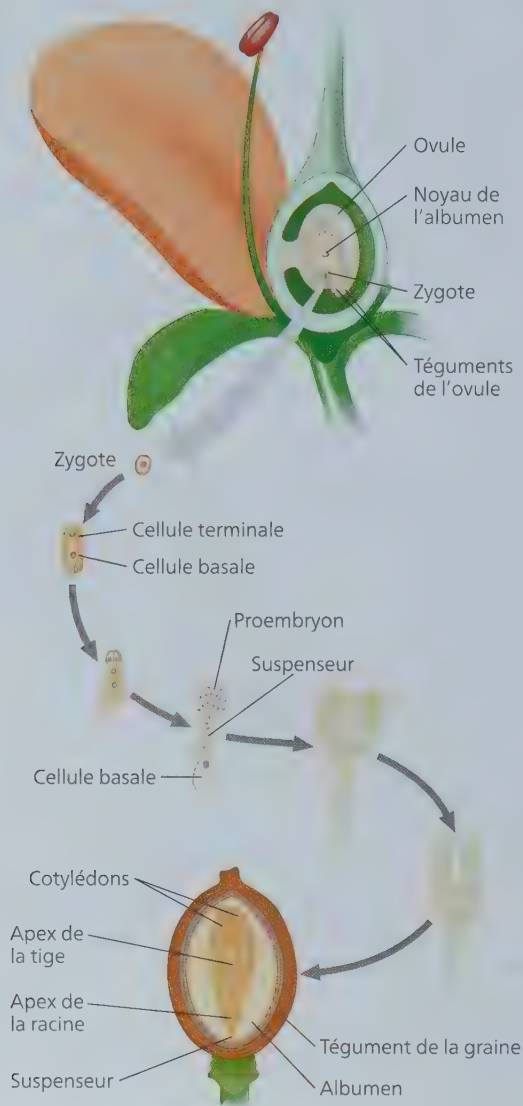
## La structure de la graine mature

Au cours des derniers stades de sa maturation, la graine se déshydrate jusqu'à ce que l'eau ne représente plus que 5 à 15% de sa masse. L'embryon, entouré de sa réserve de nutriments (les cotylédons, l'albumen, ou les deux), entre en **dormance**; il cesse de croître et son métabolisme devient minimal. Un **tégument** épais et protecteur, provenant des téguments de l'ovule, enveloppe l'embryon avec sa réserve de nutriments. Chez certaines espèces, c'est la présence d'un tégument entier plutôt que l'embryon lui-même qui induit la dormance.

Si vous ouvrez une graine de haricot commun (*Phaseolus vulgaris*, une eudicotylédone), vous pouvez voir que l'embryon est constitué d'une structure allongée, l'axe embryonnaire, qui est

### ▼ Figure 38.7 La formation de l'embryon d'une eudicotylédone.

Pendant que l'ovule devient une graine mature et que les téguments qui l'enveloppent s'épaississent et durcissent, le zygote donne naissance à un embryon formé d'organes rudimentaires.



attachée à deux cotylédons épais et charnus (**figure 38.8a**). Au-dessous du point d'attache des cotylédons, l'axe embryonnaire porte le nom d'**hypocotyle** (du grec *hypo*, « au-dessous »). Il se termine par la **radicule**, ou racine embryonnaire. Au-dessus des cotylédons et sous la première paire de feuilles miniatures, l'axe embryonnaire est appelé **épicotyle** (du grec *epi*, « au-dessus »). L'épicotyle, les jeunes feuilles et le méristème apical caulinaire sont appelés ensemble la **gemmule**.

Les cotylédons du haricot commun sont remplis d'amidon avant la germination, car ils ont absorbé les nutriments de l'albumen pendant la formation de la graine. Cependant, dans les graines de certaines espèces d'eudicotylédones, comme le ricin (*Ricinus communis*), la réserve de nutriments reste dans l'albumen. Les cotylédons sont alors très minces (**figure 38.8b**). Ils absorberont les nutriments de l'albumen et les transféreront à l'embryon au cours de la germination de la graine.

L'embryon des monocotylédones comprend un seul cotylédon (**figure 38.8c**). Les graminées, notamment le maïs (*Zea mays*) et le blé (*Triticum sp.*), possèdent un cotylédon spécialisé appelé **scutellum** (du latin *scutella*, « petit bouclier », qui fait référence à la forme du scutellum). Le scutellum a une grande surface en contact avec l'albumen, dont il absorbe les nutriments pendant la germination. L'embryon d'une graminée est entouré de deux gaines protectrices : le **coléoptile**, qui enserre la jeune pousse, et le **coléorhize**, qui recouvre la jeune racine. Les deux structures contribuent à la pénétration du sol après la germination.

## La dormance des graines : une adaptation aux conditions difficiles

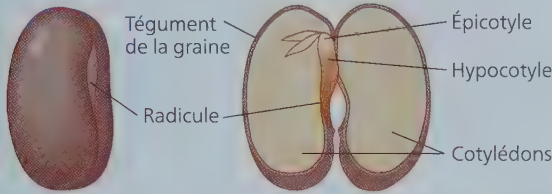
Les conditions environnementales qui rompent la dormance varient selon les espèces. Les graines de certaines espèces germent dès qu'elles se trouvent dans un milieu adéquat. D'autres, même semées dans un milieu favorable, ne sortent de leur dormance que sous l'action d'un stimulus extérieur particulier.

L'exigence de stimulus particuliers pour rompre la dormance augmente les chances que la germination se produise à un moment et dans un endroit favorables pour la plantule. Les graines de nombreuses espèces du désert, par exemple, germent seulement après d'abondantes précipitations. Si elles germaient après une petite averse, le sol serait déjà trop sec au moment de l'émergence des plantules. Dans les régions où les incendies naturels sont fréquents, de nombreuses graines ont besoin d'une chaleur intense ou de fumée pour sortir de leur dormance. Les jeunes plants apparaissent alors après qu'un feu a éliminé la végétation concurrente. Dans les régions où l'hiver est rigoureux, les graines doivent subir une longue exposition au froid avant de germer. Les graines semées pendant l'été ou l'automne ne germent qu'au printemps suivant. Les plantules bénéficient ainsi d'une longue saison de croissance avant l'hiver. Certaines petites graines, comme celles de certaines variétés de laitue (*Lactuca sp.*), ont besoin de lumière pour germer. Elles ne sortent de leur dormance que si on les sème assez près de la surface pour qu'elles puissent émerger du sol. Certaines graines sont recouvertes d'un tégument qui doit être chimiquement dégradé par les sucs digestifs d'animaux. Par conséquent, elles germent souvent loin de la plante mère après avoir été déposées avec les matières fécales de ces animaux.

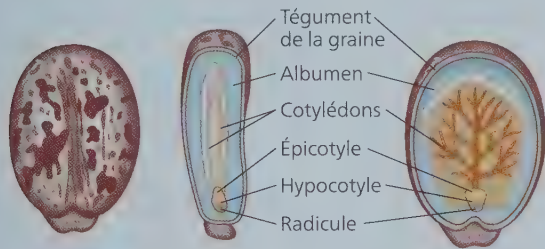
Le laps de temps pendant lequel une graine en dormance reste viable et apte à la germination varie généralement de

quelques jours à quelques dizaines d'années ou plus, suivant l'espèce et les conditions environnementales. La graine la plus ancienne ayant donné une plante viable provient d'un dattier (*Phoenix dactylifera*) âgé de 2 000 ans; elle a été trouvée dans le palais d'Hérode, en Israël, et son âge a été confirmé par une datation au carbone 14. La plupart des graines peuvent encore germer après un an ou deux, jusqu'à l'apparition de conditions favorables à leur germination. Le sol contient une réserve de graines non germées qui peuvent s'être accumulées depuis des années. C'est l'une des raisons qui expliquent la reprise si rapide de la végétation après un incendie, une sécheresse, une inondation ou une autre perturbation du milieu.

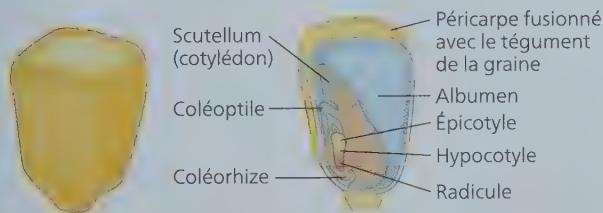
▼ **Figure 38.8** La structure de différentes graines.



(a) **Le haricot commun (*Phaseolus vulgaris*), une eudicotylédone pourvue de cotylédons épais.** Les cotylédons charnus du haricot emmagasinent les nutriments provenant de l'albumen, qu'ils ont absorbés avant la germination de la graine.



(b) **Le ricin (*Ricinus communis*), une eudicotylédone pourvue de cotylédons minces.** Les cotylédons étroits et membraneux (illustrés de côté et de face) absorbent les nutriments de l'albumen au moment de la germination.



(c) **Le maïs (*Zea mays*), une monocotylédone.** Comme toutes les graines de monocotylédones, la graine du maïs a un seul cotylédon. Le maïs et d'autres graminées ont un gros cotylédon appelé scutellum. La pousse rudimentaire est enveloppée dans une structure nommée coléoptile, et le coléorhize recouvre la jeune racine.

**FAITES DES LIENS** ► En plus du nombre de cotylédons, en quoi la structure des monocotylédones et des eudicotylédones diffère-t-elle? (Voir la figure 30.16.)

**HABILETÉS VISUELLES** ► Quelle graine mûre ne renferme pas d'albumen? Pourquoi?

## De la graine à la plante mature: le développement du sporophyte

Lorsque les conditions environnementales sont propices à la croissance, la dormance de la graine cesse et la germination débute. On assiste alors à la croissance des tiges, des feuilles et des racines, et, plus tard, à la floraison.

### La germination des graines

La germination de la graine est déclenchée par l'**imbibition**, qui est l'absorption d'eau causée par le faible potentiel hydrique de la graine sèche. Sous l'effet de l'eau, la graine se gonfle et le tégument se fend. L'embryon subit alors des changements qui réactivent sa croissance. Par la suite, des enzymes dégradent les réserves contenues dans l'albumen ou dans les cotylédons, et les nutriments sont acheminés vers les régions en croissance de l'embryon.

Le premier organe qui émerge de la graine est la radicule, ou racine embryonnaire. Le développement d'un système racinaire permet d'ancrer la plantule dans le sol et de lui assurer l'apport en eau nécessaire à l'expansion des cellules. Cet approvisionnement est indispensable avant l'étape suivante, quand l'apex de la tige émergera du sol pour affronter des conditions plus sèches. Chez le haricot et de nombreuses autres eudicotylédones, par exemple, l'hypocotyle s'incurve, et la croissance le pousse hors du sol (**figure 38.9a**). Sous l'effet de la lumière, l'hypocotyle se redresse, les cotylédons se séparent, et l'épicotyle délicat, alors exposé, étend ses premières vraies feuilles (distinctes des cotylédons, qui sont des « feuilles embryonnaires »). Celles-ci grandissent, verdissent et commencent à fabriquer des substances nutritives grâce à la photosynthèse. Les cotylédons flétrissent et tombent de la plantule, car l'embryon a consommé leur réserve de nutriments.

Chez certaines monocotylédones, comme le maïs et d'autres graminées, les graines se frayent un passage d'une autre façon lors de la germination (**figure 38.9b**). Le coléoptile émerge du sol et atteint l'air libre. Puis, l'apex de la tige croît vers le haut dans le conduit formé par le coléoptile tubulaire et en transperce l'extrémité afin d'émerger.

### La croissance et la floraison

Dès que la graine a germé et mis en route la photosynthèse, l'essentiel des ressources de la plante vont servir à la croissance des tiges, des feuilles et des racines (c'est la phase de *croissance végétative*). Ce développement, qui inclut les croisances primaire et secondaire, est le fait des cellules méristématiques (voir le concept 35.2). Durant cette étape, il s'agit de réaliser le maximum de photosynthèse et de développement avant de passer à la phase de reproduction associée à la floraison.

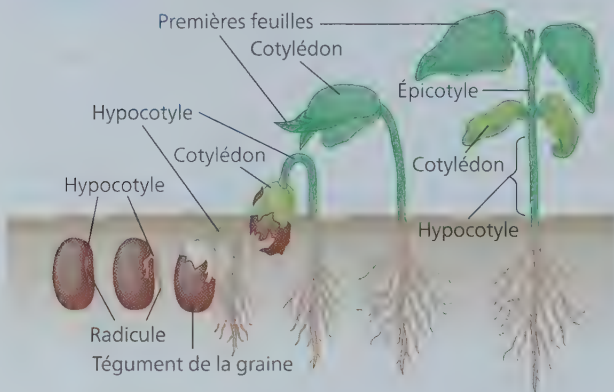
Les fleurs d'une espèce de plante donnée apparaissent généralement de façon soudaine et simultanée à une période déterminée de l'année. Une telle synchronisation est propice aux croisements, le principal avantage de la reproduction sexuée. La formation de la fleur exige un changement développemental au niveau du méristème de la région apicale, qui passe du mode de croissance végétatif au mode reproductif. La transition vers un *méristème floral* est déclenchée sous l'action d'une combinaison de facteurs environnementaux (comme la longueur du jour) et de signaux internes (voir le concept 39.3). Une fois enclenchée la transition vers la floraison, l'ordre d'émergence de chaque organe détermine s'il se différenciera en sépale, en pétale, en étamine ou en carpelle (voir la figure 35.36).

## La structure et la fonction des fruits

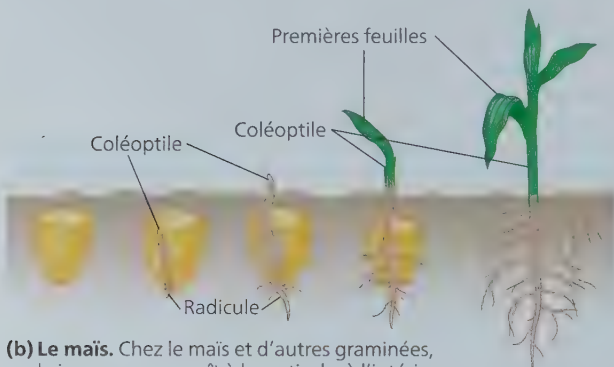
Avant qu'une graine puisse germer et devenir une plante mature, elle doit être déposée dans un sol propice à son développement. Les fruits jouent ici un rôle majeur. Un **fruit** est l'ovaire mature d'une fleur. Alors que les ovules deviennent des graines, l'ovaire de la fleur produit un fruit (**figure 38.10**). Le fruit protège les graines et, à maturité, facilite leur dissémination par le vent ou des animaux. La fécondation déclenche des changements dans les concentrations de régulateurs de croissance qui provoquent la transformation de l'ovaire en fruit. En l'absence de pollinisation, la fleur ne devient habituellement pas un fruit; elle flétrit et tombe.

Pendant la formation du fruit, la paroi de l'ovaire devient le *péricarpe*, la paroi épaisse du fruit qui entoure la ou les graines. Dans certains fruits, comme les gousses de soja (*Glycine max*), la paroi de l'ovaire s'assèche complètement à maturité, tandis que dans d'autres fruits, comme le raisin (*Vitis sp.*), elle demeure charnue. Dans d'autres fruits encore, comme la pêche (*Prunus persica*), la portion intérieure de l'ovaire devient très dure (noyau), tandis que le reste de l'ovaire demeure charnu. Les autres parties de la fleur flétrissent et tombent au fur et à mesure que l'ovaire croît.

▼ **Figure 38.9** Deux types de germination.



(a) **Le haricot commun.** Chez le haricot commun, le redressement de l'hypocotyle entraîne les cotylédons hors du sol.



(b) **Le maïs.** Chez le maïs et d'autres graminées, la jeune pousse croît à la verticale, à l'intérieur du coléoptile en forme de tube.

**HABILÉTÉS VISUELLES** ► Comment les plantules de haricot et de maïs protègent-elles leurs systèmes caulinaires pendant qu'elles sortent du sol?

On classe les fruits en plusieurs catégories, selon leur origine florale. La plupart sont formés par un seul carpelle ou plusieurs carpelles fusionnés; ce sont les **fruits simples** (**figure 38.11a**). Les **fruits agrégés** sont des fruits formés par une seule fleur possédant plus d'un carpelle, chaque carpelle formant un mini-fruit (**figure 38.11b**). Ces mini-fruits sont regroupés sur un seul réceptacle, comme dans le cas des framboises (*Rubus idaeus*) et des fraises (*Fragaria sp.*). Quant aux **fruits multiples**, ils sont issus d'une inflorescence, un ensemble de fleurs formant un regroupement serré. Quand elles commencent à épaissir, les parois des nombreux ovaires fusionnent et deviennent un seul et même fruit. C'est le cas de l'ananas (*Ananas comosus*, **figure 38.11c**).

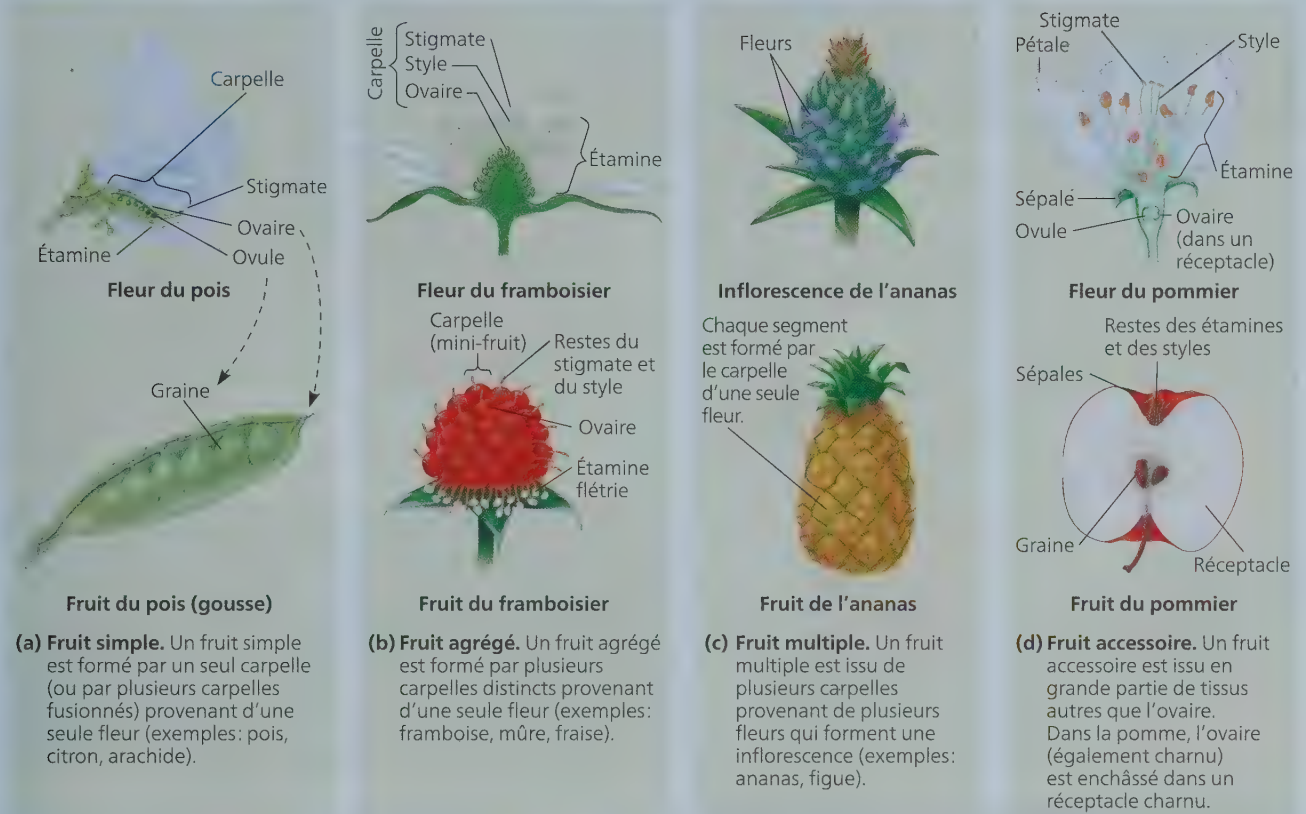
Chez certaines angiospermes, d'autres pièces florales contribuent à ce qu'on appelle communément le fruit. Ces **fruits** sont dits **accessoires** ou encore faux-fruits. Dans les fleurs du pommier (*Malus sp.*), par exemple, l'ovaire est enchâssé dans le réceptacle, et la partie charnue de ce fruit simple est principalement formée par le réceptacle hypertrophié; seul le centre de la pomme se développe à partir de l'ovaire (**figure 38.11d**). La fraise est un autre exemple: il s'agit d'un fruit agrégé composé d'un réceptacle hypertrophié dans lequel sont partiellement enchâssés de minuscules fruits à une seule graine (akènes).

Habituellement, le fruit mûrit au moment où les graines qu'il contient terminent leur formation. Alors que le mûrissement d'un fruit sec comme la gousse de soja suppose la sénescence (vieillesse) et le dessèchement des tissus, le mûrissement d'un fruit charnu est un processus plus élaboré. Des interactions hormonales complexes produisent un fruit comestible qui attire les animaux susceptibles de disséminer les graines. La « pulpe » du fruit ramollit sous l'action d'enzymes qui dégradent les constituants de la paroi cellulaire. Généralement, la couleur passe du vert à une couleur plus voyante au travers des feuilles. Le fruit devient de plus en plus sucré, au fur et à mesure que les acides organiques ou l'amidon se transforment en glucides, dont la concentration peut atteindre 20% dans un fruit mûr. La **figure 38.12** illustre plus en détail quelques mécanismes de dissémination des graines et des fruits.

Dans la présente section, nous avons étudié les caractéristiques propres à la reproduction sexuée chez les angiospermes: les fleurs, la double fécondation et les fruits. Nous nous pencherons maintenant sur la reproduction asexuée.

▼ **Figure 38.10** La fleur qui devient fruit. Après la fécondation des fleurs, comme celles du raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*), les étamines et les pétales tombent, les stigmates et les styles se fanent, et les parois des ovaires qui abritent les graines en développement gonflent et forment des fruits. Les graines en développement et les fruits sont d'importants organes cibles qui se chargent de sucres et d'autres glucides produits par la plante.





**(a) Fruit simple.** Un fruit simple est formé par un seul carpelle (ou par plusieurs carpelles fusionnés) provenant d'une seule fleur (exemples: pois, citron, arachide).

**(b) Fruit agrégé.** Un fruit agrégé est formé par plusieurs carpelles distincts provenant d'une seule fleur (exemples: framboise, mûre, fraise).

**(c) Fruit multiple.** Un fruit multiple est issu de plusieurs carpelles provenant de plusieurs fleurs qui forment une inflorescence (exemples: ananas, figue).

**(d) Fruit accessoire.** Un fruit accessoire est issu en grande partie de tissus autres que l'ovaire. Dans la pomme, l'ovaire (également charnu) est encastré dans un réceptacle charnu.

RETOUR SUR LE CONCEPT **38.1**

- Établissez la différence entre la pollinisation et la fécondation.
- ET SI ?** ► Si les fleurs avaient des styles plus courts, les tubes polliniques atteindraient plus facilement le sac embryonnaire. Proposez une explication justifiant l'apparition de très longs styles chez la plupart des plantes à fleurs.
- FAITES DES LIENS** ► Est-ce que le cycle de développement des humains comporte des structures analogues aux gamétophytes des végétaux ? Expliquez votre réponse. (Voir les figures 13.5 et 13.6.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **38.2**

## Les plantes à fleurs se reproduisent par voie sexuée, asexuée, ou les deux

Durant la **reproduction asexuée**, un seul individu produit une descendance sans recourir à l'union d'une oosphère et d'un spermatozoïde. Il en résulte un clone, c'est-à-dire un individu génétiquement identique à l'organisme parental. La reproduction asexuée est courante chez les angiospermes et d'autres végétaux ; pour certaines espèces, il s'agit du principal mode de reproduction.

## Les mécanismes de la reproduction asexuée

Chez les végétaux, la reproduction asexuée est un corollaire de l'aptitude à la croissance indéfinie. Les méristèmes, constitués de cellules en division, non différenciées, sont capables de maintenir et de reprendre indéfiniment la croissance (voir le concept 35.2). De plus, les cellules parenchymateuses réparties dans toute la plante peuvent se diviser et se différencier en divers types de cellules spécialisées. Cela permet à la plante de régénérer des parties perdues. Ainsi, des fragments de racine ou de tige détachés de certaines plantes ont la capacité de reconstituer des individus entiers ; par exemple, chacun des morceaux de pomme de terre (*Solanum tuberosum*) possédant un « œil » (un bourgeon) peut devenir une plante entière. Le **bouturage**, la séparation d'une plante mère en parties qui redonneront des plantes entières, est l'un des modes les plus répandus de reproduction asexuée. Les plantules adventives sur les feuilles de *Kalanchoe* constituent un exemple d'un type inhabituel de bouturage (voir la figure 35.7). Dans d'autres cas, le système racinaire d'une seule plante mère, comme le peuplier (*Populus sp.*), produit de nombreuses pousses adventives qui deviennent des systèmes caulinaires distincts (**figure 38.13**). Dans l'État de l'Utah, aux États-Unis, on estime que le clone d'un peuplier est composé de 47 000 tiges d'arbres génétiquement identiques. Bien qu'il soit probable que certaines connexions du système racinaire aient été coupées, ce qui isole certains arbres du reste du clone, chaque arbre partage toujours un génome commun.

La vie d'une plante dépend de la fertilité du sol où elle croît. Mais une graine qui tombe sous la plante mère et y germe aura peu de chances de remporter la compétition pour les nutriments. La prospérité d'une plante suppose la dissémination des graines sur un plus vaste territoire. À cet égard, les plantes doivent compter à la fois sur des agents de dissémination biotique et sur des agents de dissémination abiotiques, comme l'eau et le vent.

### La dissémination par le vent

► D'une envergure de 12 cm, les graines ailées d'une cucurbitacée d'Asie, la grande zanonie (*Alsomitra macrocarpa*), planent dans l'air de la forêt tropicale humide en décrivant de larges cercles quand elles sont libérées.

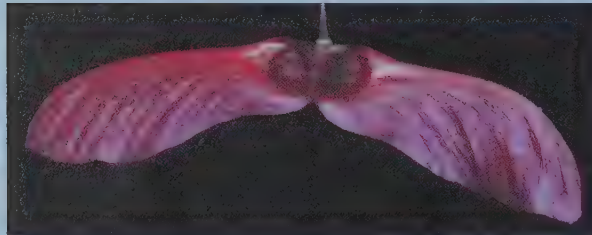


◀ Les virevoltants (ou *tumbleweeds*) se séparent de la racine et roulent sur le sol en répandant leurs graines.



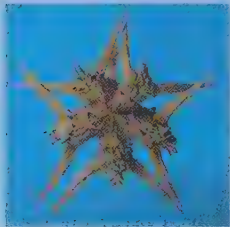
Fruit du pissenlit officinal (akène)

▲ Certains fruits et graines sont attachés à des «parachutes» en forme de parapluies composés d'enchevêtrements complexes de poils et souvent produits en grappes gonflées. Le moindre souffle de vent transporte en altitude ces «graines» de pissenlit officinal (qui sont en fait des akènes, des fruits secs à une seule graine).



◀ Le fruit ailé de l'érable (*Acer sp.*) tourne comme une pale d'hélicoptère, ce qui ralentit sa descente et augmente ses chances d'être transporté plus loin par des vents horizontaux.

### La dissémination par les animaux



◀ Les épines acérées, semblables à des clous, du fruit du tribule terrestre (*Tribulus terrestris*, également appelé croix-de-Malte) peuvent percer un pneu de vélo et blesser les animaux, y compris les humains. Lorsque ces «clous» douloureux sont enlevés et rejetés, les graines sont disséminées.



◀ Certains animaux, comme les écureuils (famille des sciuridés), cachent des graines ou des fruits dans le sol. Si l'animal meurt ou oublie la cachette, les graines enterrées sont bien placées pour germer.

► Les graines des fruits comestibles sont souvent disséminées par les matières fécales, comme celles de l'ours noir (*Ursus americanus*) illustrées ci-contre. Ce mode de dissémination peut transporter des graines loin de la plante mère.

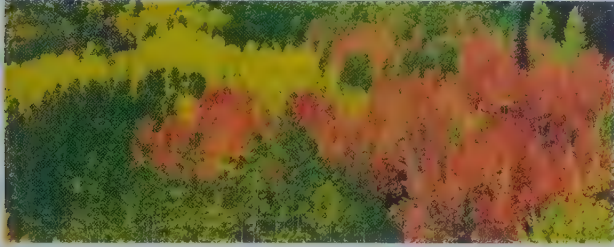


► Des substances chimiques attirent les fourmis vers des graines munies d'un élaïosome (excroissance riche en acides gras, en acides aminés et en glucides). Les fourmis transportent la graine dans leur nid souterrain, où l'élaïosome (la partie de couleur pâle illustrée ci-contre) est détaché et consommé par les larves. En raison de sa taille, de sa forme encombrante ou de son revêtement dur, ce qui reste de la graine est habituellement laissé intact dans le nid, où elle germe.



### ▼ Figure 38.13 La reproduction asexuée chez les peupliers.

Certains boisés de peupliers (*Populus sp.*), comme ceux-ci, comptent des milliers d'arbres qui se sont formés par reproduction asexuée à partir du système racinaire d'un seul parent. Le boisé est donc un clone. Des différences génétiques entre les boisés issus de parents différents se traduisent par le fait que les arbres prennent leurs couleurs automnales à des moments différents.



Le pissenlit et plusieurs autres espèces végétales ont développé un mode de reproduction asexuée différent. Ces végétaux peuvent parfois produire des graines sans pollinisation ni fécondation. Cette production asexuée de graines est appelée **apomixie** (d'un mot grec signifiant « loin du mélange »). Ce mot fait référence à l'absence d'union ou, en réalité, à l'absence de production du spermatozoïde et de l'oosphère. À la place, une cellule diploïde de l'ovule donne naissance à l'embryon, et les ovules deviennent des graines ; puis, dans le cas du pissenlit, les fruits sont disséminés par le vent. Le clonage par reproduction asexuée s'accompagne donc, chez ces végétaux, d'une adaptation qui est généralement associée à la reproduction sexuée, soit la dissémination des graines. Si les sélectionneurs de végétaux (ou phytogénéticiens) s'intéressent autant à l'introduction de l'apomixie dans les cultures hybrides, c'est parce qu'elle permettrait aux plantes hybrides de transmettre dans leur intégrité les génomes souhaités à leur descendance.

## La reproduction asexuée et la reproduction sexuée : avantages et inconvénients

**ÉVOLUTION** La reproduction asexuée ne requiert aucun pollinisateur, ce qui constitue un avantage. Ce mode de reproduction peut être avantageux dans les situations où des plantes d'une même espèce sont clairsemées et qu'il est peu probable qu'elles reçoivent la visite du même pollinisateur. Une plante qui se reproduit de manière asexuée transmet son patrimoine génétique entier à sa descendance, alors qu'une plante qui se reproduit de manière sexuée transmet seulement la moitié de ses allèles. Si une plante est parfaitement adaptée à un milieu, la reproduction asexuée peut être avantageuse puisqu'une plante vigoureuse peut engendrer de nombreuses copies d'elle-même et, si les conditions du milieu demeurent stables, ces descendants seront eux aussi génétiquement bien adaptés aux conditions dans lesquelles le parent s'est développé.

La reproduction asexuée qui repose sur la croissance végétative des tiges, des feuilles ou des racines est appelée **multiplication végétative**. Généralement, les descendants issus d'une multiplication végétative sont plus résistants que les plantules issues de la reproduction sexuée. La germination des graines, au contraire, est une étape précaire dans la vie d'une plante. La graine vigoureuse donne naissance à une plantule fragile qui doit affronter des prédateurs, des parasites, le vent et d'autres

dangers. Dans la nature, très peu de plantules survivent jusqu'à devenir elles-mêmes des parents. La production d'un grand nombre de graines compense les risques encourus pour la survie individuelle et donne à la sélection naturelle un grand nombre de variations génétiques à explorer. Cependant, c'est un mode de reproduction coûteux sur le plan des ressources utilisées par la floraison et la fructification.

Dans un milieu instable où les agents pathogènes en évolution et d'autres conditions changeantes nuisent à la survie et au succès de la reproduction, la reproduction sexuée peut être avantageuse, car elle assure la diversification génétique des descendants et des populations. La reproduction asexuée, au contraire, engendre une uniformité génotypique qui représente un risque d'extinction locale, advenant une modification catastrophique de l'environnement, comme une nouvelle souche d'un agent pathogène ou une nouvelle maladie. En outre, les graines (presque toujours issues de la reproduction sexuée) facilitent la dissémination des descendants en des endroits plus éloignés. Enfin, la dormance des graines permet de suspendre la croissance jusqu'à ce que les conditions du milieu deviennent favorables. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous utiliserez des données pour déterminer les espèces de mimules (*Mimulus spp.*) qui se reproduisent essentiellement par voie asexuée et celles qui se reproduisent surtout par voie sexuée.

Même si la reproduction sexuée entre deux plantes génétiquement différentes produit une plus grande diversité génétique de la descendance, certaines plantes, comme le pois, ont recours à l'autofécondation. Ce processus peut être souhaitable chez certaines espèces en culture, car il garantit que chaque ovule deviendra une graine. Cependant, de nombreuses angiospermes ont acquis des mécanismes qui entravent ou empêchent l'autofécondation, comme nous l'expliquerons dans la section suivante.

## Les mécanismes empêchant l'autofécondation

Les divers mécanismes qui empêchent l'autofécondation contribuent à la diversité génétique en faisant en sorte que le spermatozoïde et l'oosphère proviennent de parents différents. Dans le cas d'espèces **dioïques**, les plantes ne peuvent pas s'autoféconder parce que chaque individu possède des fleurs qui sont soit pourvues d'étamines, c'est-à-dire staminées (sans pistil), soit pourvues d'un pistil, c'est-à-dire pistillées (sans étamines) (**figure 38.14a**). D'autres plantes ont des fleurs dont les étamines et le pistil atteignent la maturité à des moments différents. D'autres encore ont des fleurs dont la morphologie est telle que l'animal pollinisateur a peu de chances de transporter le pollen des anthères au stigmate de la même fleur (**figure 38.14b**). Cependant, le mécanisme qui empêche le plus souvent l'autofécondation est l'**auto-incompatibilité** (ou autostérilité), soit la capacité qu'ont les végétaux de rejeter leur propre pollen ou celui d'un proche parent. Ainsi, quand un grain de pollen se pose sur le stigmate du même individu, un processus biochimique l'empêche de terminer son développement et de féconder l'oosphère. Cette réaction qu'on observe chez les végétaux est analogue à la réponse immunitaire des animaux, dans la mesure où les organismes peuvent distinguer les cellules du « soi » des cellules du « non-soi ». Notons cependant une différence importante : le système immunitaire animal rejette le « non-soi », comme c'est le cas lorsqu'il se mobilise pour défendre l'organisme contre un agent pathogène ou essaie de rejeter un organe

Utiliser des corrélations positives et négatives pour interpréter des données

■ LES MIMULES DÉPENSENT-ELLES LA MÊME ÉNERGIE POUR SE REPRODUIRE PAR VOIE SEXUÉE QUE PAR VOIE ASEXUÉE ? ■

Au cours de sa vie, une plante ne peut absorber qu'une quantité finie de ressources et d'énergie, qu'elle doit utiliser de son mieux pour répondre à ses besoins (besoins élémentaires, croissance, défense et reproduction). Des chercheurs ont examiné comment cinq espèces de mimules (du genre *Mimulus*) utilisent leurs ressources pour se reproduire par voie sexuée et par voie asexuée.

■ MÉTHODE ■

Après avoir cultivé des plants de chaque espèce dans des pots séparés, à l'air libre, les chercheurs ont calculé des moyennes pour les quantités suivantes: volume de nectar, concentration du nectar, nombre de graines produites par fleur et nombre de fois que les plantes ont été butinées par des colibris à queue large (*Selasphorus platycercus*; voir la photo). À l'aide de plants cultivés dans une serre, les chercheurs ont calculé le nombre moyen de branches racinées par gramme de pousses fraîches de chaque espèce. Le terme *branches racinées* fait référence à la reproduction asexuée par les tiges horizontales qui forment des racines.



■ RÉSULTATS ■

Espèce	Volume de nectar (µL)	Concentration du nectar (poids du sucrose/poids total, en %)	Nombre de graines par fleur	Nombre de visites par fleur	Branches racinées par gramme de pousses fraîches
<i>M. rupestris</i>	4,93	16,6	2,2	0,22	0,673
<i>M. eastwoodiae</i>	4,94	19,8	25,0	0,74	0,488
<i>M. nelson</i>	20,25	17,1	102,5	1,08	0,139
<i>M. verbenaceus</i>	38,96	16,9	155,1	1,26	0,091
<i>M. cardinalis</i>	50,00	19,9	283,7	1,75	0,069

Source des données: S. Sutherland et R. K. Vickery, Jr., Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Minulus*. *Oecologia* 76: 330-335 (1998).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Une corrélation est une façon de décrire la relation entre deux variables. Dans une corrélation positive, les valeurs de la seconde variable augmentent à mesure que les valeurs de la première variable augmentent. Dans une corrélation négative, les valeurs de la seconde variable diminuent à mesure que les valeurs de la première variable augmentent. Il peut aussi n'y avoir aucune corrélation entre deux variables. Si des chercheurs savent comment deux variables sont corrélées, ils peuvent faire une prédiction au sujet d'une des variables à partir de ce qu'ils savent de l'autre variable. (a) Quelle(s) variable(s) montre(nt) une corrélation positive avec le volume de nectar produit par le genre *Mimulus*? (b) Quelle(s) variable(s) montre(nt) une corrélation négative? (c) Pour quelle(s) variable(s) y a-t-il absence de corrélation nette?
2. (a) Quelles espèces de *Mimulus* considéreriez-vous comme des espèces se reproduisant surtout par voie asexuée? Pourquoi? (b) Quelles espèces de *Mimulus* considéreriez-vous comme des espèces se reproduisant surtout par voie sexuée? Pourquoi?
3. (a) Quelle espèce s'en tirerait probablement mieux en présence d'un agent pathogène qui infecterait toutes les espèces de *Mimulus*? (b) Quelle espèce s'en tirerait mieux si un agent pathogène était la cause d'un déclin des populations de colibris à queue large?

greffé (voir le concept 43.3). Inversement, chez les végétaux, l'auto-incompatibilité rejette le « soi ».

Les scientifiques ont commencé à comprendre les mécanismes moléculaires de l'auto-incompatibilité. La reconnaissance du pollen du « soi » fait intervenir les gènes responsables de l'auto-incompatibilité, appelés gènes *S*. Dans le patrimoine génétique d'une population particulière, le gène *S* peut présenter des douzaines d'allèles différents. S'il a un allèle qui correspond à un allèle du stigmate sur lequel il se pose, un grain de pollen ne germera pas ou ne produira pas de tube pollinique dans le style de l'ovaire. Il existe deux types d'auto-incompatibilité: l'auto-incompatibilité gamétophytique ou l'auto-incompatibilité sporophytique.

Dans l'auto-incompatibilité gamétophytique, c'est l'allèle *S* du génome du pollen (génération haploïde) qui régit l'inhibition de la fécondation. Par exemple, un grain de pollen  $S_1$  issu d'un sporophyte parental  $S_1S_2$  ne pourra pas féconder les

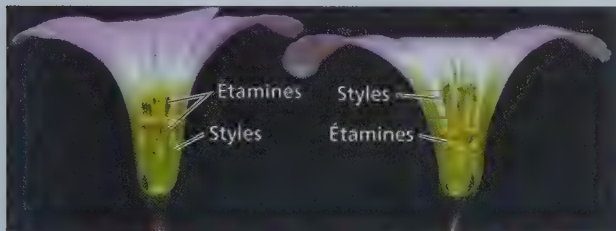
oosphères d'une fleur  $S_1S_2$ , mais pourra féconder une fleur  $S_2S_3$ . À titre de comparaison, un grain de pollen  $S_2$  ne pourrait féconder aucune de ces deux fleurs. Chez certaines espèces, cette auto-incompatibilité provoque la destruction enzymatique de l'ARN cytoplasmique à l'intérieur du tube pollinique. Les ribonucléases, ou RNases, sont des enzymes qui sont produites par le style du carpelle et qui pénètrent dans le tube pollinique. Mais elles ne peuvent en détruire l'ARN que si le pollen est du type « soi ».

Dans l'auto-incompatibilité sporophytique, la fécondation est inhibée par les produits géniques de l'allèle *S* dans les tissus du sporophyte parental (génération diploïde). Par exemple, ni le grain de pollen  $S_1$  ni le grain de pollen  $S_2$  issus d'un sporophyte parental  $S_1S_2$  ne féconderont les oosphères d'une fleur  $S_1S_2$  ou  $S_2S_3$  en raison du tissu parental  $S_1S_2$  attaché à la paroi du pollen. Ce type d'incompatibilité active une voie de transduction du signal dans les cellules épidermiques du stigmate qui empêche la germination du grain de pollen.

▼ **Figure 38.14** Quelques adaptations florales empêchant l'autofécondation.



(a) Certaines espèces, comme la sagittaire à larges feuilles (*Sagittaria latifolia*), sont dioïques; elles possèdent des plants qui ne produisent que des fleurs staminées (fleurs mâles, à gauche) ou que des fleurs pistillées (fleurs femelles, à droite).



Fleur brévistylée

Fleur longistylée

(b) Certaines espèces, comme l'oxalide alpine (*Oxalis alpina*), produisent deux types de fleurs sur des individus différents: les fleurs brévistylées, qui possèdent de courts styles et de longues étamines, et les fleurs longistylées, pourvues de longs styles et de courtes étamines. Un insecte qui cherche du nectar sera recouvert de pollen sur différentes parties de son corps selon le type de fleur. Le pollen qu'il recueillera sur une fleur brévistylée sera déposé sur les stigmates d'une fleur longistylée, et vice versa.

La recherche sur les mécanismes de l'auto-incompatibilité pourrait avoir des applications en agriculture. Les sélectionneurs croisent souvent deux lignées différentes de plantes cultivées afin de combiner leurs meilleures qualités et de contrer la perte de vigueur pouvant souvent résulter d'une consanguinité (*inbreeding*) excessive. Pour empêcher l'autofécondation des deux lignées, ils doivent soit extraire laborieusement les anthères des plantes mères qui fournissent les graines (comme l'a fait Mendel), soit utiliser des lignées mâles stériles de plantes cultivées, si elles existent. Si le génie génétique permet un jour de rendre à certaines variétés de plantes de culture leur autocompatibilité, les obstacles à l'hybridation commerciale de leurs graines pourraient disparaître.

## La totipotence, la multiplication végétative et la culture de tissus

Dans un organisme multicellulaire, toute cellule capable de se diviser et de produire par voie asexuée un clone de l'organisme parental est dite **totipotente**. La totipotence existe chez beaucoup de végétaux, principalement mais non exclusivement dans leurs tissus méristématiques. C'est sur cette propriété de totipotence que reposent la plupart des techniques utilisées par les humains pour cloner des plantes.

## La propagation végétative et la greffe

La multiplication végétative a lieu naturellement chez beaucoup de plantes, mais on peut souvent la favoriser ou la déclencher. Le bouturage est un procédé de reproduction asexuée qu'on utilise pour la plupart des plantes d'intérieur, des arbustes et arbrisseaux ornementaux et des arbres fruitiers. Il consiste à couper une partie de plante (tige, rameau, racine ou feuille), appelée bouture. Sur l'extrémité coupée d'une bouture de tige se forme une masse de cellules peu spécialisées semblable à du tissu parenchymateux plus ou moins organisé appelée **cal**, à partir de laquelle poussent ensuite des racines adventives. Si la bouture de tige comprend un nœud, les racines adventives poussent sans qu'un cal se soit formé. Pour certaines plantes, dont les violettes africaines (*Saintpaulia spp.*), on peut utiliser des boutures de feuilles. Pour d'autres, on prélève les boutures sur des tiges spécialisées contenant des réserves nutritives, comme les tubercules de pomme de terre (*Solanum tuberosum*). La poire Bartlett et la pomme Red Delicious sont des exemples de variétés qui ont été propagées par voie asexuée depuis plus de 150 ans.

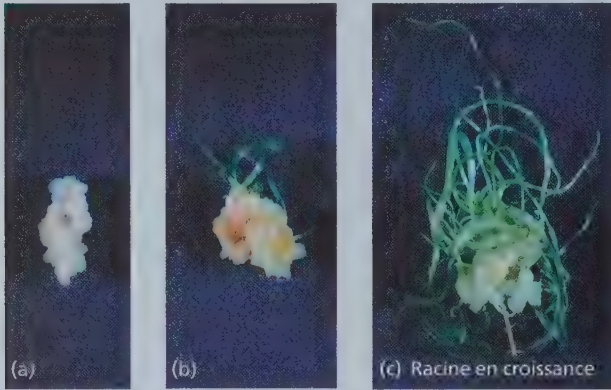
La greffe, elle, consiste à joindre de façon permanente un jeune rameau d'une plante et une tige d'une autre plante. Habituellement réservée aux individus d'espèces étroitement apparentées, la greffe permet de réunir chez un seul individu les meilleures caractéristiques d'espèces ou de variétés différentes. On appelle **porte-greffe** la plante qui fournit le système racinaire, et **greffon** le jeune rameau destiné à greffer. Par exemple, les viticulteurs greffent des vignes françaises qui produisent des raisins de qualité supérieure sur des porte-greffes dont la variété produit des raisins de qualité inférieure, mais qui sont résistantes à certains agents pathogènes du sol. Le matériel génétique du greffon détermine la qualité du fruit. Durant la greffe, un cal se forme d'abord entre les deux extrémités du porte-greffe et du greffon. La différenciation cellulaire achève ensuite l'unification fonctionnelle des individus greffés.

## Le clonage in vitro et les techniques analogues

Les phytobiologistes ont recours à des techniques *in vitro* pour cloner des plantes à des fins de recherche ou pour l'horticulture. On peut obtenir des individus entiers à partir de petits morceaux de tissu prélevés sur la plante mère ou même de cellules parenchymateuses cultivées dans un milieu artificiel contenant des nutriments et des régulateurs de croissance. Les cellules ou les tissus peuvent provenir de n'importe quelle partie d'une plante, mais la croissance peut varier selon la partie de la plante, l'espèce et le milieu artificiel. Dans certains milieux, les cellules se divisent et forment un cal de cellules totipotentes indifférenciées (**figure 38.15a**). Lorsque les concentrations de régulateurs de croissance et de nutriments sont bien dosées, un cal peut faire germer des pousses et des racines possédant des cellules complètement différenciées (**figures 38.15b et 38.15c**). Au besoin, on repique alors les plantules ainsi obtenues dans le sol, où leur croissance se poursuit. On peut obtenir des milliers de copies d'une plante en subdivisant les cals. Cette technique s'applique à la multiplication des orchidées, ainsi que d'une grande variété d'arbres et d'arbustes.

La culture de tissus végétaux est importante pour l'élimination de virus modérément pathogènes qui peuvent nuire aux variétés à multiplication végétative. Même lorsque la présence de ces virus n'est pas manifeste, une infection peut nuire

▼ **Figure 38.15** Le clonage d'un plant d'ail. (a) La racine d'un bulbe d'ail (*Allium sativum*) a donné naissance à cette culture de cal, c'est-à-dire une masse de cellules totipotentes indifférenciées. (b) et (c) La différenciation d'un cal en plantule dépend de la quantité de nutriments et des concentrations de régulateurs de croissance dans le milieu artificiel, comme on peut le voir dans ces cultures de différentes durées de croissance.



considérablement au volume ou à la qualité des récoltes. Les plants de fraises, par exemple, sont sensibles à plus de 60 virus; en général, on doit remplacer les plants chaque année à cause d'une infection virale. Toutefois, comme les méristèmes apicaux échappent souvent à l'infection, on peut les exciser et les utiliser pour produire des tissus sains à cultiver.

La culture cellulaire végétale facilite également l'étude des végétaux en génie génétique. En effet, la plupart des techniques d'introduction de gènes étrangers dans des plantes nécessitent tout d'abord des cellules végétales ou de petits morceaux de tissu végétal. La culture cellulaire végétale permet aux chercheurs d'obtenir des plantes modifiées génétiquement (transgéniques) à partir d'une seule cellule contenant de l'ADN étranger. Au chapitre 20, nous traitons en détail des techniques utilisées en génie génétique. Dans la prochaine section, nous verrons comment l'agriculture peut bénéficier de l'utilisation de plantes transgéniques et quelles sont les difficultés rencontrées.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 38.2

1. Nommez les trois façons utilisées par les plantes à fleurs pour éviter l'autofécondation.
2. La banane sans graines, qui est le fruit le plus populaire au monde, lutte actuellement contre deux épidémies fongiques. Pourquoi ce genre d'épidémie présente-t-il un risque élevé pour les cultures qui se reproduisent de manière asexuée ?
3. L'autofécondation semble avoir des inconvénients évidents en tant que « stratégie » de reproduction dans la nature; elle a même été baptisée « impasse évolutive ». Il est donc surprenant qu'environ 20 % des espèces d'angiospermes aient surtout recours à l'autofécondation. Proposez une raison pour laquelle l'autofécondation pourrait être avantageuse tout en constituant une impasse évolutive.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## Les humains modifient les cultures par la sélection et le génie génétique

On manipule la reproduction et le patrimoine génétique des végétaux depuis les origines de l'agriculture. Ainsi, le maïs doit son existence aux humains. Si on le laissait pousser seul dans la nature, le maïs disparaîtrait rapidement, car il ne peut disséminer ses graines. En effet, les grains de maïs sont non seulement attachés de manière permanente à l'axe central (la rafle de l'épi), mais également protégés de manière permanente par une gaine de feuilles qui enveloppent l'épi (figure 38.16). Ces caractéristiques proviennent d'une sélection artificielle menée par les humains. (Voir le concept 22.2 pour une révision des bases de la sélection artificielle.) En effet, même sans aucune connaissance des principes scientifiques qui régissent la sélection des végétaux, les premiers fermiers (il y a environ 10 000 ans) ont domestiqué relativement rapidement la plupart des espèces végétales que nous cultivons aujourd'hui.

Le remaniement génétique naturel des végétaux a débuté bien avant que les humains ne commencent à modifier les cultures par la sélection artificielle. Par exemple, les chercheurs ont récemment conclu que les ancêtres de la patate douce (*Ipomoea batatas*) sont entrés en contact avec *Agrobacterium* (une bactérie du sol qui est aujourd'hui le vecteur le plus utilisé pour modifier génétiquement des plantes) et qu'il s'est ensuite produit une transmission horizontale de gènes (voir le concept 26.6). Donc, la patate douce s'est modifiée génétiquement de façon naturelle. Cette découverte s'ajoute à la controverse entourant la réglementation des organismes génétiquement modifiés (OGM), surtout que les plantes qui ont été génétiquement modifiées en laboratoire à l'aide d'*Agrobacterium* font actuellement l'objet d'une réglementation sévère. Autre exemple: le blé (*Triticum sp.*) que nous utilisons dans la fabrication d'une grande partie de nos aliments est le résultat d'une hybridation naturelle entre différentes espèces de graminées. Cette hybridation est fréquente chez les végétaux, et les agriculteurs l'ont d'ailleurs longtemps exploitée pour introduire de nouvelles variations génétiques dans la sélection artificielle et pour améliorer les cultures.

## La sélection des végétaux

La sélection des végétaux, c'est l'art et la science de remanier les caractères des plantes dans le but d'obtenir les caractéristiques souhaitées. Les sélectionneurs examinent soigneusement leurs champs et voyagent de par le monde pour trouver des variétés domestiquées ou des espèces sauvages apparentées qui possèdent les caractères recherchés. À l'occasion, ces caractères apparaissent spontanément par mutation, mais la vitesse naturelle des mutations est trop lente et n'est pas assez fiable pour produire toutes les mutations que les sélectionneurs voudraient étudier. Ils accélèrent parfois les mutations en traitant de grands lots de graines ou de plantules avec des radiations ou des substances chimiques.

Selon la méthode traditionnelle, lorsqu'on identifie un caractère souhaité chez une espèce sauvage, on croise cette espèce avec une variété domestique. En général, la descendance qui a hérité des caractères recherchés du parent sauvage a également hérité de nombreux caractères qui ne sont pas utiles pour l'agriculture,

comme de petits fruits ou un rendement faible. La descendance qui exprime le caractère recherché est encore une fois croisée avec des membres de l'espèce domestiquée, et leur descendance est à son tour examinée pour qu'on y trouve le caractère recherché. Ce processus se poursuit jusqu'à ce que la descendance possédant le caractère sauvage recherché ressemble au parent domestiqué original quant à ses autres caractéristiques agricoles.

Alors que la plupart des sélectionneurs effectuent une pollinisation croisée de plantes d'une même espèce, certaines méthodes de sélection font appel à l'hybridation entre deux espèces distantes du même genre. Ces croisements entraînent parfois l'avortement de la graine hybride au cours du développement. Souvent, l'embryon commence à se développer, mais pas l'albumen. On sauve parfois les embryons hybrides, par la méthode de culture d'embryons zygotiques, en les retirant de l'ovule par chirurgie et en les cultivant *in vitro*.

## La biotechnologie végétale et le génie génétique

L'expression *biotechnologie végétale* a deux significations. Au sens général, elle désigne les innovations liées à l'utilisation des végétaux ou de leurs dérivés et visant à fabriquer des produits destinés aux humains; ces innovations existent depuis la préhistoire. Dans un sens plus restreint, la biotechnologie végétale est l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés (OGM) dans l'agriculture et dans l'industrie. En fait, depuis les deux dernières décennies, le génie génétique est devenu si important dans la biotechnologie que les médias confondent *génie génétique* et *biotechnologie*.

Contrairement aux sélectionneurs traditionnels, les phyto-biotechnologues actuels, qui utilisent les techniques du génie génétique, ne se limitent pas au seul transfert de gènes entre espèces ou genres étroitement apparentés. Ainsi, les techniques traditionnelles de sélection végétale ne permettent pas d'introduire un gène recherché de narcisse des prés (*Narcissus pseudonarcissus*) dans le riz (*Oryza sativa*), parce que les nombreuses espèces intermédiaires entre les deux plantes et l'ancêtre commun de ces deux plantes ont disparu. En théorie, si les sélectionneurs avaient à leur disposition les espèces intermédiaires, ils pourraient, probablement en plusieurs siècles, introduire un gène de narcisse dans le riz, en utilisant des techniques traditionnelles d'hybridation et de sélection. Le génie génétique permet d'accomplir ce transfert de gènes de façon plus rapide et plus spécifique, et en l'absence des espèces intermédiaires. Le terme **transgénique** sert à décrire les organismes génétiquement modifiés (OGM) qui ont été conçus pour porter l'ADN d'un autre organisme de la même espèce ou d'une espèce différente. (Voir le concept 20.1 pour plus de détails sur les méthodes de génie génétique.)

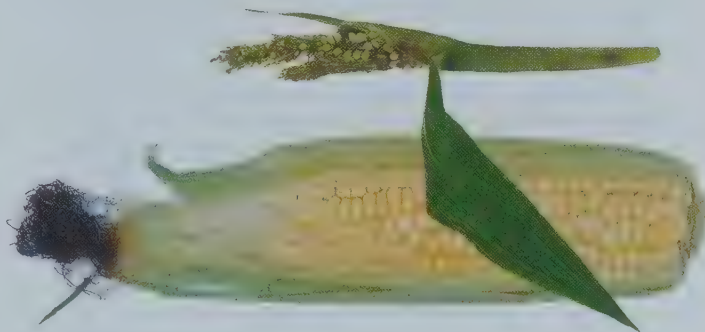
Jusqu'à la fin du présent chapitre, nous examinerons les perspectives offertes par les cultures génétiquement modifiées ainsi que les controverses qui les entourent. Les défenseurs de la biotechnologie végétale soutiennent que la transformation génétique des plantes cultivées est la clé pour vaincre les problèmes les plus pressants du 21<sup>e</sup> siècle, notamment la faim dans le monde et la dépendance aux combustibles fossiles.

### La lutte contre la faim dans le monde

Près de 1 milliard de personnes souffrent de la faim actuellement dans le monde, et les causes de ce fléau ne font pas l'unanimité.

### ▼ Figure 38.16 Le maïs: un produit de la sélection artificielle.

Le maïs cultivé actuel (*Zea mays subsp. mays*, photo du bas) est issu de la téosinte (*Zea mays subsp. parviglumis* ou *subsp. mexicana*, photo du haut). Les grains de téosinte sont petits, et chaque rangée est entourée d'une enveloppe. À maturité, les feuilles se détachent et libèrent les graines, ce qui permet leur dissémination. Cela rendait probablement la récolte difficile aux premiers agriculteurs. Les agriculteurs de l'âge néolithique ont donc sélectionné les graines issues des plants ayant les plus gros épis et les plus gros grains, et pourvus d'épis recouverts d'une enveloppe de feuilles résistantes et dont les grains restaient fermement attachés.



Certains affirment que le manque de nourriture est attribuable à une distribution inégale des aliments et que les gens très pauvres n'ont pas les moyens de s'acheter de la nourriture. D'autres sont d'avis que le manque de nourriture constitue une preuve de la surpopulation mondiale, c'est-à-dire que la planète ne peut nourrir autant de gens (voir le concept 53.3). Quelles que soient les causes de la famine, il semble que les humains devraient avoir pour objectif d'augmenter la production alimentaire. Comme la terre et l'eau sont les ressources les plus limitées, la meilleure option consisterait à augmenter le rendement des terres agricoles existantes. En effet, il reste très peu de terres cultivables qui ne soient déjà cultivées, surtout si l'on veut préserver les derniers espaces sauvages. Selon certaines estimations conservatrices portant sur la croissance démographique, les agriculteurs devront produire, par hectare, 40 % de grains en plus pour nourrir la population mondiale en 2030. La biotechnologie végétale pourrait les aider à atteindre ce rendement.

Les cultures qu'on a génétiquement modifiées pour qu'elles expriment les transgènes de *Bacillus thuringiensis* (une bactérie du sol) nécessitent moins de pesticide. Ces «transgènes» codent une protéine, la toxine *Bt*, qui est toxique pour beaucoup d'insectes parasites (figure 38.17). La toxine *Bt* utilisée dans les cultures est produite dans la plante sous forme de protoxine inoffensive, et ne devient toxique que si elle est activée par des conditions alcalines, comme celles qui existent dans l'estomac de la plupart des insectes. Étant donné que les vertébrés ont des estomacs très acides, la protoxine consommée par les humains ou les animaux d'élevage est détruite sans jamais devenir active.

On peut également améliorer la valeur nutritive des végétaux. Par exemple, chaque année, quelque 250 000 à 500 000 enfants deviennent aveugles à cause d'une carence en vitamine A. Plus de la moitié de ces enfants meurent moins d'un an après être devenus aveugles. En réponse à cette situation triste et évitable, les chercheurs en génie génétique ont créé le «riz doré», une variété transgénique dont les transgènes permettent de produire

des grains de riz contenant davantage de bêta-carotène, un précurseur de la vitamine A. La commercialisation du riz doré a été retardée par des restrictions et des règlements qui exigeaient qu'on analyse en profondeur ses effets sur la santé et l'environnement. Le manioc, aliment de première nécessité pour les 800 millions de personnes les plus pauvres de la planète, se trouve aussi sous la loupe du génie génétique (**figure 38.18**).

Les chercheurs travaillent également sur des plantes transgéniques qui présenteraient une meilleure résistance aux maladies. Par exemple, dans l'archipel hawaïen, on a introduit un papayer transgénique résistant à l'un des virus des taches annulaires. Cette mesure a permis de sauver l'industrie de la papaye (fruit du *Carica papaya*).

Les cultures transgéniques résistantes au glyphosate ont suscité une importante controverse. Le glyphosate est un herbicide réputé mortel pour une grande variété de plantes parce qu'il inhibe une enzyme essentielle intervenant dans une voie biochimique des végétaux (et de la plupart des bactéries), mais pas des animaux. Les chercheurs avaient découvert une souche bactérienne dont le gène qui code pour cette enzyme avait subi une mutation qui conférait une résistance au glyphosate. Lorsqu'ils ont introduit ce gène dans le génome de diverses cultures, celles-ci sont également devenues résistantes au glyphosate, si bien que les fermiers arrivaient à contrôler presque totalement les mauvaises herbes en les pulvérisant de glyphosate. Malheureusement, la surutilisation du glyphosate a provoqué une énorme pression sélective, appauvri la diversité des mauvaises herbes et favorisé la multiplication de nombreuses espèces résistantes au glyphosate. Parallèlement, au cours des dernières décennies, on a de mieux en mieux compris le rôle des bactéries intestinales dans la santé animale et humaine, et constaté que le glyphosate nuisait peut-être à la santé humaine et animale en interférant avec les bactéries intestinales qui leur sont bénéfiques. Pire encore, l'Organisation mondiale de la Santé a déclaré en 2015 que le glyphosate était une cause probable de cancer. Toutefois, il ne semble pas y avoir de consensus à ce sujet. En effet, Santé Canada a procédé au printemps 2017 à une réévaluation des risques associés au glyphosate et en a conclu qu'il n'était pas génotoxique et qu'il était peu probable qu'il présente un risque pour le cancer chez les humains.

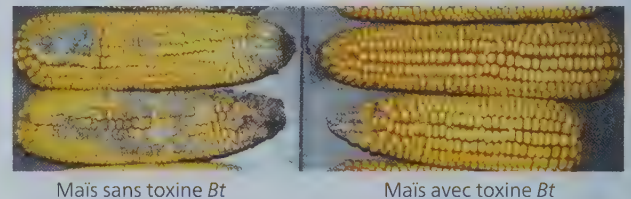
### La réduction de la dépendance aux combustibles fossiles

Sur la planète, les sources de combustibles fossiles bon marché, particulièrement le pétrole, s'épuisent rapidement. De plus, selon la plupart des climatologues, le réchauffement climatique est principalement dû à la combustion effrénée des combustibles fossiles, comme le charbon et le pétrole, et à la libération de CO<sub>2</sub>, un gaz à effet de serre qu'elle produit. Comment est-il possible de répondre aux demandes énergétiques du 21<sup>e</sup> siècle d'une façon économique et non polluante? Dans certaines localités, l'énergie éolienne et l'énergie solaire peuvent devenir économiquement viables, mais ces sources d'énergie renouvelables pourront difficilement satisfaire aux demandes croissantes d'énergie de la planète. De nombreux scientifiques prédisent que des **biocarburants** (carburants dérivés de la biomasse vivante) pourraient produire une partie appréciable des besoins mondiaux en énergie dans un proche avenir. La **biomasse** est la masse totale de matière organique dans un groupe d'organismes vivant dans

un habitat donné. L'utilisation de biocarburants issus de la biomasse végétale réduirait l'émission nette de CO<sub>2</sub>. Alors que la combustion des combustibles fossiles augmente les concentrations de CO<sub>2</sub> atmosphérique, les cultures destinées à la production de biocarburants réabsorbent par photosynthèse le CO<sub>2</sub> émis lors de la combustion des biocarburants; il en résulte un cycle neutre en carbone.

Les scientifiques qui travaillent à créer des cultures de biocarburants à partir de précurseurs de type sauvage concentrent leurs efforts sur les plantes à croissance rapide, comme le panic raide (*Panicum virgatum*) et le peuplier occidental (*Populus trichocarpa*), qui peuvent croître dans des sols dont la composition est trop pauvre pour produire des aliments. Les scientifiques n'envisagent pas de brûler directement la biomasse végétale, mais plutôt de faire appel à des réactions enzymatiques pour décomposer en glucides les polymères des parois cellulaires, comme la cellulose et l'hémicellulose, qui constituent les composés organiques les plus abondants sur terre. Ces glucides seraient ensuite transformés en alcool par fermentation, puis distillés pour produire des biocarburants. En plus d'augmenter le contenu des plantes en polysaccharides et la biomasse dans son ensemble, les chercheurs tentent de modifier génétiquement les parois cellulaires des plantes dans le but d'améliorer l'efficacité du processus de conversion enzymatique.

▼ **Figure 38.17 Avec ou sans toxine Bt.** Des essais effectués dans des champs montrent que le maïs sans toxine Bt (photo de gauche) est considérablement ravagé par des insectes et par la moisissure *Fusarium*, tandis que le maïs avec toxine Bt (photo de droite) subit moins de dommages, sinon aucun.



► **Figure 38.18 La lutte contre la faim dans le monde grâce au manioc transgénique (*Manihot esculenta*).**

Le manioc, une plante racine riche en amidon, est l'aliment de base de quelque 800 millions de pauvres dans le monde. Malheureusement, non seulement cette plante ne constitue pas un régime équilibré, mais il faut la traiter pour enlever des substances chimiques qui libèrent du cyanure (une toxine). Les chercheurs ont cependant mis au point des plants de manioc transgénique plus riches en fer et en bêta-carotène (un précurseur de la vitamine A). Ils ont également créé des plants de manioc dont les racines sont deux fois plus grosses que la normale et d'autres qui ne contiennent pratiquement aucune substance chimique produisant du cyanure.



## La controverse soulevée par la biotechnologie végétale

Les arguments en défaveur de l'utilisation des OGM en agriculture sont en grande partie de nature politique, sociale, économique ou éthique. Ces débats sortent donc du cadre du présent manuel. Cependant, nous *devons* tenir compte des répercussions biologiques de l'utilisation de cultures génétiquement modifiées. Certains biologistes, particulièrement des écologistes, sont inquiets des risques inconnus que représente l'introduction des OGM dans l'environnement et se demandent dans quelle mesure ils pourraient nuire à la santé humaine ou à l'environnement. Ceux qui veulent ralentir l'essor de la biotechnologie végétale (ou l'empêcher tout court) craignent qu'il ne puisse être stoppé une fois lancé. Dans un essai clinique, si le médicament à l'étude cause des effets néfastes non attendus, on met fin à l'essai clinique. En revanche, dans les « essais » consistant à introduire de nouveaux organismes dans la biosphère, il n'est pas dit qu'on puisse mettre fin à l'expérience et revenir en arrière. Nous allons donc examiner certains des arguments soulevés par les opposants aux OGM, notamment leurs effets sur la santé humaine et sur les organismes non ciblés, ainsi que le risque de fuite transgénique.

### Les enjeux relatifs à la santé humaine

Pour de nombreux opposants aux OGM, l'un des sujets d'inquiétude soulevés par le génie génétique est qu'il pourrait transférer par inadvertance des allergènes (molécules qui provoquent une réaction allergique chez certains humains) d'une espèce qui produit un allergène à une plante comestible. Cependant, les phytobiotechnologues s'emploient déjà à retirer des fèves de soja et d'autres cultures les gènes qui codent pour des protéines allergènes. Jusqu'à maintenant, il n'existe aucune preuve formelle qu'une plante génétiquement modifiée et destinée expressément à la consommation humaine aurait eu un effet allergène sur la santé des humains. En fait, certains aliments transgéniques sont peut-être plus sains que d'autres qui ne sont pas modifiés. Le maïs *Bt* (la variété transgénique possédant la toxine *Bt*), par exemple, contient 90% moins de toxine fongique cancérigène et responsable d'anomalies congénitales que le maïs ordinaire. Cette toxine, appelée fumonisine, est hautement résistante à la dégradation, et a été découverte en concentrations inquiétantes dans toutes sortes de produits du maïs, allant des flocons de maïs à la bière. La fumonisine est produite par un type d'eumycètes (principalement *Fusarium verticillioides* et *F. proliferatum*) qui infecte le maïs attaqué par des insectes. Or, comme le maïs *Bt* se fait beaucoup moins assaillir que le maïs ordinaire, il contient beaucoup moins de fumonisine.

L'analyse des effets des OGM sur la santé humaine inclut l'évaluation de la santé des fermiers, nombreux à s'être exposés à des taux élevés d'insecticides chimiques avant l'introduction de la toxine *Bt* dans les cultures. En Inde, par exemple, l'introduction généralisée de la toxine *Bt* dans les cultures de coton (*Gossypium spp.*) a permis de diminuer de 41% l'utilisation d'insecticides et de 80% le nombre de cas d'intoxication aiguë chez les fermiers.

### Les effets possibles sur les organismes non ciblés

De nombreux écologistes s'inquiètent des conséquences imprévues que les OGM pourraient avoir sur des organismes non

ciblés. Une étude en laboratoire a indiqué que la larve (chenille) du monarque (*Danaus plexippus*) réagit mal à la consommation de feuilles d'asclépiade (*Asclepias sp.*, sa nourriture favorite) abondamment recouvertes de pollen du maïs transgénique qui produit la toxine *Bt*, et qu'elle peut même en mourir. Cette étude a toutefois été discréditée depuis, illustrant bien l'obligation qu'a la science de corriger ses propres erreurs. Il s'avère que, lorsque les auteurs de ladite étude ont agité les inflorescences du maïs mâle au-dessus des feuilles d'asclépiade, ils ont également fait tomber sur celles-ci des filets d'étamine, des microspores et d'autres pièces florales. Or, une étude subséquente a montré que c'étaient ces pièces florales et *non* le pollen qui contenaient une concentration élevée de toxine *Bt*. Contrairement au pollen, les pièces florales ne sont pas transportées par le vent vers les asclépiades voisines dans des conditions normales. Une seule variété de maïs, qui représente moins de 2% de la production commerciale de maïs (*Bt* (maintenant abandonnée)), produit du pollen contenant une concentration élevée de toxine *Bt*.

Pour tenir compte des effets négatifs du pollen *Bt* sur les monarques, on doit également soupeser les effets de la solution de remplacement la plus probable au maïs *Bt*, à savoir l'épandage de pesticides chimiques sur le maïs ordinaire. Or, des études subséquentes ont montré que ce type d'arrosage s'avère plus dangereux pour la population locale de monarques que la production de maïs *Bt*. Même si les effets non souhaités du pollen *Bt* sur les larves de grands monarques semblent négligeables, la controverse a fait ressortir la nécessité de mener d'autres études sur le terrain et l'importance de limiter l'expression génique à certains tissus afin d'en améliorer l'innocuité.

### Le problème des évasions transgéniques

La plus grande et la plus grave inquiétude, au regard des cultures génétiquement modifiées, est la possibilité qu'une hybridation entre plantes cultivées et plantes sauvages introduise chez ces dernières des caractères transgéniques. Par exemple, une hybridation spontanée entre une culture modifiée pour résister aux herbicides et une plante sauvage apparentée pourrait donner naissance à une « supermauvaise herbe » qui pourrait posséder un avantage de sélection sur les plantes sauvages, et qu'il serait très difficile de contrôler sur le terrain. Les défenseurs des OGM soutiennent que la probabilité de fuite transgénique dépend de la capacité qu'ont les espèces cultivées et sauvages de s'hybrider ainsi que des effets des transgènes sur l'adéquation des plants hybrides à leur milieu. Un caractère recherché pour une culture (par exemple, un phénotype de nanisme qui aide à contrer la verse, soit l'état des plantes couchées sur le sol par une intempérie) peut représenter un inconvénient pour une plante sauvage. Dans d'autres cas, le milieu n'abrite aucune plante sauvage apparentée susceptible d'hybridation. Par exemple, il n'existe aucune plante sauvage apparentée au soja en Amérique du Nord. Cependant, le canola (*Brassica napus* var. *napus*), le sorgho (*Sorghum sp.*) et plusieurs autres espèces cultivées s'hybrident facilement avec des espèces sauvages; d'ailleurs, une fuite transgénique est survenue entre une espèce cultivée de gazon et une espèce sauvage. En 2003, une variété transgénique d'agrostide (*Agrostis stolonifera*) génétiquement modifiée pour résister au glyphosate (l'herbicide) s'est « échappée » du terrain expérimental où on la faisait pousser, en Oregon, après une tempête de vent. Malgré les efforts pour éradiquer l'évadée, 62% des plants d'*Agrostis* retrouvés dans

les environs trois ans plus tard étaient résistants au glyphosate. Jusqu'à présent, l'impact écologique de cet événement semble être mineur, mais il n'en sera pas nécessairement ainsi des futures évasions transgéniques.

On tente de mettre en œuvre plusieurs stratégies afin d'empêcher les évasions transgéniques. Par exemple, en rendant stériles les individus mâles des cultures transgéniques, on obtiendrait des plantes qui continueraient de produire des graines et des fruits si elles étaient pollinisées par des individus voisins non transgéniques, mais les mâles transgéniques ne produiraient pas eux-mêmes de pollen viable. Une deuxième méthode consiste à modifier génétiquement les plantes pour introduire l'apomixie dans les cultures transgéniques. Lorsqu'une graine est produite par apomixie, l'embryon et l'albumen se développent sans fécondation. Le transfert de ce caractère aux cultures transgéniques réduirait donc la possibilité d'évasion transgénique par l'intermédiaire du pollen, car les plantes pourraient être des mâles stériles sans que la production de graines ou de fruits soit compromise. Une troisième approche consiste à insérer les transgènes dans l'ADN des chloroplastes de la culture. Comme l'ADN des chloroplastes vient uniquement de l'oosphère, les transgènes qui sont dans les chloroplastes ne peuvent être transmis par le pollen. Une quatrième méthode permettant d'éviter l'évasion transgénique consiste à modifier génétiquement des fleurs qui se développeraient normalement, mais ne réussiraient pas à s'ouvrir. Par conséquent, l'autofécondation se produirait, mais il serait peu probable que le pollen puisse s'échapper de la fleur. Cette solution nécessiterait des modifications de la structure des

fleurs. On a découvert que plusieurs gènes floraux pourraient être manipulés à cette fin.

Le débat incessant sur l'utilisation des OGM en agriculture illustre l'une des idées récurrentes du présent manuel : l'importance des relations entre la science, la technologie et la société. Les progrès technologiques comportent presque toujours un risque d'obtenir des résultats inattendus. Or, dans le cas des cultures génétiquement modifiées, le niveau zéro de risque est probablement inaccessible. Les scientifiques et le public doivent donc évaluer, dans chacun des cas, les bienfaits possibles des produits transgéniques par rapport aux risques que la société est prête à prendre. Mais l'idéal est que les discussions et les prises de décision se fondent sur de l'information scientifique et des expérimentations rigoureuses, et non sur la peur ou l'optimisme aveugle.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 38.3

1. Comparez les techniques traditionnelles de sélection végétale et le génie génétique.
2. Pourquoi le maïs *Bt* contient-il moins de fumonisine que le maïs ordinaire ?
3. **ET SI ?** ► Chez un petit nombre d'espèces, les gènes du chloroplaste sont transmis seulement par les spermatozoïdes. En quoi cela peut-il influencer les efforts pour empêcher l'évasion transgénique ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## RÉVISION DU CHAPITRE 38



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

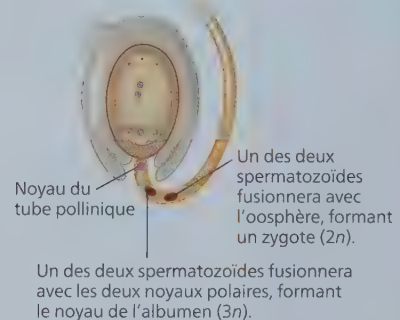
### Résumé des concepts clés

#### CONCEPT 38.1

**Les fleurs, la double fécondation et les fruits sont des caractéristiques fondamentales du cycle de développement des angiospermes (p. 900 à 909)**

- Chez les angiospermes, la reproduction fait intervenir une alternance des générations entre la génération sporophyte diploïde multicellulaire et la génération gamétophyte haploïde multicellulaire. Les **fleurs**, produites par le sporophyte, jouent un rôle dans la reproduction sexuée.
- Les quatre types de pièces florales sont les **sépales**, les **pétales**, les **étamines** et les **carpelles**. Les **sépales** protègent le bourgeon floral. Les **pétales** aident à attirer les pollinisateurs. Les **étamines** portent des **anthères** dans lesquelles les **microspores** haploïdes se développent en **grains de pollen** contenant un gamétophyte mâle. Les **carpelles** contiennent les **ovules** (graines immatures) dans leurs bases gonflées. Les **sacs embryonnaires** (gamétophytes femelles) se développent à partir des **mégaspores**, à l'intérieur de l'ovule.
- La **pollinisation**, qui précède la **fécondation**, est le dépôt du pollen sur le stigmate d'un carpelle. Après la pollinisation, le **tube pollinique** dépose deux spermatozoïdes dans le gamétophyte femelle. Deux spermatozoïdes sont nécessaires pour la **double fécondation**, un

processus par lequel le premier spermatozoïde féconde l'oosphère, formant un zygote et éventuellement un embryon, tandis que le second spermatozoïde s'unit aux deux noyaux polaires, ce qui donne naissance à l'albumen qui entrapose les éléments nutritifs.



- La **graine** comprend un embryon en dormance ainsi qu'une réserve de nutriments emmagasinée dans l'**albumen** ou les cotylédons. La **dormance** fait en sorte que les graines germent seulement dans des conditions favorables. L'interruption de la dormance nécessite souvent des stimulus extérieurs, comme des variations de température ou de luminosité.

- Le **fruit** protège les graines qu'il renferme et en favorise la dissémination par le vent ou par les animaux qu'il attire.

? Quelles modifications subissent les quatre types de pièces florales lorsqu'une fleur se transforme en fruit ?

### CONCEPT 38.2

#### Les plantes à fleurs se reproduisent par voie sexuée, asexuée, ou les deux (p. 909 à 914)

- La **reproduction asexuée**, aussi appelée **multiplication végétative**, permet aux plantes de se multiplier rapidement. La **reproduction sexuée**, elle, engendre la majeure partie des variations génétiques qui permettent les adaptations au cours de l'évolution.
- Les végétaux ont acquis de nombreux mécanismes pour éviter l'autofécondation, notamment la dioïcité (fleurs mâles et femelles sur des individus différents), la production non synchrone de parties mâles et femelles sur une même fleur et des réactions d'**auto-incompatibilité** dans lesquelles les grains de pollen qui portent un allèle identique à celui de la femelle sont rejetés.
- Les plantes peuvent être clonées à partir de cellules uniques qui peuvent être génétiquement modifiées avant qu'on choisisse de leur permettre de donner une plante.

? Quels sont les avantages de la reproduction asexuée et quels sont ceux de la reproduction sexuée ?

### CONCEPT 38.3

#### Les humains modifient les cultures par la sélection et le génie génétique (p. 914 à 918)

- Dans la nature, l'hybridation entre variétés et même entre espèces différentes est courante chez les végétaux. Les sélectionneurs de végétaux, anciens et modernes, l'ont exploitée pour introduire de nouveaux gènes dans les cultures. Après avoir réussi l'hybridation entre deux plantes, les sélectionneurs choisissent la descendance qui possède les caractères recherchés.
- En génie génétique, les gènes d'organismes non apparentés sont introduits dans les plantes. Les plantes génétiquement modifiées peuvent améliorer la qualité de la nourriture dans le monde et en augmenter la quantité; elles peuvent également devenir de plus en plus importantes en tant que biocarburants.
- Nombreux sont ceux qui s'inquiètent des risques inconnus de la dissémination d'organismes génétiquement modifiés (OGM) dans l'environnement. Mais il faut aussi tenir compte des bienfaits potentiels des cultures transgéniques.

? Donnez deux exemples de méthodes par lesquelles le génie génétique a amélioré ou pourrait améliorer la qualité des aliments.

## Évaluation

### NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Un fruit est :
  - un ovaire mature.
  - un ovule mature.
  - formé par une graine et son tégument.
  - un sac embryonnaire hypertrophié.
- La double fécondation signifie que :
  - les fleurs doivent être pollinisées deux fois pour donner des fruits et des graines.
  - chaque oosphère doit recevoir deux spermatozoïdes pour produire un embryon.
  - un spermatozoïde est nécessaire pour féconder l'oosphère, et un deuxième pour féconder les noyaux polaires.
  - chaque spermatozoïde a deux noyaux.
- Le « maïs Bt » :
  - résiste aux divers herbicides, ce qui permet de désherber les champs à l'aide d'herbicides.
  - contient des transgènes qui augmentent sa teneur en vitamine A.
  - contient des gènes bactériens produisant une toxine qui réduit les dommages dus aux insectes parasites.
  - est une variété de maïs « tolérante au bore (B) ».
- Quel énoncé au sujet de la greffe est correct ?
  - Les porte-greffes et les greffons sont les jeunes rameaux de différentes espèces.
  - Les porte-greffes et les greffons doivent provenir d'espèces non apparentées.
  - Les porte-greffes fournissent les systèmes racinaires pour la greffe.
  - La greffe crée de nouvelles espèces.

### NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- Certaines espèces dioïques comportent le génotype XY pour le mâle et XX pour la femelle. Après la double fécondation, quels seraient les génotypes des embryons et des noyaux de l'albumen ?
  - Embryon XY et albumen XXX, ou embryon XX et albumen XXY.
  - Embryon XX et albumen XX, ou embryon XY et albumen XY.
  - Embryon XX et albumen XXX, ou embryon XY et albumen XYY.
  - Embryon XX et albumen XXX, ou embryon XY et albumen XXY.
- Une petite fleur qui a des pétales verts est probablement pollinisée par :
  - une abeille.
  - un oiseau.
  - une chauve-souris.
  - le vent.
- Les points noirs qui recouvrent les fraises sont en fait des fruits individuels. La partie charnue et savoureuse d'une fraise provient du réceptacle d'une fleur comportant de nombreux carpelles séparés. Par conséquent, une fraise est :
  - un fruit simple avec de nombreuses graines.
  - à la fois un fruit multiple et un fruit accessoire.
  - à la fois un fruit simple et un fruit agrégé.
  - à la fois un fruit agrégé et un fruit accessoire.
- FAITES UN DESSIN** ► Dessinez les pièces florales et nommez-les.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

