

Cycles biologiques et structures reproductrices



Fleurs, fruits et graines sont des structures reproductrices des plantes.

Reproduction chez les végétaux

La multiplication végétative s'effectue par mitoses et aboutit à la production d'une descendance génétiquement identique à celle du parent
La reproduction sexuée entraîne une variabilité génétique

Méiose et alternance de générations

Les noyaux des cellules filles résultant de la méiose possèdent une copie de chaque chromosome
Les cycles de reproduction sexuée chez les végétaux présentent deux phases multicellulaires alternes, haploïde et diploïde

Structure de cône et de fleur

Chez les gymnospermes, les méristèmes apicaux caulinaires produisent les cônes
Chez les angiospermes, les méristèmes apicaux caulinaires produisent les fleurs
Une fleur peut posséder jusqu'à quatre types de feuilles modifiées

Le nombre et la symétrie des pièces florales sont variables

La position de l'ovaire est variable dans la fleur
Les structures des fleurs sont des exemples de modifications par sélection naturelle

Structure et germination de la graine

Les graines sont formées à partir des ovules, sur les écailles des cônes ou dans les carpelles des fleurs
Les graines apportent les éléments nutritifs et la protection nécessaires au développement des embryons
Au cours de la germination de la graine, la radicule sort la première, puis la plantule se développe

Structure du fruit

Chez les plantes à fleurs, lors du développement de la graine, les parois de l'ovaire se transforment en fruit
Les fruits peuvent être classés en fruits simples, en fruits composés ou en fruits multiples
De nombreux mécanismes permettent la dissémination des graines et des fruits

Comme tous les autres organismes, les plantes reproduisent leur propre genre. Comme nous l'avons vu au chapitre 1, la reproduction chez les plantes est plus variée et plus complexe que chez les êtres humains. À la différence des êtres humains, qui se reproduisent uniquement de façon sexuée et selon une seule modalité de reproduction, les plantes utilisent de nombreuses stratégies de reproduction, qu'il s'agisse de la reproduction sexuée ou asexuée. On sait que la reproduction asexuée est un phénomène qui aboutit à la formation d'une descendance génétiquement identique à l'individu initial. Chez les végétaux, la multiplication végétative aboutit au même résultat. La reproduction sexuée assure la recombinaison du matériel génétique, qui permet d'obtenir une descendance présentant les caractères des deux parents. Quelques exemples illustreront certaines variations relatives à la reproduction asexuée ou sexuée chez les végétaux.

Le fraisier, par exemple, se multiplie végétativement en produisant des tiges rampantes, appelées *stolons*, à l'extrémité desquelles se forment de nouvelles plantes. Durant une saison de croissance, un pied de fraisier, qui produit de nouveaux stolons, peut se propager sur plusieurs mètres par l'intermédiaire d'une douzaine, ou plus, de nouvelles plantes toutes identiques à la plante mère. Pour obtenir un plant de fraisier, un jardinier n'a donc besoin que de quelques plantes. Les horticulteurs ont recours à de nombreuses techniques de multiplication végétative. Nous verrons ultérieurement que certaines requièrent l'intervention humaine.

De nombreuses plantes, comme l'œillet d'Inde (variété du genre *Tagetes*), se reproduisent uniquement de façon sexuée. Après la fécondation, il y a formation d'un zygote qui se divise pour donner un embryon à l'intérieur de la graine. Dans un tel processus sexué, le matériel génétique des plantes mâles et femelles se combine pour donner une descendance semblable, mais différente des parents. Pour la plupart des plantes, la reproduction sexuée implique la formation de graines. Cependant, certaines



■ Œillet d'Inde.

graines ne résultent pas toujours de la reproduction sexuée. C'est le cas du pissenlit et du *Rubus* (la mûre du roncier), qui peuvent produire des graines selon un processus sexué ou asexué.

Dans le chapitre 1, nous avons vu qu'il existe deux formes adultes qui alternent lors de la reproduction. Dans ce chapitre, nous allons examiner les variations de ces deux formes adultes chez les plantes, ainsi que les structures impliquées dans la reproduction sexuée : cônes, fleurs, graines et fruits.



■ Fraisiers avec stolons.



■ Fraisier.



■ Pissenlit.

6.1 Reproduction chez les végétaux

Quand vous attendez avec impatience un délicieux repas, il peut vous sembler que vous « vivez pour manger ». D'un point de vue biologique, bien sûr, vous « mangez pour vivre ». Il va de soi que la reproduction se place également dans un contexte biologique. Le succès relatif de la reproduction chez différentes espèces est à l'origine de la réussite ou de l'échec de leur évolution. Par exemple, si les pins jaunes du Nouveau Monde ne se reproduisaient pas avec au moins autant de succès que d'autres plantes, qui poussent en compétition dans le même espace de végétation, ils disparaîtraient, à terme, disparaître.

Quand vous offrez des fleurs, vous ne pensez généralement pas qu'il s'agit de structures qui sont le siège de la sexualité de la plante. Et pourtant, c'est le cas. Les fleurs jouent un rôle attractif à l'égard d'agents pollinisateurs. En un sens, presque tout ce qui concerne une plante, ou n'importe quel autre organisme, est corrélé au succès de sa sexualité. Les structures, les processus biologiques et les comportements qui ne favorisent pas la reproduction ont tendance à ne pas apparaître car ils nécessitent un investissement énergétique qui peut être utilisé plus efficacement.

La reproduction peut être décrite en termes de cycles biologiques. Le **cycle biologique** d'une espèce est une séquence de stades qui conduit de l'adulte d'une génération à l'adulte de la génération suivante. Comme nous l'avons vu, un cycle biologique peut être sexué ou asexué. Dans cette section, nous présenterons globalement les différences entre reproduction asexuée et reproduction sexuée chez les végétaux.

La multiplication végétative s'effectue par mitoses et aboutit à la production d'une descendance génétiquement identique à celle du parent

La *multiplication végétative* implique la multiplication d'un parent unique, qui aboutit à une descendance composée d'individus identiques au parent et identiques entre eux. La population ainsi obtenue est souvent désignée sous le nom de **clone**. Grâce à la multiplication végétative, une plante bien adaptée dans un environnement stable peut occuper rapidement l'espace disponible.

La multiplication végétative n'implique que des divisions cellulaires par mitoses, et le patrimoine génétique de la descendance est rigoureusement identique à celui du parent (voir chapitre 2). Comme on peut le voir sur la figure 6.1, les plantes se multiplient végétativement de plusieurs façons. Une première possibilité consiste dans le développement de bourgeons adventifs, appelés « rejets », qui émergent des racines chez certaines espèces telles que les peupliers [voir figure 6.1(a)]. Certaines plantes produisent des plantules complètes à la périphérie de leurs feuilles ; c'est le cas chez la *Kalanchoe* [voir figure 6.1(b)]. Ces plantules se détachent spontanément et donnent une nouvelle plante dès qu'elles touchent le sol. En horticulture et dans les laboratoires, de nombreuses plantes sont multipliées par bouturage, greffe et autres techniques semblables, ou selon les méthodes de culture de tissus.

La multiplication végétative est une originalité des plantes par rapport aux animaux. Ceci résulte probablement de la structure des plantes, chez lesquelles la croissance primaire est limitée aux méristèmes apicaux, ce qui facilite la multiplication végétative. Donc, si des cellules de racine, de tige ou de feuille sont susceptibles de s'organiser en bourgeon méristématique apical, une nouvelle tige peut se former et produire facilement des racines à sa base. La multiplication végétative permet à la plante d'occuper rapidement l'espace disponible et d'être avantagée lors de la compétition avec d'autres plantes.

La reproduction sexuée entraîne une variabilité génétique

La reproduction sexuée implique un parent de chaque sexe et aboutit à une descendance génétiquement nouvelle, composée d'individus génétiquement différents des parents et différents entre eux. Ils possèdent une partie des gènes recombinaisonnés de chaque parent. En ce sens, la reproduction sexuée engendre de nouvelles recombinaisons génétiques. Bien que la reproduction sexuée se rencontre chez les plantes vivant dans tous les types d'environnements, elle est particulièrement importante chez les plantes vivant dans des conditions environnementales changeantes ou dans des environnements variés. Puisque les descendants provenant de la reproduction sexuée sont génétiquement différents, un ou plusieurs individus peuvent être mieux adaptés à un environnement particulier, apportant ainsi à l'espèce un avantage compétitif.

Chez les végétaux, la reproduction sexuée fait intervenir trois types de cellules reproductrices : les spores, les spermatozoïdes et les oosphères. Une spore se développe pour donner directement un nouvel organisme, sans fusion avec une autre cellule reproductrice. En revanche, un spermatozoïde (cellule reproductrice mâle) féconde une oosphère (cellule reproductrice femelle). À la suite de cette fusion, il y a formation d'un zygote qui donnera un embryon qui se développera ensuite en une nouvelle plante. Les spermatozoïdes et les oosphères sont appelés **gamètes** (du grec, *gamein*, mariage). Chez les gymnospermes et les angiospermes, l'embryon est contenu, avec des réserves nutritives, dans une graine entourée de téguments protecteurs.

La reproduction sexuée présente quelques risques car les oosphères ou les spermatozoïdes peuvent être endommagés ou détruits, empêchant toute fécondation d'avoir lieu. Certains scientifiques pensent que la reproduction sexuée joue un rôle essentiel dans l'élimination des gènes dommageables pour le maintien des potentialités des plantes.

La reproduction sexuée nécessite une très grande énergie. D'abord, il faut que la plante produise les spermatozoïdes et les oosphères. Puis le développement du zygote en embryon et les étapes de la transformation de ce dernier en plantule exigent encore beaucoup d'énergie. Étant donné ces considérations, pourquoi la reproduction sexuée a-t-elle lieu ? Apparemment, la diversité génétique générée par la reproduction sexuée assure un immense avantage sélectif pour un grand nombre d'organismes. Si les descendants possèdent une variabilité génétique, le potentiel de survie des espèces dans un environnement difficile augmente.



(a)



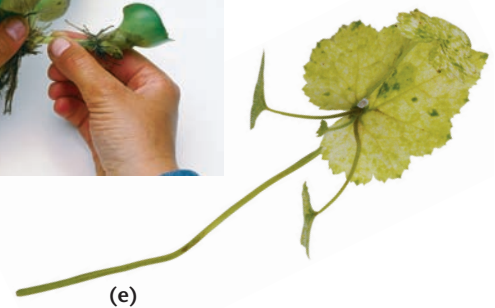
(b)



(d)



(c)



(e)

FIGURE 6.1 Multiplication végétative. Les plantes possèdent des méthodes variées de multiplication végétative (ou reproduction asexuée). (a) Chez quelques plantes comme le peuplier faux-tremble, des rejets adventifs apparaissent à partir de bourgeons formés sur les racines. L'ensemble des arbres représente un *clone*. En automne, les différents clones sont parfois identifiables car les feuilles changent de couleur à un rythme différent. (b) Quelques plantes grasses, telles que *Kalanchoe daigremontiana*, produisent des plantules adventives sur les bords de leurs feuilles. Ces plantules tombent sur le sol où elles s'enracinent facilement. (c) La jacinthe d'eau (*Eichornia crassipes*) produit de nombreuses nouvelles plantes à l'extrémité de courtes tiges (les stolons) susceptibles de se détacher. La jacinthe d'eau prolifère si vite qu'elle obstrue les voies navigables des régions tropicales et semi-tropicales comme en Floride. (d) *Cholla cacti* (variété d'*Opuntia*) est formée d'une série de segments de tiges qui se désarticulent facilement, tombent sur le sol, et donnent naissance à de nouvelles plantes. Ces segments s'accrochent fréquemment sur les vêtements, ou la fourrure des animaux, et sont ainsi disséminés. (e) Une espèce de saxifrage (*Tolmiea menziesii*) produit de nouvelles plantes à la base de chaque feuille.

Bien que les graines soient généralement le résultat de la reproduction sexuée, de nombreuses plantes produisent des graines selon un processus différent connu sous le nom d'*apomixie* (du grec *apo*, éloigné de). Les graines résultant de l'*apomixie* sont formées sans fécondation de l'oosphère (voir l'encadré *Biotechnologies*). Afin de s'adapter aux modifications environnementales, des espèces choisissent l'une ou l'autre des solutions. Ainsi, chez les pissenlits, certaines plantes produisent des graines issues de la fécondation tandis que d'autres produisent des graines apomictiques. Dans le chapitre 11, nous verrons plus en détail le processus de germination de la graine.

Certaines plantes, comme le pissenlit et la violette, qui se reproduisent à la fois de façon sexuée et de façon asexuée, fournissent aux scientifiques les moyens de tester les avantages

sélectifs de la reproduction sexuée ou asexuée dans une diversité d'environnements modifiés ou non. Actuellement, plusieurs laboratoires travaillent sur ce sujet expérimental.

Contrôlez vos acquis

1. En quoi la multiplication végétative diffère-t-elle de la reproduction sexuée ?
2. Citez quelques exemples de multiplication végétative chez les plantes.
3. Quelles peuvent être les raisons qui font que les plantes se reproduisent à la fois de façon sexuée et de façon asexuée ?

6.2 Méiose et alternance de générations

À certains moments de leur cycle de vie sexuelle, tous les organismes pluricellulaires retournent à l'état de cellules uniques – le spermatozoïde et l'ovule en général – qui, en fusionnant, donnent un zygote qui se développe ensuite en un nouvel organisme pluricellulaire. Les spermatozoïdes et les ovules doivent posséder la moitié du nombre de chromosomes des cellules des adultes pluricellulaires. Si le nombre de chromosomes n'était pas divisé par deux, chaque génération aurait deux fois plus de chromosomes que la génération précédente. Après quelques générations, les cellules ne contiendraient que des chromosomes, sans aucune place libre pour le reste du contenu cellulaire. Dans cette section, nous étudierons la **méiose**, un type de division nucléaire se produisant uniquement lors de la reproduction sexuée, dont le résultat est la formation de cellules filles possédant la moitié du nombre de chromosomes par rapport à la cellule mère.

Les noyaux des cellules filles résultant de la méiose possèdent une copie de chaque chromosome

Les deux types de divisions nucléaires, la mitose et la méiose, ont des effets différents sur le nombre de chromosomes des cellules filles. Durant la mitose, le noyau originel se divise pour donner *deux* noyaux fils, possédant chacun le *même* nombre de chromosomes que le noyau originel. De cette façon, la mitose et la cytotodière, c'est-à-dire la division du cytoplasme, produisent deux cellules filles avec un nombre de chromosomes identique à celui de la cellule originelle, et ce, tant qu'il n'y a pas de mutation. Durant la méiose, le noyau se divise *deux* fois pour finalement produire *quatre* cellules filles dont les noyaux possèdent chacun la *moitié* du nombre de chromosomes par rapport au noyau de la cellule mère.

Le nombre de chromosomes peut varier en fonction de l'espèce. Une cellule typique d'un organisme, autre que les cellules reproductrices (spore, spermatozoïde, oosphère), est appelée *cellule somatique* (du grec *soma*, corps). Chez les végétaux, une cellule somatique contient un ou deux lots de chromosomes. Dans une cellule possédant deux lots de chromosomes, chaque paire de chromosomes se compose d'un chromosome issu de l'oosphère et d'un chromosome provenant du spermatozoïde. Chaque paire de chromosomes est appelée paire de **chromosomes homologues**, car les deux chromosomes possèdent les gènes qui contrôlent le même caractère. Une cellule avec deux lots de chromosomes est appelée cellule **diploïde** (du grec *diplois*, double). Une cellule avec un seul lot de chromosomes est appelée cellule **haploïde** (du grec *haplois*, un seul). Le nombre diploïde de chromosomes correspond à $2n$, et le nombre haploïde à n . Chez l'homme, par exemple, le nombre diploïde de chromosomes ($2n$) est 46, et le nombre haploïde (n) est 23. Chez l'onagre, le nombre diploïde est 14, et l'haploïde 7. Les cellules végétales, et en fait toutes les espèces végétales, peuvent être **polyploïdes**, c'est-à-dire posséder plus que le nombre diploïde ($2n$). Comme vous le verrez dans les chapitres suivants, les plantes polyploïdes peuvent avoir des effets significatifs sur la spéciation.

La méiose I

Chez les végétaux, la mitose peut avoir lieu dans des cellules haploïdes, diploïdes ou polyploïdes. Par exemple, si la cellule est haploïde, chaque cellule fille sera haploïde, avec un seul lot de chromosomes. Si la cellule mère est diploïde, les cellules filles seront diploïdes.

Au contraire, la méiose ne peut avoir lieu que dans des cellules diploïdes, ou polyploïdes, à condition que le nombre de chromosomes soit pair, $4n$, $6n$, etc. Si le nombre de chromosomes était divisé par deux dans une cellule haploïde, les cellules filles ne posséderaient pas tous les gènes nécessaires au développement de l'organisme. Nous étudierons la méiose dans une cellule diploïde qui donnera quatre cellules haploïdes. Chacune de ces cellules filles ne possède que la moitié des chromosomes par rapport à la cellule mère.

La préparation de la méiose nécessite une phase S durant laquelle les chromosomes sont dupliqués, comme lors de la préparation de la mitose. Comme dans la mitose, les stades de la méiose sont la prophase, la métaphase, l'anaphase et la télophase (voir figure 6.2). Cependant, plutôt que de réaliser une division, la méiose implique deux divisions, identifiées par la numérotation romaine, méiose I et méiose II. Durant la **méiose I**, les chromosomes homologues se séparent. Durant la **méiose II**, ce sont les chromatides sœurs qui se séparent. Les phases de chaque division nucléaire sont également identifiées par une numérotation romaine. Par exemple, la première phase de la méiose I est appelée prophase I.

La prophase I

La **prophase I** est le premier stade – et le plus complexe – de la méiose. Elle commence après l'interphase, par des événements qui existent également lors de la mitose : formation du fuseau achromatique, disparition de la membrane nucléaire et du nucléole. Cependant, contrairement à la prophase de la mitose, la prophase I de la méiose concerne les chromosomes. Lors de la prophase de la mitose, chaque chromosome, composé de deux chromatides, s'aligne individuellement, indépendamment des autres chromosomes. Durant la prophase I de la méiose, les chromosomes homologues, formés chacun de deux chromatides et portant les mêmes gènes, s'apparient. Cet appariement, appelé **sindèse**, se traduit par la formation de **tétrades**, constituées par quatre chromatides. Les chromatides ont pu se chevaucher durant l'interphase. Durant la prophase I, ces chevauchements peuvent se traduire par des échanges de segments de chromosomes, appelés **crossing-over**. Cette source de variabilité génétique sera étudiée en détail dans le chapitre 12.

La métaphase I

La **métaphase I** de la méiose est comparable à la métaphase de la mitose, sauf que ce sont les tétrades des chromosomes homologues et non les chromosomes seuls qui se déplacent vers la plaque métaphasique (ou plaque équatoriale). Comme durant la mitose, les mouvements chromosomiques sont sous le contrôle des microtubules fusoriaux. Les microtubules fusoriaux d'un pôle du fuseau sont attachés à un chromosome de chaque paire. Les microtubules du pôle opposé sont attachés à l'autre chromosome.

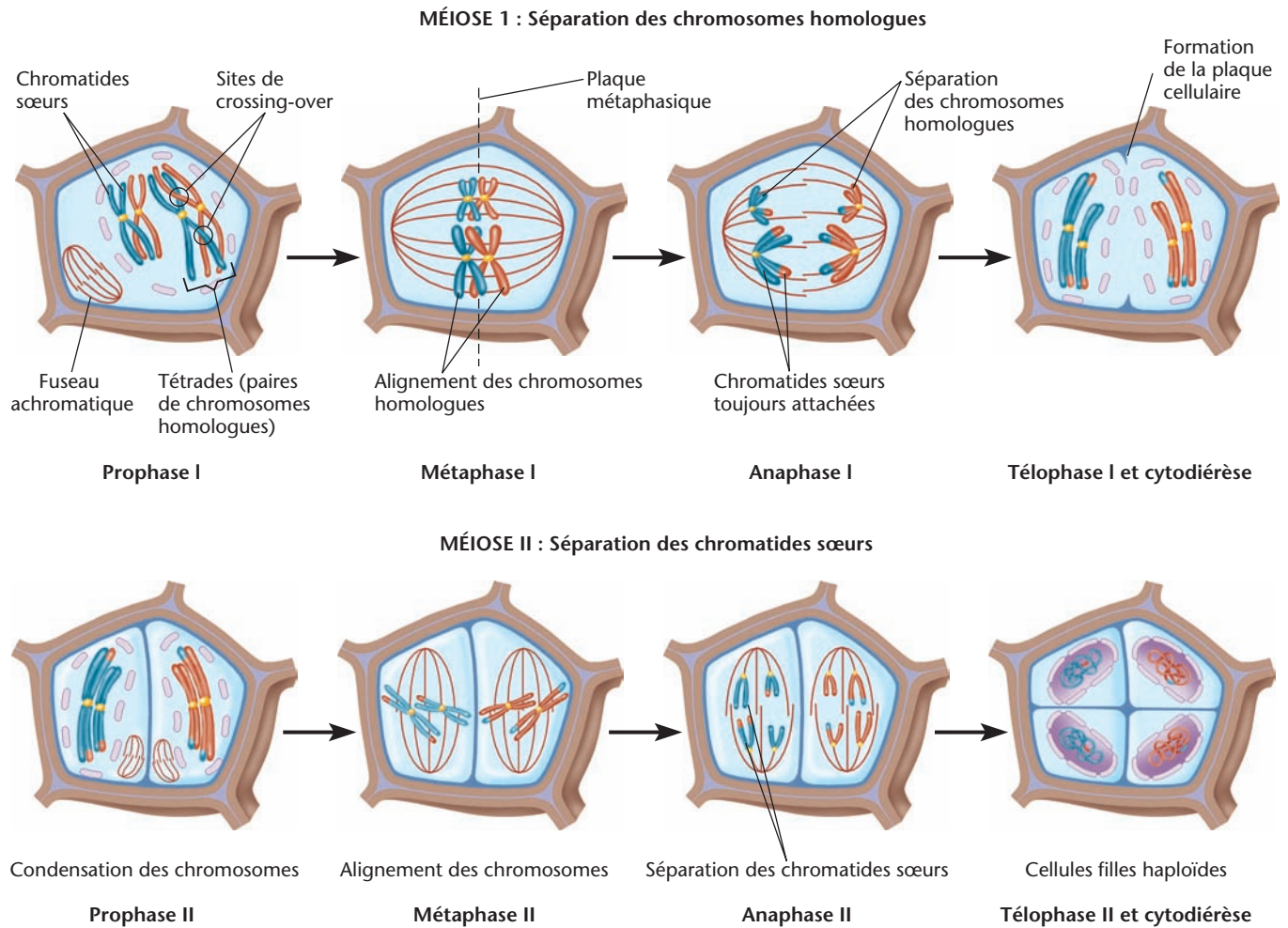


FIGURE 6.2 Méiose. Représentation schématique des deux divisions de la méiose. Le principal événement de la prophase I est l'appariement des chromosomes homologues (syndièse). Durant la métaphase I, les paires de chromosomes homologues s'alignent sur la plaque métaphasique. La séparation des chromosomes homologues a lieu durant l'anaphase I. Parfois, l'enveloppe nucléaire se reforme et la cytotdièrèse a lieu pendant et après la télaphase I. La méiose II ressemble à la mitose en ce sens que chaque chromosome dupliqué évolue comme une entité indépendante.

L'anaphase I

Durant l'**anaphase I**, les chromosomes homologues se séparent et migrent aux pôles opposés. Comme pour l'anaphase de la mitose, des protéines motrices permettent cette montée aux pôles. Contrairement à la mitose, les chromatides sœurs d'un chromosome restent attachés à leur centromère et se déplacent ensemble, en tant qu'unités, vers le même pôle fusorial. Pendant ce temps, chaque chromosome homologue migre à un pôle opposé. Ainsi, chaque pôle possède un lot de chromosomes et le nombre de chromosomes a été divisé par deux. Au contraire, dans la mitose, les chromatides d'un chromosome se séparent durant l'anaphase, maintenant ainsi constant le nombre de chromosomes.

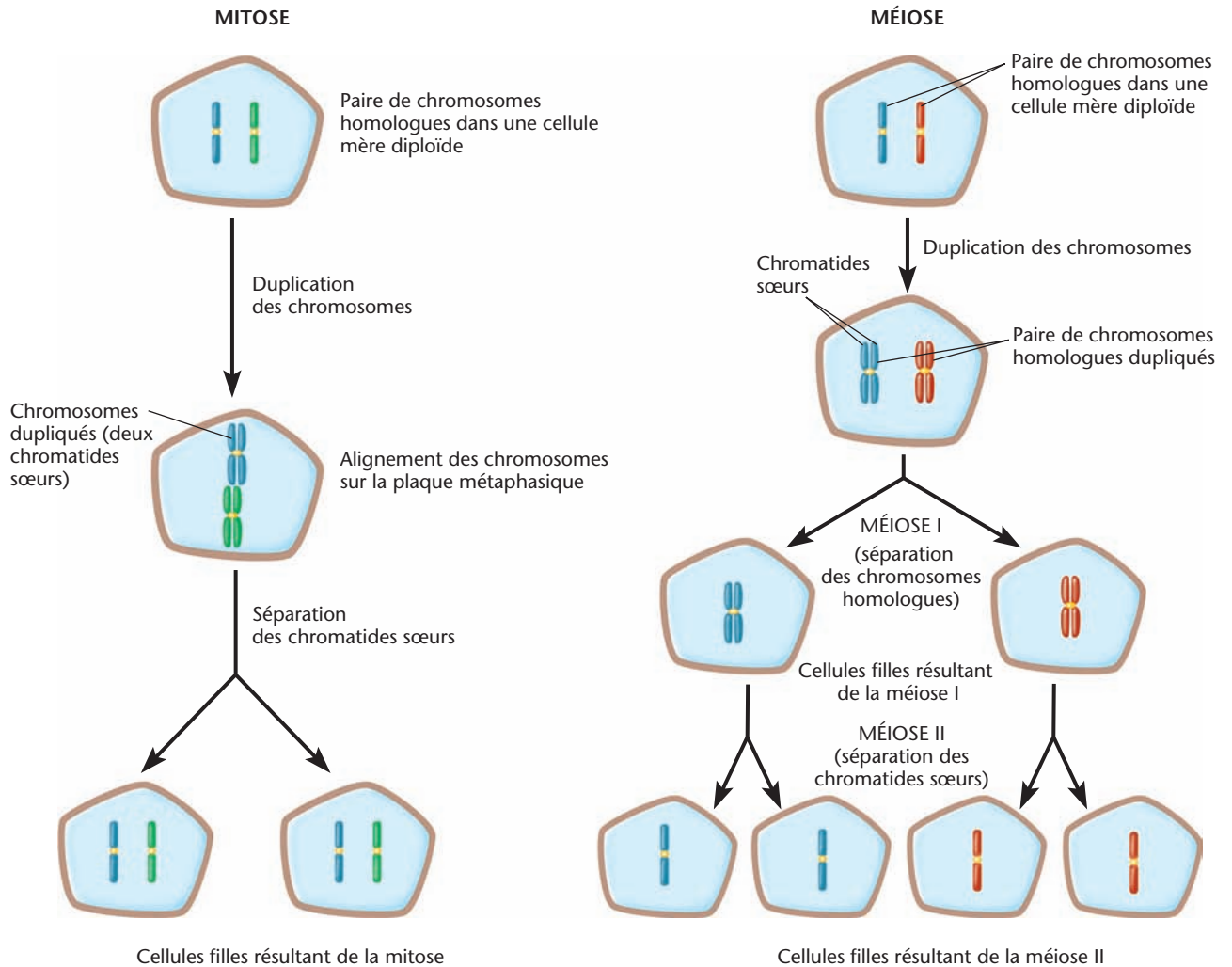
Télaphase I et cytotdièrèse

Durant la **télaphase I**, divers événements ont lieu, en fonction des espèces. Généralement, la cellule retourne, même brièvement, vers le stade préméiotique, avant d'entrer en méiose II. Les chromosomes continuent leur mouvement entamé lors de l'anaphase I, se terminant à proximité des pôles opposés.

Dans de nombreux cas, le nucléole et la membrane nucléaire se reforment et les chromosomes se décondensent. Dans d'autres cas, les cellules entrent immédiatement en méiose II. La cytotdièrèse, c'est-à-dire la division du cytoplasme, a lieu généralement durant la télaphase I. La méiose I est appelée **mitose réductionnelle** car le nombre de chromosomes est divisé par deux.

La méiose II

Durant la **méiose II**, les chromatides sœurs se séparent selon un processus identique à la mitose. La principale différence est que la méiose II débute avec des cellules haploïdes, tandis que la mitose peut se faire à partir de cellules haploïdes, diploïdes ou polyploïdes. Quand prophase II, métaphase II, anaphase II et télaphase II sont terminées, on observe quatre noyaux possédant la moitié du nombre de chromosomes par rapport à la cellule originelle. La cytotdièrèse a alors lieu. Chez les animaux, les cellules deviennent les spermatozoïdes et les ovules, tandis que chez les végétaux, elles donnent des spores. La figure 6.3 résume les différences entre mitose et méiose.



(a) Durant la mitose, les chromosomes dupliqués se raccourcissent durant la prophase, ils s'alignent dans le plan équatorial durant la métaphase et se séparent durant l'anaphase. Chaque chromosome, formé de deux chromatides, évolue indépendamment, si bien que les deux cellules filles ont le même nombre de chromosomes que la cellule mère.

(b) Durant la méiose, les chromosomes se raccourcissent durant la prophase, et les chromosomes homologues s'apparient puis s'alignent dans le plan équatorial. Les paires de chromosomes homologues se séparent durant l'anaphase de la première division méiotique, réduisant ainsi de moitié le nombre de chromosomes de la cellule. La deuxième division méiotique est identique à la mitose.

FIGURE 6.3 Comparaison de la mitose et de la méiose. Dans les deux types de divisions, le chromosome s'est déjà répliqué durant la phase S, avant la phase G2 et le début de la division nucléaire.

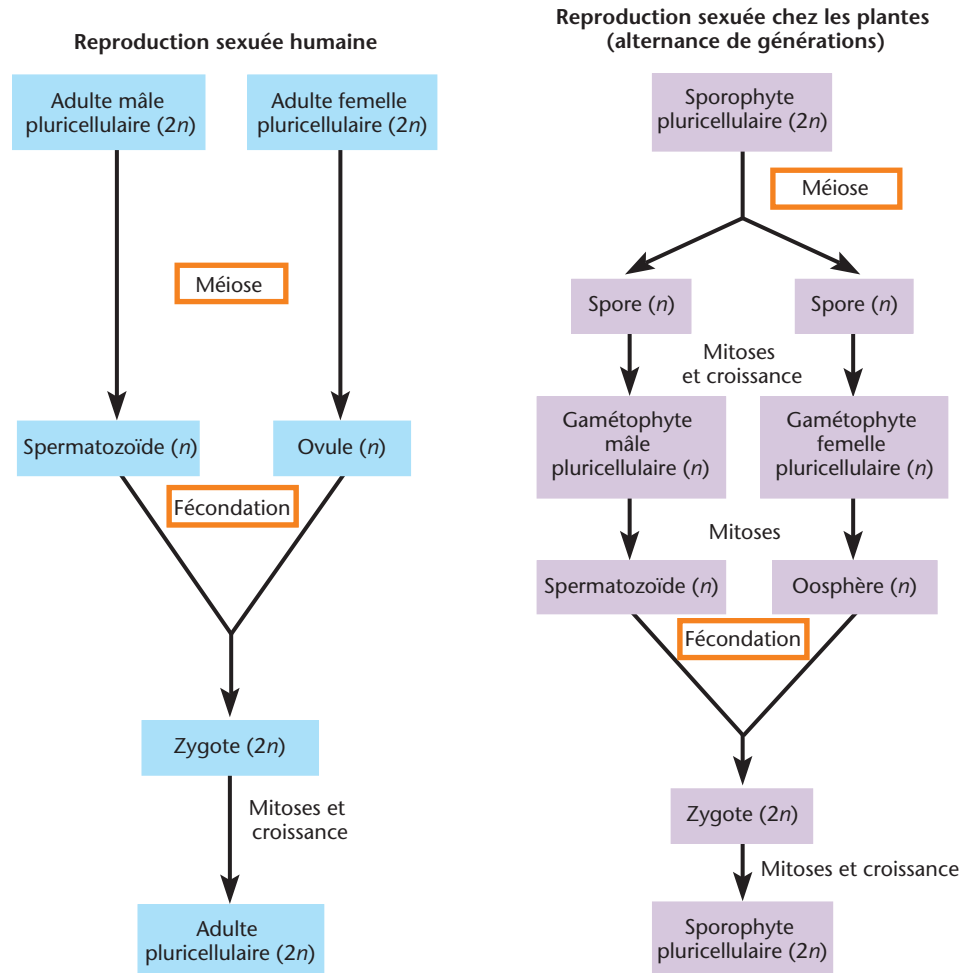
Les cycles de reproduction sexuée chez les végétaux présentent deux phases multicellulaires alternes, haploïde et diploïde

Le cycle de reproduction des végétaux diffère profondément de celui des animaux supérieurs, comme les êtres humains. Chez ces derniers, la forme pluricellulaire est diploïde et les seules cellules haploïdes sont les spermatozoïdes et les ovules. Les cycles de reproduction des végétaux sont beaucoup plus complexes car il existe deux formes pluricellulaires : l'une appelée **sporophyte** (du grec *sporos*, semence, et *phyton*, plante, « plante produisant des spores ») dont les cellules sont diploïdes et l'autre appelée **gamétophyte** (du grec signifiant « plante produisant les gamètes ») dont les cellules sont haploïdes. Les cycles de reproduction des végétaux impliquent donc une **alternance de générations**, dans laquelle ces deux formes adultes – sporophytes diploïdes et gamétophytes

haploïdes – alternent, en se mettant en place mutuellement. Un cycle de reproduction sexuée typique d'un végétal comprend cinq étapes (voir figure 6.4) :

1. Certaines cellules du sporophyte pluricellulaire, diploïdes, subissent la méiose pour donner les spores haploïdes.
2. Les spores se divisent mitotiquement pour donner un gamétophyte pluricellulaire, haploïde.
3. Une ou plusieurs cellules du gamétophyte se multiplient par mitose pour former les gamètes, haploïdes, les spermatozoïdes et les oosphères.
4. Un spermatozoïde féconde une oosphère pour donner un zygote diploïde.
5. Le zygote donne naissance, par mitose, à un sporophyte pluricellulaire, diploïde.

FIGURE 6.4 Alternance de générations. Comme on peut le voir, la reproduction sexuée des plantes est plus complexe que celle des humains, car elle implique des étapes supplémentaires entre les stades clés que sont la méiose et la fécondation. Au lieu de produire directement les spermatozoïdes et les ovules, la méiose chez les plantes produit des spores qui sont à l'origine des gamétophytes qui donneront ultérieurement les spermatozoïdes et les oosphères. De cette façon, les sporophytes diploïdes et les gamétophytes haploïdes sont formés alternativement. Chez quelques espèces de plantes, les sporophytes donnent naissance à des spores qui sont à l'origine de gamétophytes bisexués qui produisent à la fois des spermatozoïdes et des oosphères.



Chez les végétaux, la méiose ne produit que des spores haploïdes, alors que chez les animaux, elle donne les gamètes. Chez les champignons, les spores peuvent résulter de la méiose ou de la mitose et peuvent être haploïdes ou diploïdes.

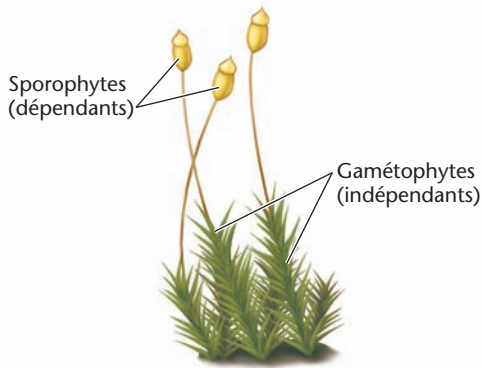
Les espèces végétales varient par les tailles relatives des sporophytes et des gamétophytes, et par la capacité de ces formes à vivre ou non de façon indépendante (voir figure 6.5). Chez la plupart des bryophytes, le gamétophyte est plus grand que le sporophyte. Quand vous regardez un tapis de mousses, par exemple, vous voyez principalement des gamétophytes, avec les sporophytes formant des pédoncules attachés aux gamétophytes. Cependant, chez les plantes vasculaires, le gamétophyte est beaucoup plus petit que le sporophyte. Chez la plupart des plantes vasculaires sans graines, telles que les fougères, les gamétophytes sont typiquement indépendants. Le sporophyte des fougères est la fougère telle qu'on la connaît, tandis que le gamétophyte est une structure foliacée, cordiforme, de quelques millimètres de diamètre. Chez les plantes à graines, comme les gymnospermes et les angiospermes, le gamétophyte est microscopique par rapport au sporophyte et il dépend de ce dernier pour sa nutrition. Quand vous regardez des conifères ou des plantes à fleurs, vous observez le sporophyte. Les gamétophytes des gymnospermes sont localisés dans les cônes, tandis que chez les angiospermes, ils sont dans les fleurs.

Il existe également des variations sexuelles dans les types de spores produites et, par conséquent, dans les types de

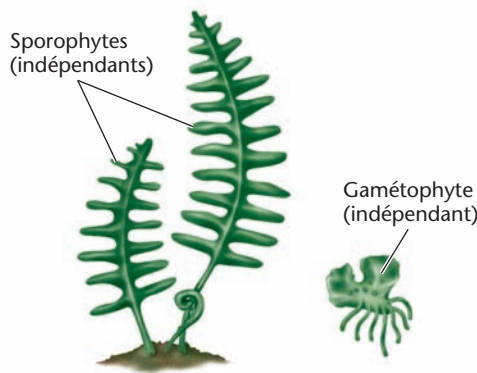
gamétophytes formés par ces spores. Chez les fougères et la plupart des plantes vasculaires sans graines, un seul type de spore donne naissance à un gamétophyte bisexué, qui produit spermatozoïdes et oosphères. Cependant, la plupart des plantes à graines forment deux types de spores : une **mégaspore** qui produit un **gamétophyte femelle** et une **microspore** qui produit le **gamétophyte mâle**.

Les botanistes ne sont pas tous d'accord sur la raison pour laquelle les cycles de reproduction des végétaux impliquent des sporophytes et des gamétophytes. La théorie la plus probable affirme que chacune de ces formes pluricellulaires apporte à l'organisme un avantage sélectif. Par exemple, chez les plantes sans graines, le sporophyte, capable de pousser sur une terre sèche, représente un avantage significatif. Pendant ce temps, les gamétophytes libres sont petits et permettent à la reproduction sexuée d'avoir lieu rapidement, avec un minimum d'eau. Généralement, une seule goutte suffit, permettant aux spermatozoïdes de nager vers les oosphères. C'est la raison pour laquelle les fougères peuvent vivre dans des endroits éloignés de l'eau mais obtenir l'eau nécessaire pour la reproduction, à partir de la rosée, du brouillard ou d'une pluie limitée. On peut se demander pourquoi les amphibiens comme les crapauds ne possèdent pas deux formes de vie pluricellulaires ? La réponse est que les crapauds sont mobiles et peuvent donc retourner dans l'eau pour assurer la fécondation de leurs œufs.

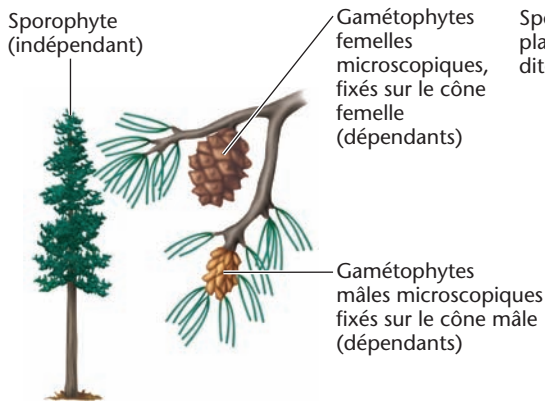
Chez la plupart des bryophytes telles que les mousses :



Chez les plantes vasculaires sans graines telles que les fougères :



Chez les gymnospermes telles que les conifères :



Chez les angiospermes (plantes à fleurs) :

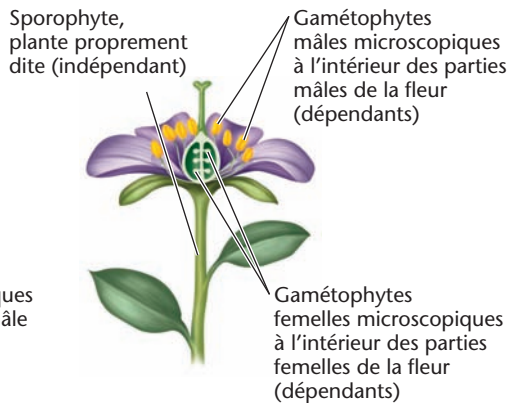


FIGURE 6.5 Reproduction chez des sporophytes et des gaméophytes typiques.

Parmi les plantes, on constate des variations concernant la taille des sporophytes et des gaméophytes, ainsi que dans les types de relations existant entre ces deux aspects pluricellulaires des plantes. Le gaméophyte est la forme dominante, indépendante chez les bryophytes, alors que chez les plantes vasculaires, les gaméophytes sont typiquement microscopiques et les sporophytes constituent la plante proprement dite.

Contrôlez vos acquis

1. Quelle est la principale différence entre la mitose et la méiose ?
2. Décrivez l'assemblage par paire des chromosomes homologues.
3. Qu'est-ce que l'alternance de générations ?

6.3 Structure de cône et de fleur

Comme vous le savez, la plupart des plantes sont des plantes à graines, gymnospermes et angiospermes. Dans cette section, nous verrons comment les cônes et les fleurs facilitent la reproduction sexuée. Les cônes, également appelés **strobiles**, et les fleurs se forment après transformation des méristèmes apicaux caulinaires en méristèmes reproducteurs. Les deux structures possèdent des feuilles modifiées, appelées **sporophylles**, productrices de spores. Elles contiennent les **sporangies** qui sont des sortes de sacs dans lesquels sont produites les spores. Ces spores donnent ensuite naissance aux gaméophytes.

La pollinisation précède la fécondation. Les **grains de pollen**, connus sous le nom de **pollen**, représentent les gaméophytes mâles. Le transport du pollen de la partie mâle vers la partie femelle de la fleur correspond au phénomène de **pollinisation**. Il faut garder en mémoire que la pollinisation n'est pas une garantie de fécondation. Pour que la fécondation ait lieu, un spermatozoïde produit par un grain de pollen doit s'unir à une oosphère. Chaque oosphère est contenue à l'intérieur d'une structure appelée **ovule** (du latin *ovulum*, petit œuf). La fécondation ne suit pas immédiatement la pollinisation et peut même ne pas avoir lieu avant plusieurs mois. Après la fécondation, l'ovule se développe en graine.

Les angiospermes, qui portent les gaméophytes mâles et femelles dans une même fleur, pratiquent l'**autopollinisation**. Chez d'autres angiospermes, les gaméophytes mâles et femelles sont dans différentes fleurs portées par la même plante. Ces espèces sont dites **monoïques** (du grec *monos*, *oico*, une maison) car chaque plante possède une fleur mâle et une fleur femelle distinctes. La citrouille et le maïs en sont des exemples. À l'inverse, chez certaines angiospermes, les fleurs mâles et femelles sont portées par des plantes différentes. Ces plantes sont dites **dioïques** (du grec *dioicos*, deux maisons). Chez les espèces dioïques, on ne rencontre que la **pollinisation croisée** entre deux plantes séparées. La marijuana (*Cannabis sativa*) et le saule (*Salix*) sont des exemples de plantes dioïques. Chez la plupart des gymnospermes, les gaméophytes mâles et femelles sont sur des cônes différents portés par la même plante.

Chez les gymnospermes, les méristèmes apicaux caulinaires produisent les cônes

Les gymnospermes sont caractérisées par la présence de cônes porteurs de graines nues. Les méristèmes apicaux reproducteurs se développent soit en cônes polliniques (parfois appelés *cônes simples*, ou *cônes mâles*), soit en cônes ovulés (parfois appelés *cônes composés*, ou *cônes femelles*) (voir figure 6.6). Chez le pin, par exemple, les cônes mâles sont disposés à la base des rameaux de l'année. Ils sont constitués de petites feuilles étroites, à l'aspect de papier de soie, insérées sur l'axe du cône ; elles portent les sporanges mâles qui contiennent les spores formées à la suite de la méiose.

Les cônes femelles sont appelés *cônes ovulés* car ils contiennent des ovules portés à la face inférieure de l'échelle. Comme pour le cône mâle, il y a formation, à partir du méristème apical, d'un axe du cône qui porte les feuilles modifiées en bractées ligneuses. Un bourgeon axillaire à la base de chaque bractée est à l'origine de la sporophylle, échelle qui porte à sa face inférieure deux ovules nus. Le vent transporte les gamétophytes mâles (grains de pollen) jusqu'aux gamétophytes femelles attachés sur les cônes ovulés.

Chez les angiospermes, les méristèmes apicaux caulinaires produisent les fleurs

Les angiospermes sont connues pour leurs fleurs caractéristiques et pour la protection de leurs graines. Les méristèmes apicaux caulinaires qui deviennent reproducteurs se développent en fleurs mâles, en fleurs femelles, ou en fleurs bisexuées, selon les espèces. Le vent, les insectes, les oiseaux et les mammifères

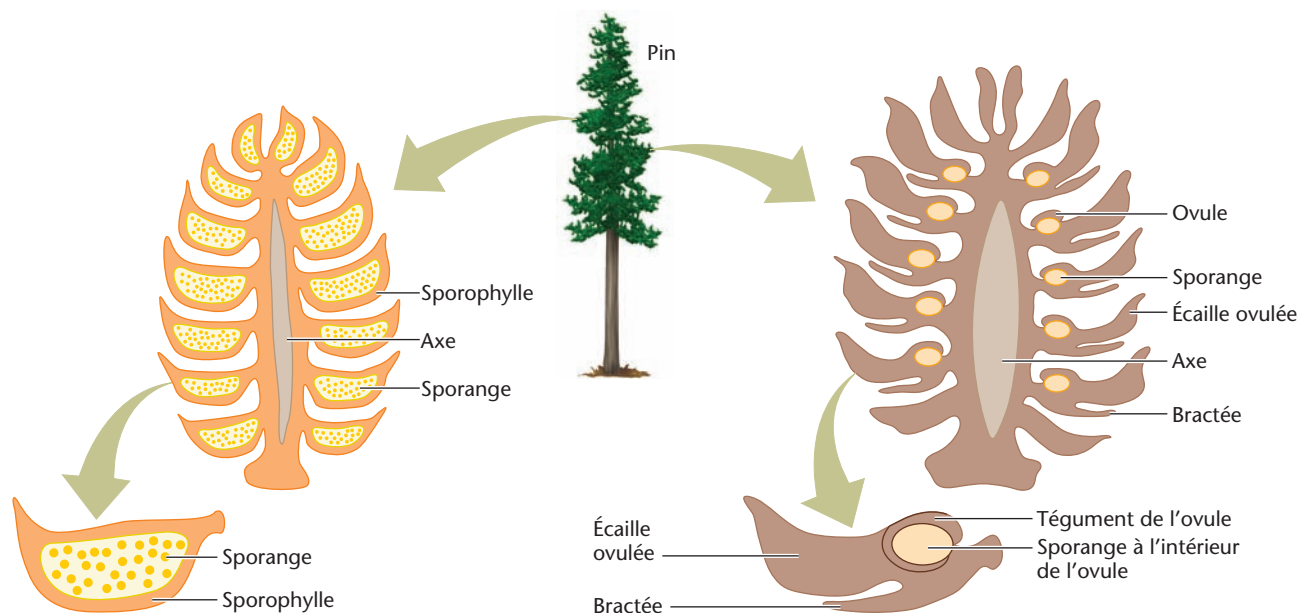
(comme les chauves-souris) transportent le pollen jusqu'aux organes femelles de la fleur. Les pollinisateurs sont attirés par les couleurs des fleurs, par le nectar et par d'autres facteurs attractifs ; ils transportent involontairement le pollen produit par une fleur vers une autre fleur.

Comme vous le savez, les fleurs sont apparues relativement récemment au cours de l'évolution des plantes. Elles résultent de modifications des méristèmes apicaux caulinaires et des feuilles qu'ils produisent. La transition évolutive entre les feuilles et les fleurs s'observe aisément sur quelques fleurs. Dans le chapitre 11, nous verrons en détail comment les signaux produits dans les feuilles et transmis au méristème apical caulinaire initient la formation de la fleur. Le changement de saison, particulièrement la longueur des nuits, contrôle le déclenchement de ces signaux à partir de la feuille. La nature de ce signal n'est pas connue.

Quand le signal d'induction arrive des feuilles, le méristème apical caulinaire se dilate et produit finalement les pièces florales à partir de primordiums qui, autrement, auraient donné des feuilles. Toutes les pièces florales sont des feuilles modifiées. Comme nous le verrons, certaines de ces feuilles modifiées sont des sporophylles. Le rôle des sporophylles sera détaillé dans les chapitres 21 et 22.

Une fleur peut posséder jusqu'à quatre types de feuilles modifiées

On compte environ 258 000 espèces d'angiospermes dont l'apparition a débuté il y a 140 millions d'années ; ceci explique la grande diversité dans la structure des fleurs chez les



(a) Les cônes polliniques sont formés d'échelles (sporophylles) à l'aspect de papier de soie ; sous chacune d'elles se trouvent les sporanges (étamines) dans lesquels s'élabore le pollen, disséminé au printemps.

(b) Les cônes ovulés se développent sur plusieurs saisons avant d'atteindre leur maturité ; les échelles se lignifient progressivement et portent à leur base deux ovules qui évoluent en graines. Chaque échelle ovulée est formée par la réunion de sporophylles dérivées d'un bourgeon axillaire modifié situé sur l'axe entre une bractée (feuille modifiée) et l'axe du cône. (Sur cette coupe longitudinale schématisée un seul ovule est visible sur chaque échelle.)

FIGURE 6.6 Les cônes des gymnospermes. Chez les gymnospermes communes, comme le pin, les cônes polliniques (cônes mâles) et les cônes ovulés (cônes femelles), se rencontrent sur le même arbre.

espèces actuelles. Avant d'étudier les nombreuses variations possibles de la structure florale, examinons l'organisation fondamentale d'une fleur typique (voir figure 6.7). Cette fleur typique se situe au sommet d'une tige appelée **pédoncule**. Le sommet du pédoncule est renflé et forme un **réceptacle** qui porte les pièces florales : sépales, pétales, étamines et carpelles (ces deux dernières sont les feuilles modifiées, reproductrices).

Les **sépales** (du latin *sepalum*, couverture) ont un rôle essentiel de protection du bouton floral avant son ouverture. Ils sont généralement verts. L'ensemble des sépales constitue le **calice**. Le calice est le premier verticille apparu à la base du réceptacle ; les sépales peuvent être indépendants ou soudés.

Les **pétales** (du latin *petalum*, feuille, pétale) sont des feuilles modifiées colorées qui attirent les pollinisateurs. Le pétale s'insère sur le réceptacle à l'intérieur et au-dessus du calice. L'ensemble des pétales constitue la **corolle** ; les pétales peuvent être indépendants ou soudés par leur base. Le calice et la corolle, composés de deux types de feuilles modifiées stériles, constituent le **périanthe**.

Les **étamines**, pièces mâles de la fleur, ont pour fonction de produire le pollen. L'ensemble des étamines est appelé **androcée** (du grec, *aner*, *andros*, homme, et *oikos*, lieu). Il s'agit du troisième verticille, au-dessus du périanthe. Une étamine est formée du filet qui s'insère sur le réceptacle, et de l'**anthère**, masse renflée allongée, composée de deux lobes creusés de quatre sacs polliniques. La fonction de l'anthère est de produire, à l'intérieur des sacs polliniques, les gamétophytes mâles ou grains de pollen.

Les **carpelles** (du grec *karpos*, fruit) représentent l'organe femelle de la fleur. L'ensemble des carpelles constitue le **gynécée** (du grec *gunakeion*, habitation de la femme). Les carpelles forment le dernier verticille le plus interne, au-dessus de l'androcée. Le gynécée est formé d'un ou de plusieurs carpelles qui peuvent être libres ou assemblés. Le terme **pistil** est parfois employé pour désigner un carpelle indépendant, simple, ou un ensemble de carpelles assemblés pour constituer une structure composée. Chaque carpelle, simple ou composé (pistil), est surmonté par le **style**, plus ou moins long, qui se termine par une surface élargie, le **stigmate**, représentant une surface collante pour le pollen. L'**ovaire** contient un ou plusieurs ovules à l'origine des fruits. Un grain de pollen déposé sur le stigmate germe et donne un tube pollinique qui s'insinue dans le style pour atteindre l'ovaire. À ce stade de pénétration dans le gamète femelle, l'un des gamètes mâles féconde l'ovosphère pour donner le zygote. Après la fécondation, l'ovule se développera en graine. Le second gamète mâle s'unit aux deux noyaux polaires pour donner l'albumen, tissu triploïde, résultant uniquement d'une prolifération cellulaire mitotique, qui se chargera de réserves dont l'embryon se nourrira ultérieurement. Cette **double fécondation** est une caractéristique propre aux angiospermes.

Un pédoncule peut porter une fleur solitaire ou des fleurs groupées en **inflorescence** ; dans ce cas, chaque fleur est portée par une ramification appelée **pédicelle**.

On distingue deux types fondamentaux d'inflorescences (voir figure 6.8). Chez les **inflorescences indéfinies**, *racèmes*, l'axe principal ne se termine pas par une fleur : la forme fondamentale est la *grappe* avec un aspect pyramidal. La grappe est simple (groseillier) ou composée (vigne) ; elle porte le nom de *panicule* chez le troène. L'*épi* est une grappe dont les fleurs sont sessiles et appliquées contre le *pédoncule* (plantain, verveine officinale). Quelques épis ont une organisation particulière : l'*épillet* des graminées dont l'axe se détache de l'axe de l'inflorescence ; le *chaton* simple ou composé regroupant les fleurs unisexuées (saule, bouleau, châtaignier, chêne) ; le *corymbe*, grappe dont les fleurs sont disposées sur un même plan en raison de l'inégalité de longueur de leur pédicelle (poirier). De même, l'*ombelle simple* est composée de rameaux florifères tous égaux et partant d'un même point ; si les rayons primaires de l'ombelle se ramifient, chaque fleur est remplacée par une petite ombelle, il s'agit alors d'une *ombelle composée* (ombelle d'*ombellules*). Enfin, le *capitule* est un groupe de fleurs sessiles insérées au sommet de la tige florifère élargie en réceptacle (*Leucanthemum vulgare*, artichaut). Chez les **inflorescences définies**, *cymes*, l'axe primaire se termine par une fleur. Cet axe possède un nombre peu élevé et défini d'axes secondaires, se terminant tous par une fleur. On peut citer comme exemples la consoude, l'euphorbe, le sedum, la saponaire, le lin, le bégonia, la centaurée, le myosotis et le coléus.

Le nombre et la symétrie des pièces florales sont variables

La structure de la fleur présente une grande diversité. Par exemple, les fleurs peuvent présenter des variations dans les types de pièces florales. Une fleur est dite **complète** si elle est composée des quatre types de feuilles modifiées : sépales,

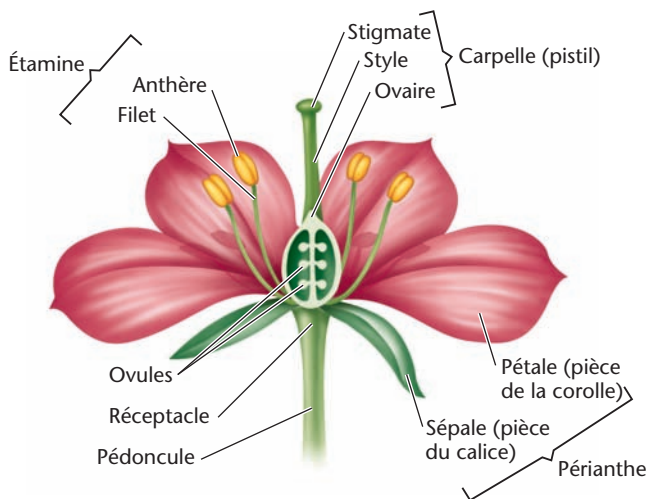
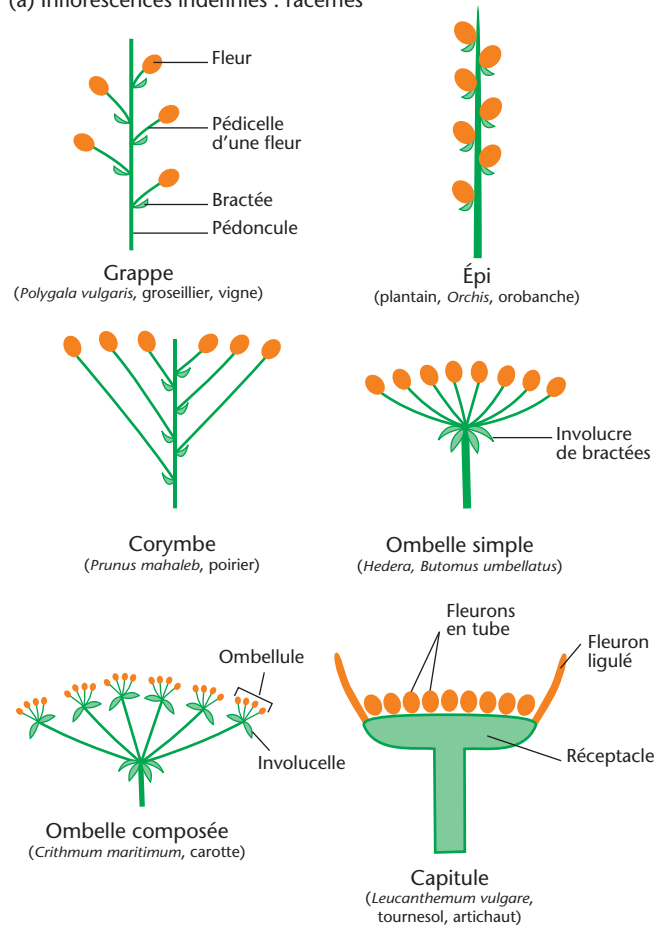


FIGURE 6.7 Structure générale d'une fleur. La fleur se trouve au sommet d'une tige florale appelée *pédoncule*. L'extrémité du pédoncule est renflée : il s'agit du réceptacle sur lequel sont attachés quatre types de feuilles modifiées : les sépales, les pétales, les étamines et les carpelles (également appelés *pistils*). Les sépales et les pétales sont stériles ; l'ensemble des sépales constitue le *calice*, l'ensemble des pétales constitue la *corolle*. Les étamines et les carpelles représentent les pièces fertiles. L'ensemble des étamines porte le nom d'*androcée* et l'ensemble des carpelles compose le *gynécée*. Il s'agit ici d'un diagramme théorique : en réalité, il existe de nombreuses possibilités et beaucoup de fleurs ne possèdent pas l'ensemble des pièces florales.

(a) Inflorescences indéfinies : racèmes



(b) Inflorescences définies : cymes

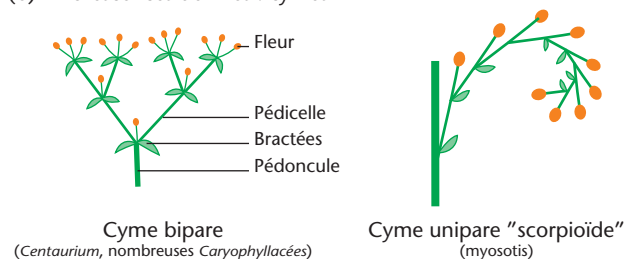


FIGURE 6.8 Inflorescences. Les inflorescences portent un groupe de fleurs sur un pédoncule unique.

pétales, étamines et carpelles (voir figure 6.7). Une fleur chez laquelle manque au moins l'une de ces pièces florales est dite **incomplète**. On peut également classer les fleurs selon qu'elles possèdent ou non les deux types de pièces fertiles. Une fleur bisexuée, ou **hermaphrodite**, contient les étamines (organes mâles) et les carpelles (organes femelles). Une fleur unisexuée ne possède que les organes représentant l'un des sexes : étamines ou carpelles (mais pas les deux). Une fleur unisexuée mâle ne possède que des étamines ; une fleur unisexuée femelle ne possède que des carpelles. Une fleur bisexuée peut être complète ou incomplète selon qu'elle possède ou non des sépales et des pétales. Une fleur unisexuée est, bien sûr, toujours incomplète. Même si elle possède des sépales et des pétales, il manque les étamines ou les carpelles.

On rencontre de nombreuses variations dans la symétrie des fleurs. Il existe des fleurs à symétrie radiale qui sont dites **fleurs régulières** ou **actinomorphes** (du grec *aktis*, rayon). Dans le cas de la symétrie radiale, la disposition des pièces florales admet un axe de symétrie [voir figure 6.9(a)]. On peut citer en exemples les fleurs de pommier et les tulipes. Certaines fleurs possèdent une symétrie bilatérale, ce qui signifie qu'elles présentent un plan de symétrie, généralement antéro-postérieur, de chaque côté duquel les pièces florales sont symétriquement réparties. De telles fleurs sont dites **irrégulières** ou **zygomorphes** (du grec *zygon*, paire). On peut citer comme exemples le muflier et les orchidées.

La sélection naturelle aboutit fréquemment à une modification de la structure florale qui reflète les besoins ou l'organisation des pollinisateurs. Certaines fleurs produisent du nectar, substance sucrée qui attire ces derniers. Le pollen se colle sur les animaux qui consomment le nectar et se trouve ainsi transporté vers une fleur d'une autre plante, provoquant une pollinisation croisée. Les structures des fleurs façonnées par la sélection naturelle attirent des pollinisateurs spécifiques qui visitent les fleurs produites par d'autres plantes de la même espèce. De même, la structure de ces animaux reflète fréquemment les caractéristiques qui facilitent l'obtention de nourriture à partir d'une plante spécifique. Par exemple, les fleurs pollinisées par les oiseaux-mouches possèdent souvent un long col contenant un nectar abondant au fond du tube floral. Le bec des oiseaux-mouches a la longueur du tube de la fleur qu'ils visitent, ce qui leur permet d'atteindre facilement le nectar. Ce faisant, l'oiseau touche les étamines avec son plumage sur lequel le pollen se dépose. En visitant une autre fleur, l'oiseau touche également les stigmates et y dépose involontairement le pollen. La pollinisation et la coévolution des plantes et des animaux seront abordées de façon plus détaillée dans le chapitre 23.

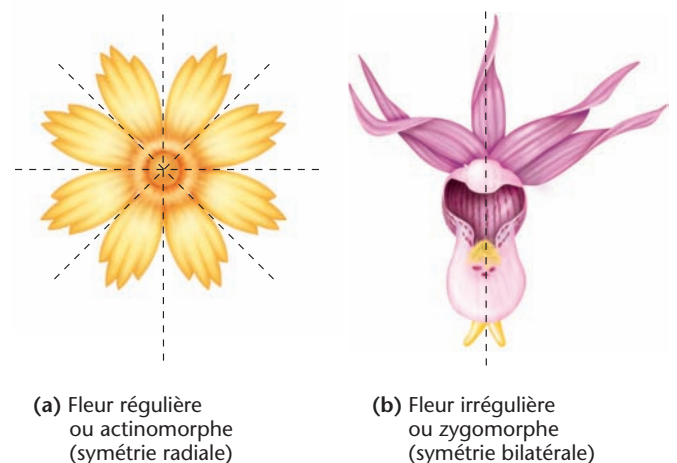


FIGURE 6.9 Types de symétrie florale. Les fleurs dont les pièces florales sont disposées sur des verticilles présentant une symétrie radiale sont des fleurs *régulières* ou *actinomorphes* (par exemple : coréopsis lancéolé). Les fleurs qui présentent une symétrie bilatérale sont dites *irrégulières* ou *zygomorphes* (par exemple, l'orchidée calypso).

La position de l'ovaire est variable dans la fleur

La position de l'ovaire par rapport aux autres pièces florales permet de classer les différents types de fleurs. Lorsque les pièces florales sont fixées sur le réceptacle, au-dessous de l'ovaire, la fleur est dite hypogyne (du grec *hypo*, au-dessous) avec un **ovaire supère** (voir figure 6.10). Chez les fleurs épigynes (du grec *epi*, au-dessus) à **ovaire infère**, l'ovaire prolonge directement le pédicelle et apparaît au-dessous des sépales, pétales et étamines. Dans le cas d'une fleur périgyne (du grec *peri*, autour) les sépales, pétales et étamines sont situés à mi-hauteur de l'ovaire qui est dit **semi-infère**.

Les structures des fleurs sont des exemples de modifications par sélection naturelle

Nous avons observé que les feuilles se modifient pour assurer d'autres fonctions, telles que les épines et les pièces florales. Cette tendance évolutive, dans laquelle une structure modifiée est impliquée dans de nouvelles fonctions, se produit fréquemment pour toutes les formes de vie parce que les mutations ne peuvent modifier que des structures existantes. Si les modifications accroissent les capacités d'une plante pour survivre et produire une descendance, elles sont conservées dans les générations ultérieures. Par exemple, les pétales ont des couleurs éclatantes qui attirent les insectes et les oiseaux qui distribuent le pollen sur de plus grandes distances que le vent. Dans ce cas, une mutation qui modifie la couleur verte d'une feuille peut augmenter le nombre de descendants ainsi que leur distribution géographique. Les mutations ultérieures peuvent avoir changé la forme d'un pétale de telle manière que la fleur ressemble à un insecte susceptible d'être considéré comme un partenaire désirable. La forme et la couleur d'un pétale peuvent être à tel point modifiées que l'origine du pétale en tant que feuille n'est pas évidente pour un observateur mal informé. Dans le chapitre 23, nous verrons comment les feuilles ont évolué pour se transformer en étamines et en carpelles.

Contrôlez vos acquis

1. Décrivez le fonctionnement des cônes comme structure reproductrice des gymnospermes.
2. Décrivez les fonctions des quatre types de feuilles modifiées de la fleur.
3. Qu'est-ce qui différencie les fleurs complètes des fleurs incomplètes ?

6.4 Structure et germination de la graine

La graine résulte du développement d'un ovule fécondé ; elle contient l'embryon et les substances nutritives. Elle constitue une structure de protection qui permet à la plante de résister à des périodes plus ou moins longues de conditions défavorables saisonnières (températures extrêmes, sécheresse) pendant lesquelles la plante serait incapable de pousser, ni même parfois de vivre. Les graines peuvent ne jamais se développer si les conditions climatiques défavorables se prolongent. Les fougères et autres plantes sans graines étaient dominantes quand les continents étaient rassemblés autour de l'équateur. En réponse à l'environnement actuel fondé sur l'alternance des saisons, les animaux hibernent, stockent des réserves dans des terriers, migrent vers des régions aux climats plus chauds, ou construisent des abris pour surmonter les difficultés des mauvaises saisons. Les gymnospermes et les angiospermes produisent des graines, minuscules copies, à l'état latent, des plantes adultes, susceptibles de germer quand les conditions favorables seront réunies.

Les graines sont formées à partir des ovules, sur les écailles des cônes ou dans les carpelles des fleurs

Les gymnospermes produisent des graines sur, ou près, des écailles, feuilles à découvert rencontrées sur les cônes, tandis

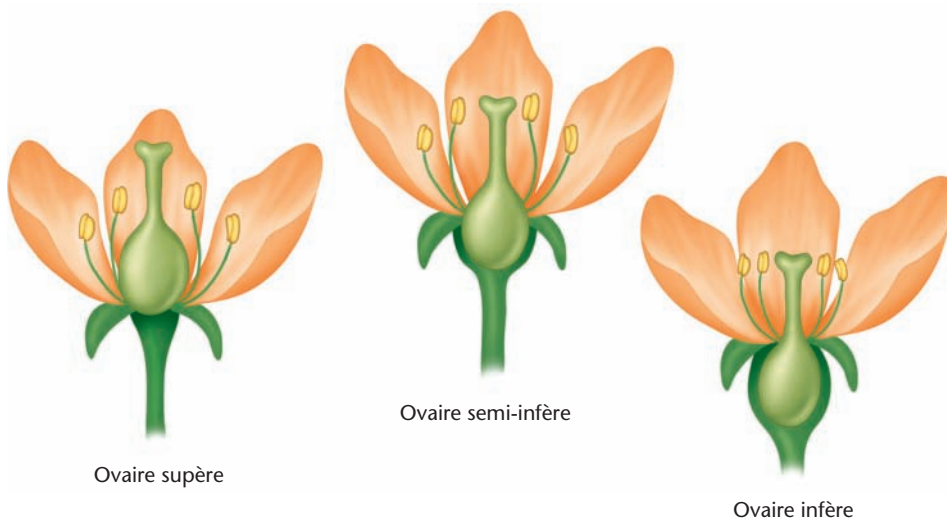


FIGURE 6.10 Position de l'ovaire dans les fleurs. L'ovaire peut se trouver au-dessus, entre ou au-dessous de la zone d'insertion des autres pièces florales. S'il est situé au-dessus, il s'agit d'un ovaire supère. S'il se situe à mi-hauteur des pièces florales, il s'agit d'un ovaire semi-infère. S'il se trouve sous les pièces florales, il s'agit d'un ovaire infère.

que les angiospermes produisent les graines à l'intérieur des ovaires des fleurs. Les graines protègent les embryons, ce qui facilite leur survie en conditions défavorables. Comme vous l'avez vu, les graines se développent à partir du sporange attaché sur les feuilles modifiées, la sporophylle du cône ou le carpelle de la fleur. L'ovule se forme à l'intérieur de l'ovaire et se développe en graine après la fécondation. Les parois externes de l'ovule, appelées *téguments*, durcissent et se transforment en téguments séminaux. Un ovule possède typiquement un ou deux téguments. Comme nous l'avons vu sur la figure 6.6, sur le cône ovulé des gymnospermes, comme chez le pin, chaque écaille possède généralement deux ovules. Chaque ovule fécondé se développe en une graine située au sommet de l'écaille. Chez les angiospermes, les graines proviennent d'ovules fécondés qui se développent à l'intérieur de l'ovaire situé à la base du carpelle (voir figure 6.11). Finalement, les parois de l'ovaire se transforment en fruit. Nous étudierons la formation de l'embryon dans les chapitres 22 et 23.

Les graines apportent les éléments nutritifs et la protection nécessaires au développement des embryons

Si vous aviez à expliquer à un enfant ce qu'est une graine, vous pourriez lui dire que c'est « un bébé plante dans une boîte, avec son casse-croûte ». Le bébé plante est, bien entendu, l'embryon. Les parois de la boîte sont les téguments. La nourriture consiste en molécules d'amidon, en protéines et en graisses qui entourent l'embryon à l'intérieur de la graine.

Chez les gymnospermes, la graine contient un embryon qui comprend une radicule, une tige et une gemmule entourée par une couronne de cotylédons. L'embryon est entouré par une quantité variable de tissus nutritifs utilisés au cours de son développement, et par les téguments.

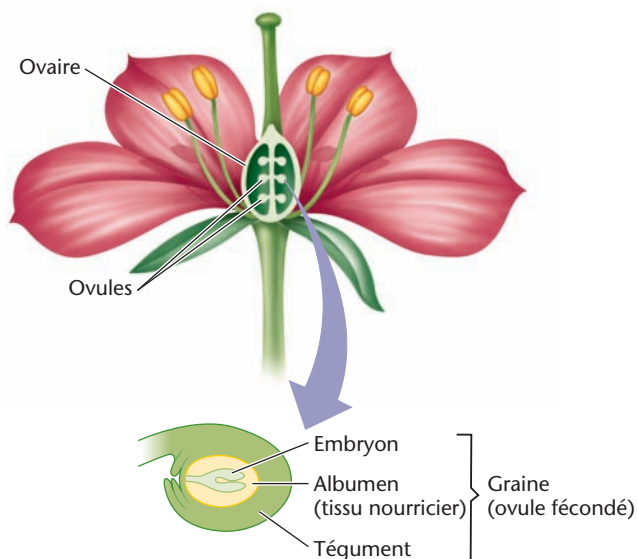


FIGURE 6.11 L'ovule chez les plantes à fleurs. Chaque carpelle d'une fleur contient un ou plusieurs ovules à l'intérieur de l'ovaire situé à la base du carpelle. Chaque ovule fécondé donnera une graine.

Dans le chapitre 3, nous avons vu la structure de base des graines des dicotylédones et des monocotylédones (voir figure 3.11). Les graines des dicotylédones et des monocotylédones ne diffèrent pas seulement par le fait qu'elles contiennent un embryon avec deux cotylédons, ou un seul, mais également parce que leur structure est différente. Les graines des dicotylédones renferment un embryon avec des cotylédons charnus, saillants, qui contiennent de l'amidon, des protéines et des lipides, utilisés comme source d'énergie et pour la fabrication des molécules carbonées mobilisées au moment de la germination. Les cotylédons se situent au-dessus de la tige, tige courte à la base de laquelle se trouve la *radicule*. Il existe des dispositions variables de l'embryon dans les graines : il peut être droit, courbe, spiralé ou replié sur lui-même de diverses façons ; la disposition de l'embryon est caractéristique d'une espèce. Chez les graines de dicotylédones, l'embryon est entouré par une quantité variable de tissu nourricier, l'albumen, qui à son tour est entouré par les téguments.

Chez les monocotylédones, telles que les céréales et autres graminées, les graines contiennent un petit embryon situé sur le côté d'un abondant albumen amylicé qui constitue l'essentiel du contenu de la graine. L'embryon possède un cotylédon, ou *scutellum*, qui prolonge l'axe embryonnaire constitué de méristèmes apicaux, racinaire et caulinaire. Une assise protéique, également appelée *couche à aleurone*, entoure l'albumen et répond aux signaux émis par le scutellum en produisant des enzymes qui permettent l'hydrolyse de l'amidon (voir chapitre 11). Un tégument entoure l'ensemble des constituants de la graine. En réponse aux signaux hormonaux lorsque l'embryon atteint le stade de maturité, la plupart des graines perdent une quantité d'eau considérable et entrent en dormance.

Au cours de la germination de la graine, la radicule sort la première, puis la plantule se développe

Lorsque les graines mûres sont libérées des fruits ou des cônes, l'eau qu'elles contiennent représente de 5 à 25 % de leur poids. La germination de la graine commence par l'**imbibition**, processus passif qui permet à la graine d'absorber l'eau comme une éponge. Chez la plupart des graines, la germination commence quelques heures après réhydratation complète. Par exemple, pour les graines de laitue (*Lactuca sativa*), la germination commence environ seize heures après le début de l'absorption d'eau.

De nombreuses graines restent à l'état dormant même si elles se trouvent placées en conditions de réhydratation. Ces graines contiennent fréquemment de l'acide abscissique, ou d'autres substances, qui empêchent la germination. Après une détérioration graduelle de l'acide abscissique au cours de l'hiver, les graines peuvent germer. De cette façon, l'acide abscissique joue le rôle d'une horloge qui empêche la germination de la graine pendant les périodes les plus douces de l'hiver, les jeunes plantules risquant de geler rapidement. Parfois, la levée de dormance requiert des conditions de température ou de luminosité en relation avec la production d'hormones telles que les gibbérellines. Certaines variétés de laitue ne germent que si elles sont au soleil ou à l'ombre, ceci étant en relation avec la préférence de la plante adulte.

Le premier signe visible de la germination correspond à la croissance de la radicule qui sort par le micropyle. Le méristème apical de la radicule devient actif et commence, par des divisions et une élongation cellulaire, à produire la racine de la plantule. Les molécules nutritives de la plantule, en particulier celles stockées dans les cotylédons, sont dégradées pour apporter l'énergie et les molécules de structure nécessaires pour la croissance des racines. Peu de temps après le début de la croissance de la racine, la tigelle commence à se développer et la plantule complète est ainsi formée.

Chez certaines dicotylédones et chez la plupart des monocotylédones, l'hypocotyle se développe très peu ; de ce fait, le (ou les) cotylédon(s) ne sont pas soulevé(s) hors de terre : ils restent *hypogés*, d'où le nom donné à ce type de germination (du grec *hypo*, au-dessous). Le maïs en est un exemple [voir figure 6.12(a)]. Cependant, chez la plupart des dicotylédones et chez certaines monocotylédones, le développement de l'hypocotyle a pour effet de soulever les cotylédons qui se trouvent ainsi portés à une certaine hauteur au-dessus de la surface du sol ; ce mode de germination est dit *épigé* (du grec *epi*, au-dessus) [voir figure 6.12(b)]. Lors de la germination épigée, les cotylédons se comportent comme des organes photosynthétiques. Cependant, ils sont plus exposés aux conditions climatiques sévères susceptibles de se produire au printemps.

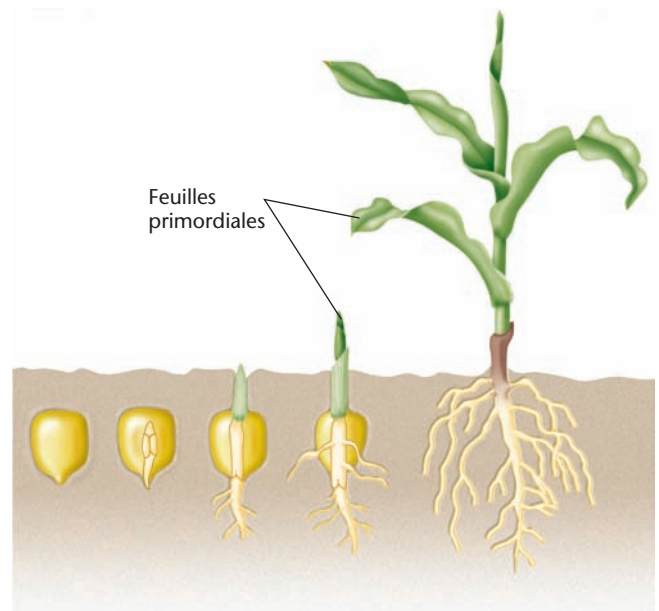
Contrôlez vos acquis

1. Décrivez les processus à l'origine de la graine.
2. Quelles sont les fonctions d'une graine ?
3. Décrivez le processus de germination.

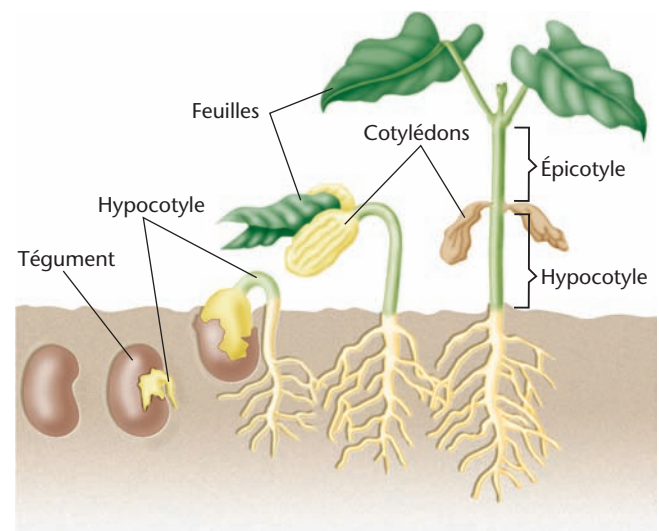
6.5 Structure du fruit

Avant l'apparition des fleurs, soit les plantes ne produisaient pas de graine, soit elles produisaient des graines non protégées à la surface des bractées sur des cônes. Chez les plantes à fleurs (angiospermes), les graines sont situées à l'intérieur de l'ovaire qui est une des parties constitutives de la fleur. Après la fécondation, tandis que l'ovule se transforme en graine, les parois de l'ovaire se transforment en fruit. La forme et la structure du fruit sont variables et caractéristiques des espèces en raison des particularités qu'elles présentent. Les fruits protègent les graines, à l'intérieur desquelles se développe l'embryon, de la déshydratation, des maladies et des prédateurs. Ils favorisent la dissémination des graines par les animaux qui les transportent. De plus, en pourrissant, les fruits mûrs fournissent un engrais naturel pour la germination des graines.

La plupart des Européens ont l'habitude de consommer des fruits provenant des régions tempérées, tels que les pommes et les oranges, ainsi que certains fruits tropicaux qui ne s'abîment pas rapidement et peuvent donc être facilement transportés, comme l'ananas. D'autres fruits tropicaux sont plus fragiles et ne sont donc pas aisément commercialisables (voir l'encadré *Le monde fascinant des plantes*).



(a) Germination hypogée : le ou les cotylédons ne sont pas soulevés hors de terre. Exemple : le maïs.



(b) Germination épigée : les cotylédons sont soulevés et portés à une certaine hauteur au-dessus du sol. Exemple : le haricot.

FIGURE 6.12 Germination de la graine. (a) Chez quelques plantes, comme le maïs, l'hypocotyle ne s'allonge pas et, de ce fait, les cotylédons restent au-dessous de la surface du sol. (b) Chez d'autres plantes, comme le haricot, un hypocotyle allongé se développe entre les cotylédons et les racines. Cet hypocotyle amène la partie cotylée, l'épicotyle, au-dessus du sol. Chez le haricot, l'hypocotyle est d'abord courbé puis il se redresse progressivement.

Chez les plantes à fleurs, lors du développement de la graine, les parois de l'ovaire se transforment en fruit

D'un point de vue botanique, le fruit, qui contient les graines, résulte du développement de la paroi ovarienne après la fécondation. Dans l'usage courant, la plupart des personnes

BIOTECHNOLOGIES

L'apomixie en agriculture

Comme vous le savez, par le processus connu sous le nom d'*apomixie*, certaines plantes produisent des graines selon une voie asexuée ; ces graines germent et donnent une descendance identique au parent. Les scientifiques du monde entier s'intéressent à la génétique de ce phénomène. Par exemple, les chercheurs qui travaillent sur le pissenlit ont découvert trois gènes qui contrôlent l'apomixie.

Les sélectionneurs sont très intéressés par la possibilité d'ajouter la capacité de produire des graines apomictiques dans le répertoire génétique de nombreuses plantes cultivées. Voilà pourquoi, en 1908, un cultivateur de maïs nommé G. H. Shull découvrit que s'il croisait deux lignées pures de maïs, le résultat de l'hybridation produisait quatre fois plus de maïs. Ce phénomène, appelé *vigueur hybride* (ou effet d'hétérosis), est valable pour de nombreuses espèces de plantes, dont la majorité des céréales qui nourrissent le monde. Malheureusement, les graines hybrides doivent être renouvelées chaque année. Les scientifiques doivent croiser deux variétés, l'une jouant le rôle de parent femelle, l'autre celui de parent mâle, pour produire cette graine hybride. Ce processus annuel coûteux nécessite d'importantes ressources en sol et en main-d'œuvre. Si une plante hybride produisait des graines par apomixie, les scientifiques ou les agriculteurs pourraient récolter les graines hybrides et les utiliser directement l'année suivante. Les rendements élevés des hybrides peuvent facilement se transmettre aux générations futures et à bas coûts.

Les graines apomictiques rendraient plus difficile la protection d'un brevet sur une



■ La mûre produit des graines par apomixie.

graine hybride pour une compagnie privée. Quelqu'un qui cultiverait la céréale pourrait récupérer des graines pour l'année suivante bien que ce soit passible d'une action en justice. En dépit des problèmes d'infraction sur les brevets, les compagnies seraient prêtes à consacrer une grande partie des ressources actuellement utilisées pour la production de graines hybrides, afin de produire de nouvelles plantes apomictiques. En 1997, deux scientifiques, un Américain et un Russe, ont déposé le premier brevet pour une plante apomictique. Ils ont produit du

maïs apomictique par croisement de maïs avec une graminée sauvage, le tripsac (*Tripsacum dactyloides*).

Au Centre international du blé et du maïs de Mexico, les scientifiques ont poursuivi les travaux sur le transfert des gènes par apomixie, d'une graminée sauvage vers le maïs. Bien que plus de 300 espèces de plantes soient susceptibles de produire des graines apomictiques, la plupart d'entre elles, excepté le citron et quelques autres, ne sont pas des plantes cultivées. Des parents sauvages de sorgho, de betterave, de mûre (*Rubus*) et de mangue produisent des graines par apomixie. Dans les années à venir, il ne fait aucun doute que nous entendrons parler davantage de l'apomixie comme méthode susceptible d'augmenter la quantité et la qualité de notre alimentation.



■ Le tripsac (*Tripsacum dactyloides*), graminée apomictique sauvage, parent éloigné du maïs.

utilisent le terme de *fruit* seulement pour désigner une partie de végétal juteuse, sucrée ou acidulée comme une pomme, une orange, un citron. Cependant, de nombreux fruits, tels que les tomates, les courges, les haricots verts et les aubergines, sont appelés « légumes ». En fait, le mot *légume* est devenu un qualificatif fourre-tout pour un grand nombre de plantes consommables telles que les tubercules (par exemple, les pommes de terre), les racines modifiées (patates douces), les feuilles (laitues) ainsi que les fleurs non épanouies et les pédoncules (brocolis).

La fonction première des fruits est de permettre la dissémination des graines dans de nouveaux territoires. Leur saveur souvent sucrée et leur couleur attirent les animaux qui les

transportent involontairement ou les consomment et déposent ultérieurement les graines dans leurs excréments. Dans la nature, les fruits charnus peuvent également apporter des éléments nutritifs à la graine lors de sa germination.

Les fruits peuvent être secs ou charnus. La paroi du fruit constitue le **péricarpe** dans lequel on distingue trois parties : la partie la plus externe ou **exocarpe** (souvent la peau), la partie moyenne ou **mésocarpe**, et la partie interne ou **endocarpe** (voir figure 6.13). Dans le chapitre 11, nous verrons de quelles manières les hormones contrôlent le développement et le mûrissement du fruit. Ici, nous allons nous intéresser plus spécifiquement à la variété des types de fruits.

LE MONDE FASCINANT DES PLANTES

Les fruits tropicaux

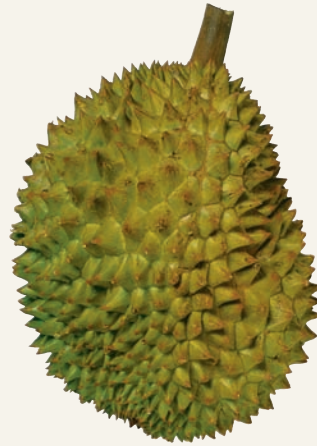
Votre connaissance des fruits tropicaux dépend de l'endroit où vous vivez et de la fréquence de vos voyages. Les habitants des régions tempérées, telles que la plus grande partie de l'Europe et des États-Unis, ont déjà mangé des bananes, des citrons, des ananas et, moins fréquemment, des avocats, des noix de coco et des dattes. Les quelques variétés de fruits tropicaux qui s'expédient bien et se conservent longtemps sont devenues très importantes dans de nombreux pays tropicaux pour l'exportation. De nombreuses autres variétés se rencontrent sur les marchés locaux. D'autres fruits tropicaux, comme les goyaves et les mangues, sont vendus de temps en temps dans les magasins des régions tempérées, dans des états variables de conservation.

Les fruits tropicaux jouent un rôle important en nourrissant au moins la moitié de la population mondiale. Dans les pays tropicaux et subtropicaux, un grand nombre de ces fruits poussent à l'état sauvage, et parfois durant toute l'année, fournissant une alimentation abondante, peu coûteuse ou gratuite. Ces fruits se conservant souvent mal, ils ne peuvent pas contribuer à une économie fondée sur l'exportation. La méconnaissance de certains fruits tropicaux, leur coût élevé ainsi que leur courte durée de conservation ont limité leur introduction dans l'alimentation des Américains et des Européens.

En termes d'alimentation humaine, les bananes et les bananes plantain, espèces du genre *Musa*, comptent parmi les quatre

cultures les plus importantes au monde, sous l'angle de la valeur ajoutée à la production. D'une façon générale, les bananes sont mangées crues, et les bananes plantain, plus féculentes, cuites. La banane, fruit le plus vendu aux États-Unis, arrive au deuxième rang pour la nourriture des êtres humains à l'échelle mondiale, après le riz ou le maïs. Malgré leur popularité et leur importance, les bananes et les bananes plantain restent des plantes cultivées peu étudiées. Des centaines de variétés existent, beaucoup d'entre elles se développant mieux dans des régions éco-géographiques spécifiques. Dans les pays en voie de développement, les bananes poussent toute l'année, comme une mauvaise herbe, et fournissent la nourriture durant la période de soudure entre les récoltes. Parmi les autres fruits tropicaux importants, on peut citer :

- Les durions (*Durio zebethinus*), grands fruits épineux très populaires dans le Sud-Est asiatique. Leur très forte odeur de fromage est tout à fait différente de celle des autres fruits et heurte certaines personnes. La chair des durions a un goût sucré et une consistance beurrée.
- Les mangoustans (*Garcinia mangostana*) ont une saveur douce, légèrement acide.
- Les litchis (*Litchi chinensis*) sont des fruits très prisés pour le dessert.
- Les mangues (*Mangifera indica*) sont considérées comme le fruit tropical royal, en raison de leur goût exotique.



■ Durion (fruit de Bombacaceae).



■ Carambole.

- Les goyaves (*Psidium guayava*). Pour de nombreuses personnes, le goût des goyaves ressemble à celui d'un mélange de banane et d'ananas.
- Les jacquiers (*Artocarpus heterophyllus*) sont des fruits sucrés, proches du fruit de l'arbre à pain, pouvant peser jusqu'à 50 kilogrammes et atteindre un mètre de longueur. Le fruit est suspendu au tronc ; ce phénomène est connu sous le nom de disposition cauliflore.
- Les fruits de l'arbre à pain (*Artocarpus communis*) sont des fruits farineux originaires de Polynésie, souvent servis comme des pommes de terre et des courges.
- Les caramboles (*Averrhoa carambola*), ou damasonies, commencent à se rencontrer plus fréquemment dans les épiceries. Leur côté croquant et leur saveur sont décrits comme intermédiaires entre la pomme et le raisin. Les caramboles sont également des fruits cauliflores.
- Les papayes (*Carica papaya*) sont des fruits cauliflores, présents dans les épiceries selon la saison. Pour certaines personnes, leur goût rappelle celui de la pêche abricot.



■ Papaye.



■ Banane rouge.

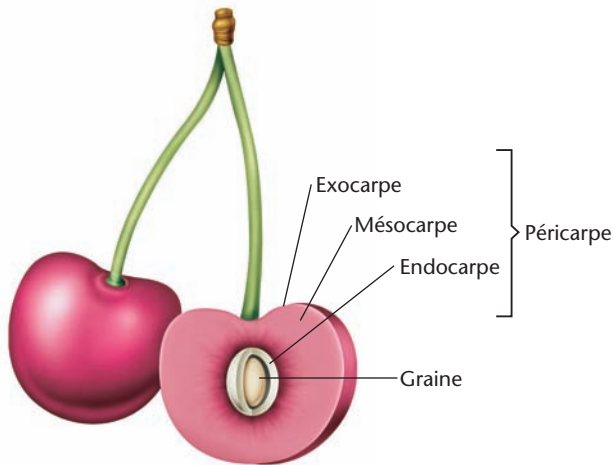


FIGURE 6.13 Structure d'un fruit : la cerise. Coupe longitudinale du fruit (une drupe) : l'exocarpe mince est vivement coloré à maturité ; le mésocarpe, qui forme l'élément comestible de la cerise, est en partie charnu ; la partie interne et l'endocarpe forment le noyau qui contient une graine.

Les fruits peuvent être classés en fruits simples, en fruits composés ou en fruits multiples

Il existe trois types essentiels de fruits : simple, multiple, composé. La plupart des fruits sont des **fruits simples** qui proviennent d'un carpelle simple ou d'un ovaire composé. Les **fruits multiples** sont formés par la fusion de plusieurs carpelles libres d'une seule fleur. Un fruit multiple est la réunion, sur un réceptacle commun, de chaque petit fruit provenant d'un carpelle isolé (par exemple, la mûre du roncier, la framboise). Les **fruits composés** proviennent de la réunion de plusieurs carpelles appartenant à des fleurs distinctes d'une même inflorescence (par exemple, l'ananas, la figue). Les fruits composés peuvent être charnus ou secs à maturité. Le tableau 6.1 résume les caractéristiques de types de fruits courants. Retenez que toutes les espèces de plantes à fleurs produisent des fruits, qu'ils soient comestibles ou non.

Fruits simples charnus

Chez les fruits simples charnus, une ou plusieurs assises du péricarpe deviennent tendres à maturité. On distingue généralement les types de base suivants : les baies, les hespérides, les péponides, les drupes et les piridions.

- Chez les **baies**, les trois assises du péricarpe se ramollissent à des degrés divers tandis que le fruit mûrit. Les baies peuvent provenir d'un ou de plusieurs carpelles, et chaque carpelle peut posséder une ou plusieurs graines. On peut citer comme exemples la tomate, le raisin et la banane. Chez de nombreuses plantes qui produisent des baies, les fleurs possèdent un ovaire infère ou semi-infère. Cependant, plusieurs pièces florales peuvent contribuer à la formation du fruit. Les fruits pour lesquels on observe le développement de pièces florales annexes à l'ovaire sont parfois appelés **fruits accessoires**. Les baies ont généralement des fleurs desséchées à l'une de leurs extrémités, comme chez la canneberge et la banane.

Quelques fruits communément appelés *baies* sont en réalité, botaniquement parlant, des fruits multiples. C'est le cas de la framboise, par exemple.

- Les **hespérides** sont semblables à des baies mais avec un exocarpe épais, cireux, qui possède de nombreuses poches à essence. Sous l'exocarpe, le mésocarpe est blanc et spongieux, et l'endocarpe membraneux forme les cloisons qui délimitent les cavités carpellaires dont la pulpe sucrée est gorgée de jus. Tous les agrumes sont des hespérides : pamplemousse, kumquat, citron, orange, mandarine.
- Les **péponides** sont des baies énormes avec un exocarpe cortiqué (à pelure dure) dont le mésocarpe et l'endocarpe qui composent la partie interne peuvent ne pas être distincts. Elles caractérisent la famille des Cucurbitacées : potiron, pastèque, melon.
- Les **drupes** dérivent d'un ovaire supère contenant un ovule. Le fruit simple généralement charnu ressemble à une baie, mais possède un endocarpe sclérifié (dur) connu sous le nom de *noyau*, contenant une graine unique. Quelques exemples de drupes : la cerise, l'abricot, l'olive, la noix de coco. Chez la noix de coco, l'exocarpe et le mésocarpe constituent la coque fibreuse qui est éliminée avant que soit vendue ce que l'on appelle la noix de coco. Cette coque fibreuse peut être utilisée pour fabriquer des balais et des nattes. La partie externe dure de la noix de coco que l'on voit dans les épiceries est en réalité l'endocarpe. À l'intérieur se trouve la chair de la noix de coco, qui correspond à un albumen cellulaire, et l'eau de coco, albumen cœnocyotique composé de noyaux non séparés par des parois cellulaires. L'embryon cylindrique est entouré par l'albumen cellulaire. Le lait de coco est un produit commercial obtenu par mélange des deux albumens.
- Les **piridions** sont des fruits intermédiaires entre la baie et la drupe, mais la masse charnue du fruit provient en partie du réceptacle floral hypertrophié formé à partir de l'extrémité renflée du pédoncule ou du pédicelle et en partie des carpelles. À maturité, les restes du calice surmontent le fruit sur la partie opposée à la tige. Les piridions sont donc des fruits accessoires. Les pommes et les poires sont des piridions familiaux.

Fruits simples secs

















Il existe deux types de fruits simples secs : les fruits déhiscents et les fruits indéhiscents.

Les fruits secs **déhiscents** s'ouvrent par des fentes, à maturité, pour libérer les graines. Le mot « déhiscence » vient du latin *dehiscere*, se fendre.

- Les **follicules** proviennent d'un seul carpelle et s'ouvrent par une fente unique, le long d'une seule suture, pour libérer les graines. On peut citer comme exemples : l'asclépiade, l'ancolie et les magnolias. Chez le magnolia, il s'agit de fruits multiples constitués de follicules individuels contenant chacun une graine.
- Les **gousses** ressemblent aux follicules mais s'ouvrent en deux valves, par deux fentes : l'une suivant la suture ventrale, l'autre la nervure dorsale ; chaque valve porte une

TABLEAU 6.1

TYPES DE FRUITS

Type de fruit	Description		Exemples
Fruits multiples	Fruits produits à partir d'une fleur ayant plusieurs carpelles.		Mûre (roncier), framboise
Fruits composés	Fruits formés par la fusion des carpelles de plusieurs fleurs sur un réceptacle commun.		Ananas, mûre (mûrier), figue, arbre à pain
Fruits simples, charnus			
Baies.	Fruit simple, charnu, généralement indéhiscent, ayant une ou plusieurs graines.		Raisin, datte, aubergine, tomate, poivre vert, myrtille, groseille à maquereau, mangoustan du Malabar, goyave, banane, kaki
Hespérides	Baie polysperme ; le péricarpe cireux est parsemé de poches à essence.		Tous les agrumes tels que orange, citron, pamplemousse
Péponides	Baie énorme à enveloppe coriace.		Citrouille, concombre, courge, melon, pastèque
Piridions	Fruit intermédiaire entre la baie et la drupe ; la majeure partie du fruit (mésocarpe) provient pour partie du réceptacle floral, pour partie des carpelles.		Poire, pomme
Drupes	Graine unique entourée d'un endocarpe sclérifié qui est généralement connu sous le nom de noyau. Le mésocarpe et l'exocarpe sont généralement charnus ou fibreux.		Olive, pêche, amande, cerise, prune, abricot, noix de coco
Fruits simples, déhiscents secs			
Follicules	Fruit constitué d'un seul carpelle, s'ouvrant le long d'une seule suture lorsque les graines mûres sont prêtes à être libérées.		Asclépiade, ancolie, pivoine, magnolia
Gousses	Fruit à une seule loge, qui s'ouvre en deux valves dont chacune porte une rangée de graines. Fruit de la grande famille des Légumineuses dans laquelle on trouve le pois et le haricot. Les graines peuvent provenir d'un ovaire commun ou de loges séparées.		Pois, fève
Siliques	Fruit au moins trois fois plus long que large, formé de deux valves séparées par une cloison portant les graines.		Chou, cresson, radis, colza
Capsules	Fruit ayant deux carpelles ou plus, qui se séparent de différentes façons à maturité : généralement le long des marges des carpelles ou par une fente transversale, ce qui délimite une sorte de couvercle qui se soulève à maturité, ou encore par des pores.		Pavot, iris, mufler, orchidée, yucca
Fruits simples, indéhiscent secs			
Akènes (proprement dit)	Petit fruit à une seule graine, dont le péricarpe est de consistance membraneuse ; la graine unique est attachée au péricarpe seulement par sa base.		Tournesol, renoncule, fraise
Samares	Fruit sec, indéhiscent, à une ou deux graines, dont le péricarpe porte une excroissance en forme d'aile qui facilite la dispersion par le vent.		Érable, orme, frêne
Nucules	Akène dont le péricarpe est particulièrement dur, avec à la base un involucre charnu en forme de coupe.		Noisette, gland du chêne, châtaigne
Caryopses	Fruit à graine unique, dont le péricarpe est étroitement uni au tégument de la graine qu'il entoure.		Caractérise les graminées telles que maïs et riz
Schizocarpes	Fruits provenant d'ovaires à carpelles soudés dont chaque loge se transforme en un akène qui, à maturité, se sépare en loges monospermes.		Plantes des familles des ombellifères, labiées, borraginacées, rubiacées, malvacées

rangée de graines. Elles caractérisent les plantes de la famille des Fabaceae par exemple : haricots, pois. Les fruits de cette famille sont également connus sous le nom de *légumes*.

- Les **siliques** caractérisent les plantes de la famille des Brassicaceae (moutarde). Il s'agit de fruits secs, au moins trois fois plus longs que larges, comportant deux loges carpellaires qui se séparent à partir de la base en deux valves séparées par une cloison portant les graines. Exemples : le chou, le cresson, le radis. On appelle *silicules* les siliques à peine plus longues que larges comme c'est le cas chez la capselle bourse à pasteur.
- Les **capsules** se séparent de différentes façons à maturité, en fonction des espèces qui les produisent. Toutes les capsules proviennent d'au moins deux carpelles. La déhiscence s'opère suivant la ligne de suture entre les carpelles, suivant la nervure dorsale des carpelles, ou par des pores au sommet de l'ovaire. Les pavots, les iris et les orchidées produisent des capsules.

Les fruits secs **indéhiscents** restent clos à maturité ; c'est le cas des nucules, schizocarpes, akènes, samares et caryopses.

- Les **nucules**, produites à partir d'un ovaire composé, possèdent un péricarpe particulièrement dur (osseux). Exemples : la noisette, le gland du chêne. Certaines « noix » ne sont pas des nucules au sens botanique. Par exemple, les amandes, dont le mésocarpe coriace s'ouvre en deux valves, et les noix chez lesquelles il s'ouvre en quatre valves, sont des drupes. La noix du Brésil est une graine provenant d'une capsule ; la pistache est une drupe.
- Les **schizocarpes** sont des fruits provenant d'ovaires à carpelles soudés dont chaque loge se transforme en un akène avec un péricarpe mince et dur qui, à maturité se sépare plus ou moins complètement de ses voisins. Les schizocarpes se rencontrent chez les Apiaceae (ils se séparent en deux akènes à maturité) : persil, carotte, aneth, céleri. On les trouve aussi chez les Lamiaceae (ils se séparent en quatre akènes à maturité) : thym, menthe, sauge, basilic.
- Les **akènes** sont des petits fruits dont le péricarpe, de nature membraneuse, est plus ou moins sclérifié. Fruit à une seule graine reliée à la paroi de l'ovaire par un seul point d'attache. De ce fait, les graines peuvent être facilement libérées des fruits. Exemples : le tournesol, la renoncule, la fraise. Dans la fraise, la partie comestible du fruit est le réceptacle floral, charnu, sur lequel sont insérés les petits akènes.
- Les **samares** sont des fruits à une ou deux graines, ayant un péricarpe prolongé en une excroissance en forme d'aile. On distingue la samare simple (frêne, orme) et la samare double, dérivée d'un ovaire à deux carpelles (érable).
- Les **caryopses** sont des fruits caractéristiques des Poaceae. Exemples : maïs et riz. Ces fruits sont des sortes d'akènes qui possèdent un péricarpe étroitement soudé au

tégument de la graine qu'il entoure. L'embryon et l'albumen sont entourés par le péricarpe ; au cours de la maturation du fruit, l'assise protéique de l'albumen digère les téguments de la graine qui disparaissent. Ce qu'on appelle communément le grain de maïs ou de riz est en réalité un fruit.

De nombreux mécanismes permettent la dissémination des graines et des fruits

La dissémination des graines s'effectue par des moyens variés selon qu'il s'agit de plantes produisant des fruits ou des graines qui s'attachent sur la toison des animaux ou qui sont consommés par ces derniers, ou des fruits ou des graines transportés par le vent ou par l'eau. Il faut distinguer la dissémination des fruits déhiscents et celle des fruits indéhiscents. Chez les premiers, les graines libérées sont pourvues d'enveloppes résistantes avec des adaptations ornementales destinées à faciliter leur dissémination. Chez les seconds, les ornements sont situés sur la paroi du fruit lui-même, alors que les graines ne sont pourvues que d'une enveloppe mince et peu résistante. Il existe également des possibilités de dissémination directe par la plante. Dans le cas de *Salsola* par exemple, la plante entière est roulée par le vent et dissémine ainsi les graines. Cette méthode efficace de dissémination a permis à *salsola* de devenir une espèce caractéristique du Nord-Ouest de l'Amérique. Le *salsola* est en réalité une plante indigène de Russie. Les émigrants russes ont accidentellement apporté avec eux, aux États-Unis, des graines de *salsola* mélangées à des graines de plantes de cultures conditionnées pour la plantation.

Certaines graines possèdent des poils ou une aigrette plumeuse [comme les graines de pissenlit ; voir figure 6.14(a)] ou des ailes comme l'érable afin de faciliter leur dissémination par le vent. Certaines graines sont sphériques, comme les graines de pavot ou de tabac, et peuvent rouler sous l'action du vent. D'autres graines, très légères, comme celles des orchidées et des pétunias, sont facilement emportées par le vent comme de la poussière.

L'autodispersion des graines par voie aérienne est caractéristique de nombreuses espèces mais se fait de différentes façons. Une méthode inhabituelle de dispersion aérienne est observée chez les fruits explosifs des guis nains, du genre *Arceuthobium*. L'expulsion de la graine résulte d'une forte augmentation de la pression à l'intérieur du fruit et d'une rupture brutale du péricarpe. Ainsi, la graine peut franchir plusieurs mètres. Pour d'autres fruits, comme les noisettes, la libération de la graine s'effectue après dessiccation du fruit. Chez certaines plantes de la famille des Cucurbitacées, la chaleur et la fermentation à l'intérieur du fruit provoquent la libération d'une substance visqueuse contenant les graines, tandis que la paroi de l'ovaire devient suffisamment molle pour céder à la pression générée par le CO₂.

Certains fruits et certaines graines, comme chez la noix de coco, sont dispersés avec succès par les courants marins. Les assises externes de ces fruits, dures et spongieuses, sont imperméables à l'eau de mer. Ainsi, la noix de coco est adaptée pour survivre pendant de longues périodes de flottaison à la surface de l'océan ; de ce fait, les courants transportent ces



FIGURE 6.14 Dissémination des graines. (a) Les graines et les fruits peuvent être disséminés par le vent. Quelques graines, comme celles des pissenlits, possèdent une aigrette de poils qui facilite la dispersion par le vent. (b) Chez le pin, les graines sont portées par des bractées ailées, ce qui facilite leur dissémination. (c) Les animaux consomment certains fruits charnus et rejettent ultérieurement les graines dans leurs excréments (exemple : la framboise). (d) Les animaux facilitent également la dissémination des graines. De nombreuses plantes sont pourvues de graines qui possèdent des arêtes ou des crochets sur la partie externe des téguments, ou des fruits qui se collent sur la fourrure des animaux ou sur les vêtements. C'est ainsi que les fruits de la petite bardane (*Xanthium*) sont bien connus des randonneurs. (e) Les cornes du diable (*Proboscidea*) possèdent un fruit qui s'accroche sur les pattes des animaux et finalement s'ouvre pour libérer les graines. (f) Certaines graines produisent à leur extrémité des élaïosomes, artificiellement colorés sur cette illustration. Il s'agit de corpuscules huileux qui attirent les fourmis. Celles-ci dispersent les graines en même temps qu'elles consomment les élaïosomes. Les fourmis transportent la graine et son élaïosome dans le sol. La nourriture est bénéfique pour les fourmis et la destination souterraine des graines est favorable à leur germination.

fruits dans de nombreux lieux. C'est ainsi que cette espèce aurait été propagée dans les îles de l'Océanie.

D'autres plantes produisent des graines ou des fruits avec des ballonnets aérifères facilitant leur transport. C'est le cas des roseaux, par exemple, plantes de marais et de tourbières, qui produisent des graines légères flottantes. Certains fruits et certaines graines sont revêtus d'une couche cireuse qui leur permet de rester longtemps au contact de l'eau. Dans le cas des capsules contenant de petites graines, les gouttes de pluie peuvent disperser les graines comme une poussière sèche jusqu'à une distance de plusieurs dizaines de centimètres.

Les animaux contribuent à la propagation des graines de deux manières : soit parce qu'ils s'en nourrissent, soit parce qu'ils les transportent passivement. Les baies et les drupes sont mangées par les oiseaux qui en rejettent ultérieurement les graines avec leurs excréments ; le fruit est détruit dans le tube digestif des animaux, les graines sont alors libérées avant de germer, comme c'est le cas pour les framboises [voir figure 6.14(c)]. Les fruits qui mûrissent prennent une coloration rouge, jaune ou orange, et ont des odeurs et des goûts qui attirent les animaux. Les fruits verts, contenant des graines immatures, sont souvent aigres, ce qui dissuade les animaux. Ainsi, quelques variétés de kaki (plaqueminier) sont particulièrement riches en tanins astringents avant leur maturité.

Dans d'autres cas, la graine, ou le fruit, est munie de crochets, d'arêtes, d'aiguillons lui permettant de s'accrocher au pelage ou au plumage des animaux pour un transport vers de nouveaux horizons [voir figure 6.14(d) et (e)]. Les graines de nombreuses espèces, jusqu'à 3 % dans certains écosystèmes, sont transportées par les fourmis. Ces graines produisent de petits appendices appelés élaïosomes dont les fourmis se nourrissent [voir figure 6.14(f)]. En Amérique du Nord, ce mode de dissémination se rencontre chez *Dicentra*, *Trillium* et chez certaines violettes.

Les êtres humains transportent également les plantes, les graines et les fruits, volontairement ou non. Ceci concerne tout particulièrement les agriculteurs depuis que de nouvelles maladies virulentes des plantes, ainsi que des plantes nuisibles, sont susceptibles d'être rapidement propagées partout dans le monde par l'intermédiaire des échanges humains.

Contrôlez vos acquis

1. Quelles sont les fonctions du fruit ?
2. Décrivez la structure essentielle d'un fruit.
3. Quelle est la différence entre un fruit simple, un fruit multiple et un fruit composé ?

RÉSUMÉ DU CHAPITRE

6.1 Reproduction chez les végétaux

Les caractéristiques structurelles, fonctionnelles et biochimiques d'un organisme sont toutes destinées à assurer le succès de l'individu et la réussite de sa descendance.

La multiplication végétative s'effectue par mitoses et aboutit à la production d'une descendance génétiquement identique à celle du parent

Chez les plantes, la multiplication végétative a tendance à être de règle dans les environnements stables. Certaines méthodes comprennent les rejets adventifs des racines et les plantules produites directement sur les feuilles.

La reproduction sexuée entraîne une variabilité génétique

Dans le cas de la reproduction sexuée, les descendants résultent d'une recombinaison génétique des caractéristiques des deux parents. La reproduction sexuée se rencontre le plus souvent dans des environnements variés ou changeants dans lesquels un important degré de variabilité dans les caractéristiques de la descendance peut être très utile pour assurer la survie de l'espèce.

6.2 Méiose et alternance de générations

La méiose produit des cellules dont les noyaux possèdent la moitié du nombre originel de chromosomes. La rencontre de telles cellules est nécessaire pour la reproduction sexuée afin de conserver un nombre constant de chromosomes.

Les noyaux résultant de la méiose possèdent une copie de chaque chromosome

Durant la méiose, les chromosomes homologues s'apparient au cours de la prophase I. Ainsi, à la fin de la méiose I, le nombre de chromosomes est divisé par deux. La méiose II est comparable à la mitose. Le résultat final de la méiose est la production de quatre cellules haploïdes ; chez les végétaux, ce sont des spores.

Les cycles de reproduction sexuée chez les végétaux présentent deux phases multicellulaires alternes, haploïde et diploïde

Dans les cycles biologiques des plantes, on distingue une alternance entre la phase diploïde ($2n$), qui correspond au sporophyte, et la phase haploïde (n), qui correspond au gamétophyte. La méiose produit les spores haploïdes. Spermatozoïdes et oosphères sont obtenus par mitoses à partir de structures provenant de ces spores. Chez la plupart des plantes, les gamétophytes sont moins visibles que les sporophytes.

6.3 Structure de cône et de fleur

Chez les plantes à graines, la fécondation requiert d'abord la pollinisation. Chez la plupart des espèces de gymnospermes, les gamétophytes mâle et femelle sont portés par des cônes distincts sur la même plante. La plupart des espèces d'angiospermes sont monoïques : chaque plante possède à la fois les fleurs mâles et les fleurs femelles. D'autres espèces sont dioïques : une plante portant soit une fleur mâle, soit une fleur femelle.

Chez les gymnospermes, les méristèmes apicaux caulinaires produisent les cônes

Les cônes sont des méristèmes reproductifs qui se développent à partir de méristèmes végétatifs. La tige devient l'axe du cône. Chez le pin, les feuilles sont modifiées pour devenir les sporophylles des cônes mâles et les bractées des cônes femelles. Dans le cône femelle, les sporophylles se développent à partir des bourgeons axillaires.

Chez les angiospermes, les méristèmes apicaux caulinaires produisent les fleurs

Les méristèmes apicaux caulinaires peuvent donner naissance, après un signal hormonal, à des fleurs mâles, femelles ou bisexuées. Toutes les pièces florales sont des feuilles modifiées.

Une fleur peut posséder jusqu'à quatre types de feuilles modifiées

Les quatre types de feuilles modifiées sont à l'origine des pièces florales : sépales, pétales, étamines et carpelles.

Le nombre et la symétrie des pièces florales sont variables

Une fleur complète possède les quatre types de feuilles modifiées. Chez une fleur incomplète, on note la perte d'une ou plusieurs pièces florales. Les fleurs bisexuées possèdent à la fois les étamines et les carpelles, tandis que les fleurs unisexuées possèdent soit des étamines, soit des carpelles. Les fleurs régulières possèdent une symétrie radiale ; les fleurs irrégulières possèdent une symétrie bilatérale. La structure des fleurs a très souvent évolué conjointement avec le développement des structures et des habitudes des animaux pollinisateurs.

La position de l'ovaire est variable dans la fleur

Sépales, pétales et étamines peuvent être fixés à la base, au-dessus, ou au milieu de l'ovaire.

Les structures des fleurs sont des exemples de modifications par sélection naturelle

Les fleurs sont l'aboutissement évolutif des mutations de la feuille qui augmentent les capacités de survie des plantes.

6.4 Structure et germination de la graine

Les graines résultent de la reproduction des plantes. Elles permettent aux plantes de passer les saisons défavorables et d'attendre les conditions favorables de croissance.

Les graines sont formées à partir des ovules, sur les écailles des cônes ou dans les carpelles des fleurs

Chez les gymnospermes, les graines sont formées dans les ovules situés à la face supérieure des bractées des cônes. Chez les angiospermes,

les graines sont formées à partir des ovules situés à l'intérieur des carpelles. Bractées, écailles des cônes, carpelles sont formés à partir de feuilles modifiées.

Les graines apportent les éléments nutritifs et la protection nécessaires au développement des embryons

Une graine se compose d'un embryon entouré par une quantité variable de tissus nourriciers, l'ensemble étant entouré par les téguments. Le tissu nourricier est utilisé par l'embryon au cours de son développement à l'intérieur de la graine, pendant que les assises protectrices extérieures se transforment en téguments.

Au cours de la germination de la graine, la radicule sort la première, puis la plantule se développe

La graine contient très peu d'eau. Une période d'imbibition précède la germination qui commence au moment où la radicule sort par le micropyle, entre les téguments, et entre en contact avec le sol. De nombreuses graines contiennent de l'acide abscissique qui empêche la germination pendant une période de quelques mois après la formation de la graine. La dormance des graines empêche la germination lorsque les conditions environnementales sont défavorables à la survie de la plantule.

6.5 Structure du fruit

Chez les plantes à fleurs, lors du développement de la graine, les parois de l'ovaire se transforment en fruit

Botaniquement, un fruit résulte de la transformation d'un ou de plusieurs ovaires au cours de la maturation. Les fruits sont soit charnus, soit secs. La partie externe du fruit est appelée *exocarpe*, la partie moyenne *mésocarpe*, et la partie interne *endocarpe*.

Les fruits peuvent être classés en fruits simples, en fruits composés ou en fruits multiples

Les fruits peuvent être simples, composés (à partir de plus d'un carpelle dans chaque fleur) ou multiples (formés à partir de plusieurs fleurs). Les fruits simples peuvent être charnus ou secs. Les fruits secs peuvent être déhiscents (s'ouvrant par des fentes à maturité) ou indéhiscents (restant clos à maturité).

De nombreux mécanismes permettent la dissémination des graines et des fruits

Les graines peuvent être dispersées par le vent ou par l'eau (flottaison). Certains fruits sont vivement colorés et sucrés lorsqu'ils sont mûrs ; de ce fait, ils attirent les animaux qui contribuent à la dissémination des graines. Quelques fruits possèdent un système de déhiscence « explosif » qui permet la projection de leurs graines.

QUESTIONS

Révision des notions

1. Comparez et différenciez la reproduction asexuée et la reproduction sexuée.
2. Faites la distinction entre haploïde et diploïde.

3. Quelle est l'utilité de la méiose ?
4. Comment décririez-vous les chromosomes homologues à un ami qui n'a pas suivi de cours de biologie ?
5. Que se passe-t-il durant l'appariement des chromosomes homologues ?

6. Pourquoi la méiose I est-elle appelée mitose réductionnelle ?
 7. Faites la distinction entre un gamétophyte et un sporophyte.
 8. Donnez les grandes lignes du cycle biologique d'une plante en montrant où se produisent la mitose et la méiose.
 9. Décrivez les variations fondamentales chez les gamétophytes et les sporophytes.
 10. Quelle est la différence entre une espèce dioïque et une espèce monoïque ?
 11. Identifiez les quatre types de feuilles modifiées dans une fleur, et décrivez brièvement leurs fonctions.
 12. Définissez une fleur bisexuée, unisexuée. Expliquez.
 13. Décrivez la structure essentielle d'une graine et expliquez comment se fait la germination.
 14. Quelles sont les différences entre fruits simples, fruits composés et fruits multiples ?
 15. Quelles sont les principales méthodes de dissémination des graines ?
2. Supposez que vous reveniez au Carbonifère, il y a 320 millions d'années. Les plantes à graines n'existent pas : les fruits et les graines ne font donc pas partie de votre alimentation. Cependant, vous avez besoin d'une nutrition adéquate pour survivre. De plus, vous êtes végétarien. De quoi se composera votre repas ?
 3. Qu'est-ce qui pourrait être dangereux pour une plante dans le fait de compter sur une seule espèce animale comme pollinisateur ?
 4. Certaines plantes à fleurs se reproduisent par autopolinisation sans intervention d'un organisme extérieur. À partir de cette donnée, pourquoi, selon vous, ces plantes possèdent-elles encore des fleurs ?
 5. Certains fruits sont consommés par les animaux. En quoi cette caractéristique facilite-t-elle la dissémination ?
 6. À l'aide de schémas légendés, illustrez et comparez les gamétophytes d'une mousse, d'une fougère, d'une gymnosperme et d'une angiosperme.



Question liée à l'évolution

Les biologistes pensent que, dans l'histoire de la vie sur Terre, la reproduction asexuée est apparue la première et que la reproduction sexuée est apparue plus tard. La reproduction sexuée est une stratégie couronnée de succès qui a une grande importance dans l'adaptation : elle concerne la plupart des cycles de développement des eucaryotes. Qui plus est, chez de nombreux eucaryotes, la reproduction sexuée est l'unique voie de reproduction au cours du cycle biologique. Pourquoi la reproduction sexuée est-elle si favorable ?

Sujets de réflexion

1. Supposez qu'un producteur et un généticien travaillant ensemble produisent une plante susceptible de croître comme une plante sauvage sous la plupart des climats et de produire des fruits abondants et goûteux ainsi que des graines parfaites pour la nutrition des êtres humains. Quelles seraient selon vous les conséquences biologiques, sociologiques, économiques et politiques ?

POUR EN SAVOIR PLUS

Consultez le site *The Botany Place*, à l'adresse www.thebotanyplace.com, pour des questions-réponses, des exercices, et des liens contenant des informations nouvelles et intéressantes en rapport avec ce chapitre.

Bubel, Nancy, *The New Seed Starter's Handbook*, Emmaus, PA : Rodale Press, 1988. De nombreuses données botaniques de base pour faire pousser les plantes à partir de graines.

Hutton, Wendy et Heinz Von Holzen, *Tropical Fruits of Asia*, Boston : Periplus Editions, 1996. Livre bien illustré avec de nombreux détails concernant les fruits tropicaux de Thaïlande, de Malaisie et d'Indonésie.

Klein, Maggie Blyth, *All About Citrus and Subtropical Fruits*, New York : Ortho Books, 1985. Illustrations et informations sur la croissance de 50 variétés d'agrumes et de 16 fruits exotiques.

Schneider, Elizabeth, *Uncommon Fruits & Vegetables: A Commonsense Guide*, New York : William Morrow, 1998. Informations intéressantes concernant l'achat, le stockage et la consommation de 80 fruits et légumes peu courants.

Susser, Allen et Greg Schneider, *The Great Mango Book*, Berkeley, CA : Ten Speed Press, 2001. Les mangues sont devenues un important ingrédient culinaire en Inde. Actuellement, plus de 50 variétés sont utilisées dans le monde entier, dans différentes boissons et plats.