

**République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique**

Université Mouloud Mammeri Tizi-Ouzou

**Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques
Département de Biologie**



Polycopié de cours

Biologie de la reproduction des Angiospermes

L3 BPV

MAHAMMED OUALI Dinar

2024-2025

Préface

Le polycopié soumis par l'auteur, le Docteur MAHAMMED OUALI Dinar, est destiné à l'enseignement du cours de Biologie de la Reproduction des Angiospermes. Ce manuel est destiné aux étudiants en cursus universitaire de Biologie ou des filières Agronomiques jusqu'à la licence. Le contenu du cours illustré est organisé en huit petites parties: la première présente succinctement quelques généralités reproductives des Angiospermes. La seconde, traite de l'organisation d'une plante d'Angiospermes (monoïque et dioïque), suivie de la troisième partie, bien détaillée, décrivant les types d'inflorescences et l'organisation des fleurs d'Angiospermes mono et dicotylédones. La quatrième partie est consacrée à la formation de l'appareil reproducteur ou fleur (organogénèse et déterminisme génétique), puis de la formation des organes reproducteurs de la fleur. Les six, sept et huitièmes parties sont consacrées successivement aux modes de pollinisation, à la double fécondation et enfin à la description des fruits et des graines chez les Angiospermes.

Résumé

Le polycopié soumis par l'auteur, le Docteur MAHAMMED OUALI Dinar, est destiné à l'enseignement du cours de Biologie de la Reproduction des Angiospermes. Ce manuel est destiné aux étudiants en cursus universitaire de Biologie ou des filières Agronomiques jusqu'à la licence. Le contenu du cours illustré est organisé en huit petites parties: la première présente succinctement quelques généralités reproductives des Angiospermes. La seconde, traite de l'organisation d'une plante d'Angiospermes (monoïque et dioïque), suivie de la troisième partie, bien détaillée, décrivant les types d'inflorescences et l'organisation des fleurs d'Angiospermes mono et dicotylédones. La quatrième partie est consacrée à la formation de l'appareil reproducteur ou fleur (organogénèse et déterminisme génétique), puis de la formation des organes reproducteurs de la fleur. Les six, sept et huitièmes parties sont consacrées successivement aux modes de pollinisation, à la double fécondation et enfin à la description des fruits et des graines chez les Angiospermes.

Mots clés : Angiospermes, Reproduction végétale, organogénèse, Pollinisation et fécondation

Sommaire

| | |
|---|----|
| 1. Généralités | 1 |
| 2. Organisation générale d'une plante d'Angiospermes (plantes monoïques et dioïques)..... | 2 |
| 3. Inflorescences et fleurs d'Angiospermes..... | 3 |
| 3.1. Types d'inflorescences..... | 3 |
| 3.2. Appareil reproducteur : la fleur | 5 |
| 3.3. Ovule des Angiospermes : organisation et devenir | 13 |
| 4. Formation de l'appareil reproducteur : la fleur..... | 16 |
| 4.1. Organogenèse des pièces florales..... | 16 |
| 4.2. Déterminisme génétique de la structure de la fleur..... | 16 |
| 4.3. Etablissement d'un modèle du déterminisme de l'identité des organes floraux..... | 18 |
| 4.4. Du modèle ABC au modèle ABCE..... | 19 |
| 5. Formation des organes reproducteurs de la fleur des Angiospermes..... | 20 |
| 5.1. Gamétophyte femelle : Sac embryonnaire..... | 20 |
| 5.2. Gamétogenèse mâle : la micro gamétogenèse..... | 22 |
| 6. Pollinisation..... | 24 |
| 7. Double fécondation..... | 25 |
| 7.1. Déshydratation du grain de pollen..... | 25 |
| 7.2. Capture du grain de pollen par la plante hôte..... | 25 |
| 7.3. Développement de l'embryon..... | 26 |
| 8. Fruits et Graines..... | 27 |
| 8.1. Fruits..... | 27 |
| 8.2. Graines..... | 31 |
| Bibliographie..... | 33 |

Biologie de la Reproduction des Angiospermes

1. Généralités

La reproduction sexuée, c'est-à-dire la formation d'un nouvel individu à partir d'un œuf (ou zygote) issu de la fusion des noyaux de deux cellules reproductrices, l'une femelle (gamète ♀ ou oosphère) et l'autre mâle (gamète ♂) existe chez toutes les plantes.

Les plantes (règne des *Plantae*) sont qualifiées d'embryophytes (embryo = embryon ; phyte = plante) pour traduire le fait que toute nouvelle plante issue de la reproduction sexuée résulte du développement d'un embryon. Toutefois, les modalités de la reproduction sexuée sont différentes chez les différents groupes de plantes, ce qui reflète l'histoire évolutive de ces êtres vivants.

On ne considère ici que la reproduction sexuée des plantes à fleur. Les plantes à fleur, ou spermaphytes (sperma = semence, graine; phyte = plante), sont caractérisées, comme leur nom l'indique, par la formation de la graine issue d'un ovule fécondé au cours de la reproduction sexuée. La pérennité de ces plantes se fait par dissémination des graines.

Le *phylum* des spermaphytes regroupe l'ensemble des arbres, arbustes et plantes herbacées à fleur (ou à graines). Ils se subdivisent en Gymnospermes et Angiospermes.

Les Angiospermes (Angio = capsule et sperme = semence, graine) sont les plantes à fleur proprement dites et sont caractérisées par leurs ovules enclos dans un organe spécialisé appelé carpelle. L'ensemble des carpelles est appelé ovaire. À la suite de la fécondation, les ovules se transforment en graines et sont enfermées dans un fruit résultant de la transformation de l'ovaire.

La fleur est l'appareil de reproduction des plantes à fleurs dites aussi Phanérogames (plantes à reproduction visible grâce à l'apparence de la fleur). Les étamines (organe reproducteur mâle) et les carpelles (organe reproducteur femelle), sont le siège de l'ontogénèse et de la maturation des gamétophytes « sac embryonnaire » et « grain de pollen ». Toutes les autres pièces (calice = Σ des sépales et corolle = Σ des pétales) peuvent être considérées comme pièces accessoires.

La détermination de l'identité des pièces florales est sous la dépendance de gènes appelés homéotiques ou gènes architectes. Ils sont responsables de la mise en place des sépales, des pétales, des étamines et des carpelles. C'est ainsi que le modèle ABCE a été édifié pour expliquer le rôle de ces gènes dans l'autogénèse des différents verticilles floraux.

Seulement, des phénomènes de stérilité mâle, c'est-à-dire des plantes incapables de se reproduire par autopollinisation, du fait d'une anomalie des éléments mâles de la fleur existent. Ce caractère (mâle stérile) existe naturellement chez certains individus de nombreuses espèces sauvages ou cultivées. Ces stérilités peuvent être d'origine nucléaire (génique) ou géno-cytoplasmique.

Les Angiospermes sont également caractérisées par la double fécondation observée pour la première fois par Léon Guignard en 1899. Une double fécondation effective est sous la dépendance du guidage micropylaire et funiculaire de l'ovule. Le tube pollinique croît et

évolue dans le tissu de transmission du style de l'ovaire grâce à des interactions entre la paroi du tube pollinique et les cellules du tissu de transmission.

Le groupe (sous-*phylum* ou sous-embranchement) des Angiospermes est largement prédominant chez les végétaux terrestres et est caractérisée par de nombreuses stratégies de reproduction sexuée. Comme 75% des Angiospermes sont hermaphrodites, les stratégies sont généralement définies en fonction du taux d'autofécondation et vont de l'autogamie à l'allogamie stricte, en passant par des systèmes de reproduction mixte.

Si l'autofécondation confère un avantage sélectif en augmentant le nombre des copies de génomes qu'un individu peut transmettre à sa descendance par rapport à une espèce strictement allogame, elle entraîne également une perte de la diversité génétique. On observe également un grand nombre de mécanismes qui limitent ou empêchent l'autofécondation et donc la consanguinité.

Il existe des systèmes d'évitement spatial (distylie, monœcie) ou temporel (protandrie, protogynie), de séparation de sexes (dioécie), mais l'auto-incompatibilité reste la stratégie la plus répandue chez les plantes à fleurs : on la retrouve chez plus de 50% des espèces d'Angiospermes.

L'auto-incompatibilité se définit comme l'incapacité d'une plante hermaphrodite fertile à produire des zygotes après autopollinisation.

Enfin, le succès des angiospermes s'explique en grande partie par des innovations qui portent sur différents points de leur reproduction sexuée ; celles-ci portent à la fois sur les organes mis en jeu lors de la reproduction, sur les modalités de la rencontre des gamètes et sur les produits de la double fécondation.

2. Organisation générale d'une plante d'Angiospermes

Les Angiospermes sont des plantes fortement représentées dans les écosystèmes terrestres. Ce sous-*phylum* se caractérise par sa diversité taxonomique et par une large distribution au sein des différents écosystèmes.

Il arrive qu'une plante porte à la fois des fleurs unisexuées mâles, des fleurs unisexuées femelles ou encore des fleurs bisexuées ou hermaphrodites, dans ce dernier cas, la plante est dite polygame.

2.1. Plante monoïque

Les plantes portant à la fois des fleurs unisexuées mâles et des fleurs unisexuées femelles sur un même individu sont appelées plantes monoïques (**Fig.1a**). Les fleurs de ces plantes produisent respectivement des gamètes mâles et des gamètes femelles.

2.2. Plante dioïque

Une plante qui contient uniquement des fleurs unisexuées mâles sur un individu (**Fig. b₁**) ou des fleurs unisexuées femelles sur un autre individu (**Fig. b₂**) est appelée plante dioïque (**Fig.1b**).

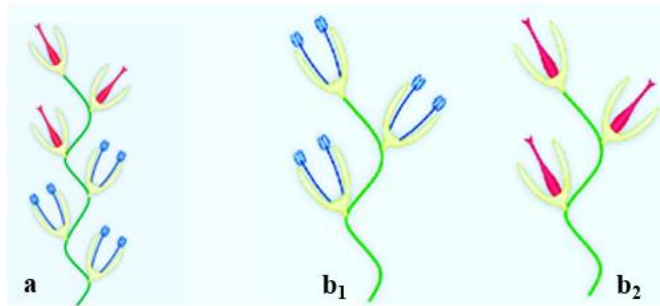


Figure 1. Types de plantes : monoïque (a) et dioïque (b).

La fleur est typique des Angiospermes ; malgré sa diversité morphologique, les pièces qui la composent sont toujours les mêmes et ont fondamentalement la même organisation. La fleur bisexuée ou hermaphrodite regroupe les organes reproducteurs mâles (androcée) et femelles (pistil ou gynécée). La fleur unisexuée ne porte qu'un seul type d'organes reproducteurs (mâles ou femelles). Elle matérialise la reproduction sexuée et elle a pour rôle d'assurer la pérennité de l'espèce. C'est chez les Angiospermes que sa structure a atteint sa spécialisation la plus poussée.

3. Inflorescences et fleurs d'Angiospermes

3.1. Types d'inflorescences

Chez les Angiospermes les fleurs peuvent être solitaires ou isolées (ex : la tulipe), mais plus généralement, elles sont regroupées en ensembles nommés inflorescences (ex. le géranium) ; celles-ci sont soit des grappes (inflorescences indéfinies), soit des cymes (inflorescence définies).

3.1.1. Inflorescences indéfinies : la grappe

L'axe principal de l'inflorescence ne se termine jamais par une fleur. Théoriquement, sa croissance à partir du bourgeon floral (Fig.2) est indéfinie. Sur l'inflorescence, les fleurs apparaissent de l'extérieur vers l'intérieur (croissance centripète) : les plus âgées d'entre elles sont vers la base et les plus jeunes (boutons floraux) sont au sommet de l'inflorescence (ex : l'asphodèle). Dans ce cas précis, le méristème floral se trouvant à l'extrémité (apex) de l'axe inflorescentiel fonctionne sans cesse, les pédoncules des fleurs proviennent des bourgeons latéraux. L'épanouissement de l'inflorescence de type grappe est donc basifuge.

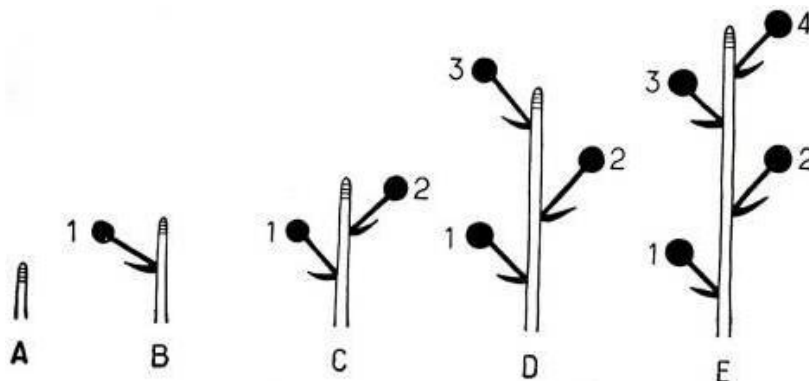


Figure 2. Formation des fleurs dans une inflorescence indéfinie de type grappe.

A à E : les différents stades de formation de la grappe ; 1 : première fleur formée et 4 : dernière fleur formée.

Les principales inflorescences indéfinies de type grappe sont : l'épillet (chez les graminées), la panicule (ex : l'avoine), l'épi (chez les Poacées, ex : le blé), le glomérule (ex : la menthe), le corymbe (ex : le pommier, le laurier rose), l'ombelle (ex : la carotte, le cerisier), le capitule (marguerite jaune), et autres (**Fig.3**).

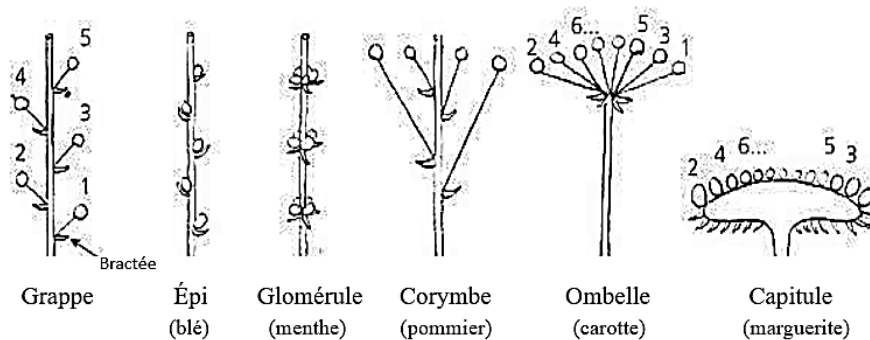


Figure 3. Les principales inflorescences indéfinies de type grappe.
1 à 6 : ordre de formation des fleurs.

3.1.2. Inflorescences définies : la cyme

Un type d'inflorescence définie dans lequel l'axe principal se termine par une fleur âgée, qui arrête la croissance de l'inflorescence. Cette fleur est la première à se former (**Fig.4**), les autres fleurs apparaissent en dessous (croissance centrifuge) au niveau de l'axe floral.

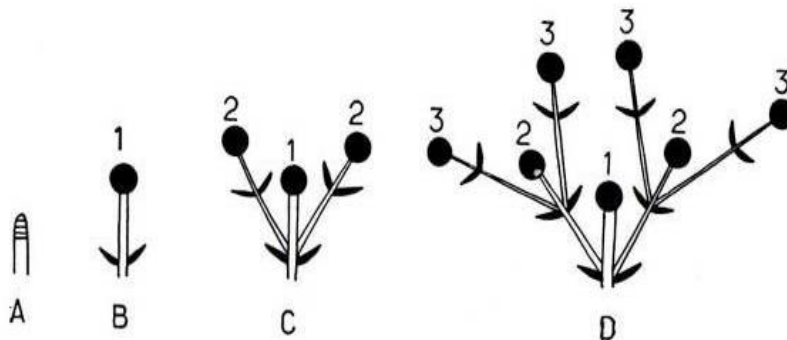


Figure 4. Formation des fleurs dans une inflorescence définie de type *cyme*.
A à D : les différents stades de formation de la cyme ; 1 à 3 : ordre d'apparition des fleurs.

Selon le nombre d'axes secondaires portés par l'axe principal, on distingue : les cymes unipares (ex : la vipérine *Echiumplantagineum*), les cymes bipares (ex : la Renoncule) et les cymes multipares (ex : le mimosa) (**Fig.5**).

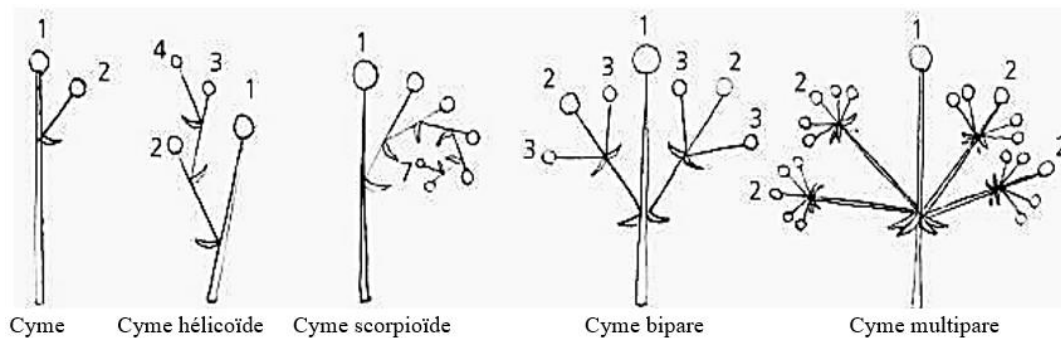


Figure 5. Les différents types de cymes*.
1 à 4 : ordre d'apparition des fleurs ; * : les cymes hélicoïdes et scorpioïdes ci-dessus sont unipares.

3.2. Appareil reproducteur : la fleur

3.2.1. Types de fleurs

Dans la majorité des cas, la fleur possède à la fois un androcée et un gynécée : dans ce cas, elle est dite bisexuée ou hermaphrodite. De même, il existe des fleurs unisexuées (**Fig.6**), c'est-à-dire qui possèdent seulement l'organe reproducteur mâle (fleurs staminées) ou l'organe reproducteur femelle (fleurs pistillées), c'est-à-dire que des étamines ou que des carpelles.

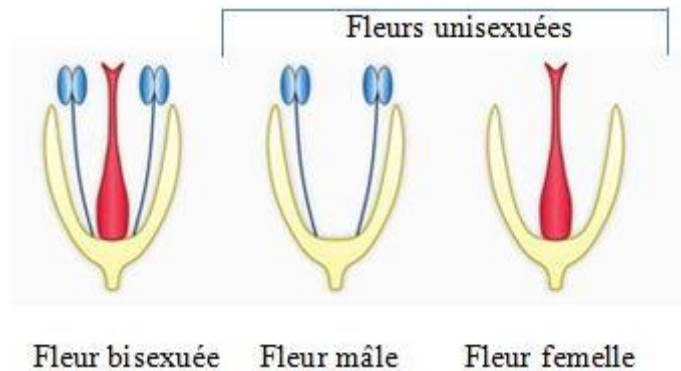


Figure 6. Différents types de fleurs : bisexuée et unisexuées mâle et femelle.

La fleur se développe à partir d'un bourgeon floral qui s'insère à l'aisselle d'une feuille plus ou moins simplifiée : la bractée. Généralement axillaire, ce bourgeon peut naître à l'extrémité d'une tige. En s'épanouissant, le bourgeon floral engendre un axe pédonculé, qui se termine par un renflement de forme assez variable : le réceptacle floral.

Le pédoncule floral donne naissance à toute une série de pièces disposées en cercles concentriques successifs : ce sont les pièces florales.

Les caractères morphologiques, le nombre et les relations entre les pièces florales peuvent varier d'une espèce à l'autre. Cependant, leur ordre d'insertion au niveau du réceptacle floral reste constant (**Fig.7**).

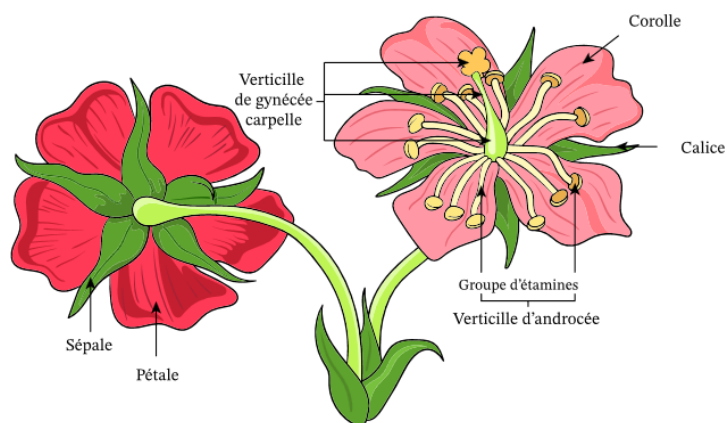


Figure 7. Organisation d'une fleur penta-cyclique d'Angiospermes dicotylédones.

3.2.2. Organisation de la fleur

Une fleur complète est constituée d'un ensemble de pièces florales, disposées en verticilles (ou cycles) sur une base renflée : le réceptacle floral, qui termine un axe appelé : le pédoncule floral.

La fleur qui présente un pédoncule floral est dite pédonculée (fleur des Dicotylédones). Quand le pédoncule floral est absent, la fleur est dite sessile (fleur des Monocotylédones). Au point d'insertion du pédoncule floral sur la tige, il existe souvent une feuille dite bractée, elle est généralement verte (mais peut être vivement colorée), elle est d'une forme et d'une taille intermédiaire entre celle des feuilles d'une part et celles des pré-feuilles ou des sépales d'autre part.

Généralement, les pièces florales sont insérées en verticilles ou cycles sur le pédoncule floral. Les fleurs ainsi constituées sont dites : fleurs verticillées ou cycliques. Il existe des fleurs acycliques : en spirales comme la renoncule et des fleurs hémicycliques (fleurs spiralo-cycliques).

Ainsi, une fleur simple complète est formée de quatre cercles de pièces florales, soit quatre verticilles, qui sont de l'extérieur vers l'intérieur : le calice, la corolle, l'androcée et le gynécée.

3.2.3. Pièces florales stériles ou périanthe

Le périanthe se compose de deux verticilles de pièces florales stériles : le calice et la corolle.

a. Calice

Il est constitué de l'ensemble des pièces généralement vertes, chlorophylliennes : les sépales dont le rôle est la protection des autres pièces de la fleur. Les sépales peuvent être libres : calice dialysépale ou soudés : calice gamosépale (**Fig.8**). Quelque fois, le calice est absent : asépale. Il arrive que le calice soit doublé d'un calicule (épi-calice comme chez les malvacées).

b. Corolle

La corolle est le second verticille constitué de l'ensemble des pétales, souvent vivement colorées (de couleur variable) par des pigments chromoplastiques ou vacuolaires et rendent la fleur attractive pour les animaux, les insectes et les oiseaux. Généralement, les pétales alternent dans leur disposition sur le réceptacle floral avec les sépales.

Les pétales portent des nectaires (organes sécrétant du nectar) et des osmophores (libérant des parfums). Les pétales peuvent être libres : corolle dialypétale ou soudés : corolle gamopétale (**Fig.8**). La corolle peut être absente : apétalie ou fleurs apétales comme l'ortie.

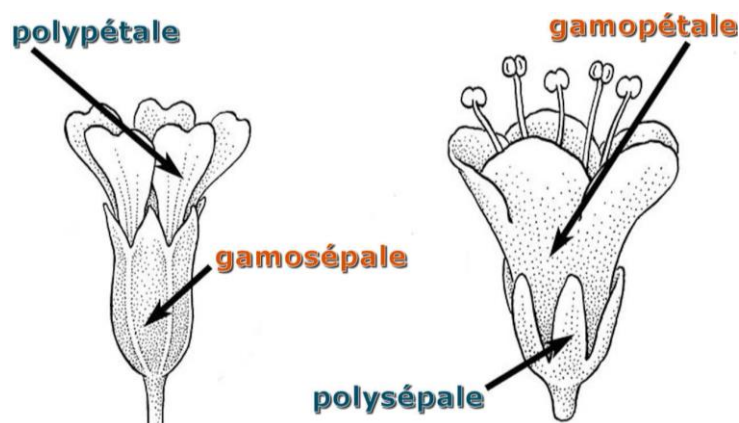


Figure 8. Soudure des pièces florales du calice (gamosépale) et de la corolle (gamopétale).

La corolle peut être régulière, si les pétales sont à taille égale, la fleur est donc à symétrie axiale, elle est dite fleur actinomorphe (**Fig.9a**).

La corolle peut être irrégulière si les pétales sont inégaux (chez les labiées, les poacées,..), la fleur est dans ce cas à symétrie bilatérale, elle est dite fleur zygomorphe(**Fig.9b**).

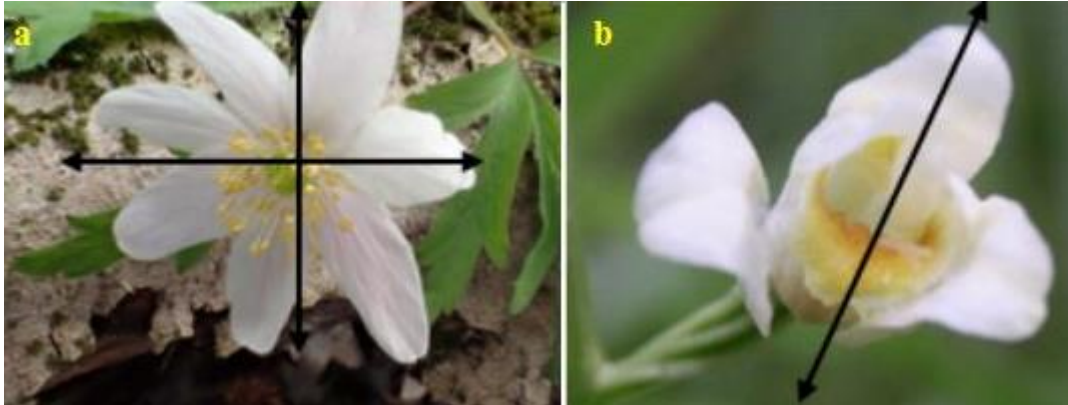


Figure 9. Fleur actinomorphe à symétrie radiale (a) et fleur zygomorphe à symétrie bilatérale (b).

- **Chez les Dicotylédones**

- le périanthe est distinct, il est formé d'un calice très souvent chlorophyllien et d'une corolle attrayante par ses diverses couleurs.

- le nombre de sépales et de pétales est généralement de 4 à 5 par verticille, la fleur est alors tétramère ou pentamère.

- **Chez les Monocotylédones**

- le périanthe est dit périanthe pétaloïde, sépales et pétales ont la même couleur, on parle alors de tépales.

- le nombre de tépales est de 3 par verticille, la fleur est alors trimère.

Note : Si les sépales et les pétales manquent à la fois, les fleurs sont dites apériantées (noyer, noisetier).

3.2.4. Pièces florales fertiles ou organes reproducteurs

Les organes reproducteurs mâles et femelles sont organisés en deux verticilles différents. Ils constituent les pièces florales fertiles car elles sont directement impliquées dans la reproduction sexuée. De l'extérieur vers l'intérieur, on distingue : l'androcée et le gynécée.

a. Organe reproducteur mâle ou Androcée

Il représente l'organe reproducteur mâle de la fleur. Il est constitué de l'ensemble des étamines disposées sur un ou plusieurs verticilles.

Une étamine est constituée d'un filet grêle assurant la fixation de l'étamine sur le réceptacle et d'une partie terminale dilatée (masse renflée et allongée), généralement jaunâtre : l'anthère. L'anthère jeune comprend quatre sacs polliniques unis entre eux par le prolongement du filet : le connectif (**Fig.10a**). À maturité (fin de formation et maturation des spores), les quatre sacs polliniques fusionnent deux à deux pour aboutir à une anthère mûre à deux loges (**Fig10b**). Le filet est parcouru par un faisceau cribro-vasculaire, qui se prolonge jusque dans le connectif et qui assure la conduction des substances nutritives jusqu'à l'anthère.

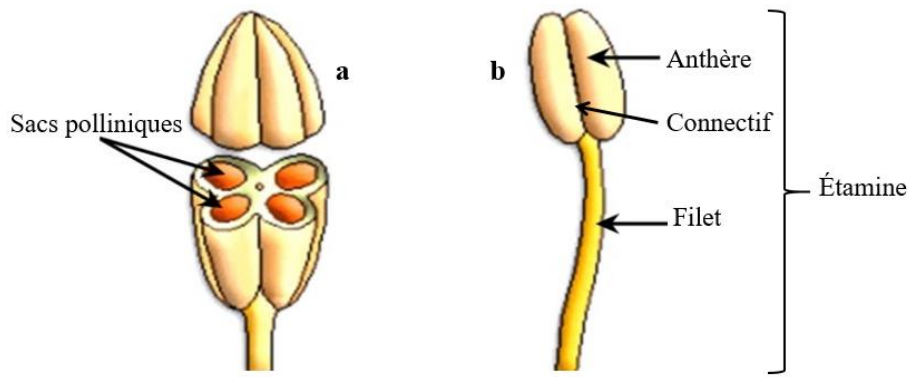


Figure 10. Anthère jeune vue en coupe transversale (a) et structure d'une étamine(b).

L'insertion du filet sur l'anthère (**Fig.11**) est soit basifixe (à la base), médifixe (au milieu) ou apifixe (au sommet ou apex de l'anthère).

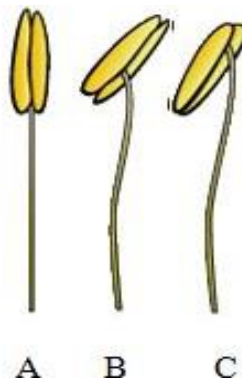


Figure 11. Types d'insertion du filet sur l'anthère.
Basifixe ou innée(A), médifixe (B) et apifixe (C).

Une coupe transversale au niveau de l'anthère encore jeune (**Fig.10a**) montre que celle-ci est constituée de 4 sacs polliniques dans lesquels se forment des grains de pollen. À maturité, les anthères s'ouvrent pour libérer le pollen. Il existe différents types de déhiscence : extrorse et introrse.

- **Par une fente de déhiscence longitudinale extrorse**

L'ouverture longitudinale de l'anthère est dirigée vers l'extérieur (orientée vers le périanthe), ex. la renoncule (**Fig.12a**), cette déhiscence favorise l'allo-fécondation.

- **Par une fente de déhiscence longitudinale introrse**

L'ouverture longitudinale de l'anthère est dirigée vers l'intérieur (orientée vers le gynécée), ex. des Légumineuses (**Fig. 12b**), elle favorise l'autofécondation.

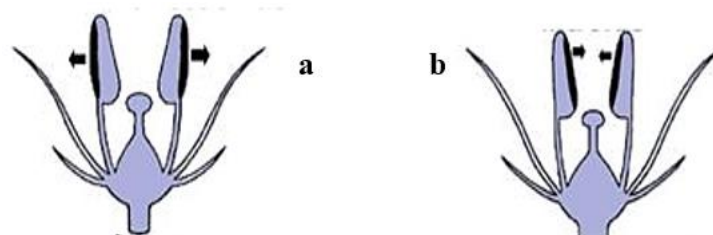


Figure 12. Déhiscences longitudinales : extrorse (a) et introrse (b).

Il existe différents types de condescence des étamines au sein de l'androcée :

- **Androcée dialystémone** : les étamines sont libres entre elles.
- **Androcée gamostémone** : les étamines sont soudées entre elles, soient par leurs filets, il s'agit d'un androcée synstome ; soient par leurs anthères, l'androcée est dit synanthéré.

L'insertion des étamines sur le réceptacle floral se fait selon des modalités différentes :

- **Type verticillé** : l'anthère est isostémone, formé d'un seul verticille d'étamines, ou diplostémone formé de deux verticilles d'étamines.
- **Type spiralé** : dans ce cas, le nombre d'étamines est élevé et indéterminé, l'androcée est dit polystémone.

b. Organe reproducteur femelle ou Gynécée (ou Pistil)

L'unité fondamentale de l'organe reproducteur femelle (dit gynécée ou pistil) est le carpelle. Le gynécée est formé d'un ou plusieurs carpelles. Un carpelle est à l'origine une feuille modifiée, repliée et fermée sur elle-même. Le carpelle ou l'ensemble des carpelles fermés constituent alors le gynécée ou le pistil

Le gynécée est formé d'une base élargie et creuse renfermant le ou les ovule(s) appelé ovaire, ce dernier se prolonge par une partie étroite : le style, qui se termine au sommet par le stigmate.

b₁. L'ovaire

C'est la partie basale du gynécée, renflée et creuse, insérée sur le réceptacle floral. Il contient un ou plusieurs ovules, ce ou ces dernier(s) se développe(nt) à partir d'un petit renflement cellulaire appelé : placenta.

L'ovaire est né de la fermeture du carpelle lorsqu'il est unique ou de la soudure des carpelles lorsqu'ils sont plusieurs. On parle respectivement d'ovaire monocarpe (monocarpellé) ou polycarpe (pluricarpellé). Dans ce dernier cas, les carpelles restent libres (ovaire apocarpe ou dialycarpellé) ou soudés (ovaire syncarpe ou gamocarpellé), de diverses manières pour constituer un ovaire uniloculaire (1 loge) ou pluriloculaire (plusieurs loges) (**Fig.13**).

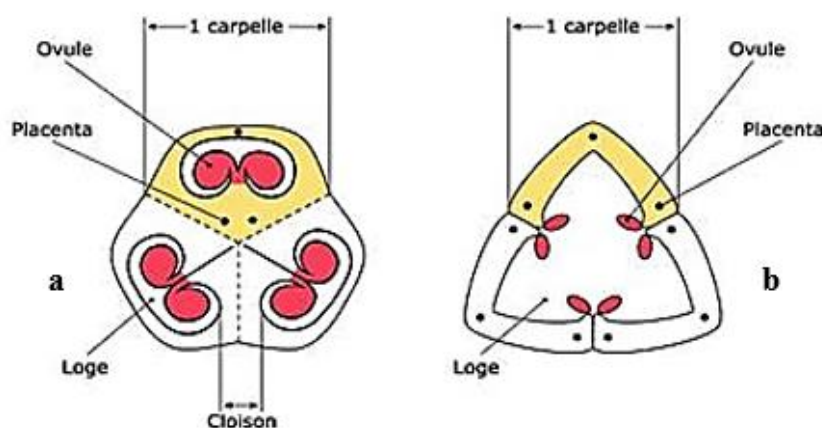


Figure 13. Cloisonnement d'un exemple d'ovaire : pluriloculaire syncarpe ou triloculaire gamocarpellé (a) et uniloculaire apocarpe ou uniloculaire dialycarpellé (b).

Les bords soudés du ou des carpelles correspondent au placenta. La soudure entre les carpelles peut se faire de différentes manières, permettant ainsi d'avoir différents types de placentation (**Fig.14**).

- **Types de placentation**

La placentation fait référence à la disposition des ovules à l'intérieur de l'ovaire. Il existe trois principaux types courant (**Fig.14**) : axile, pariétale et centrale.

- **Placentation pariétale**

Le gynécée monocarpellé possède un seul carpelle, qui s'organise en un ovaire uniloculaire, qui porte un ou plusieurs ovules sur sa paroi. Les carpelles se soudent entre eux au niveau de leurs bords formant un ovaire à une seule loge quel que soit le nombre de carpelles. Les ovules sont portés alors par les bords de chaque carpelle (ex : le concombre).

Le gynécée monocarpellé possède un seul carpelle, qui s'organise en un ovaire uniloculaire, qui porte un ou plusieurs ovules sur sa paroi.

- **Placentation axile**

Les carpelles se sont soudés chacun sur lui-même, ensuite, se sont soudés entre eux par leurs faces latérales, formant un ovaire avec autant de loges qu'il y a de carpelles. Chaque loge étant séparée par une cloison. Les ovules sont alors portés par l'axe de l'ovaire formé par les bords soudés des carpelles, eux même soudés à l'axe du réceptacle (ex : le citron et la tomate).

- **Placentation centrale**

Les carpelles sont arrangés comme dans la placentation axile sauf que les cloisons séparant les loges ont disparu, ne laissant que les bords des carpelles soudés à l'axe du réceptacle au centre et sur lesquels sont attachés les ovules (ex : la primevère). L'ovaire apparaît constitué d'une seule loge, même s'il comprend plusieurs carpelles.

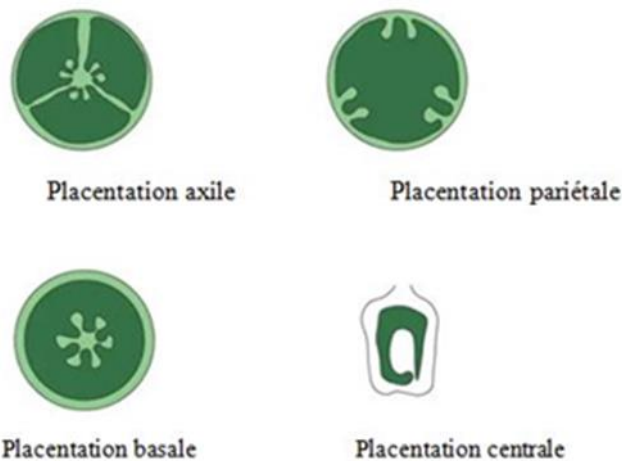


Figure 14. Les différents types de placentation.

- **Types de réceptacles floraux**

Le réceptacle floral prend différentes formes (**Fig.15**). On distingue schématiquement le réceptacle : thalamiflore, caliciflore et disciflore.

- **Thalamiflore** : de forme conique ou convexe (**Fig.15a**)(ex : la renoncule).
- **Caliciflore** : en forme de calice (concave ou en coupe) (**Fig.15b**)(ex : la groseille).
- **Disciflore** : comprenant un disque nectarifère (**Fig.15c**)(ex : les Apiacées).

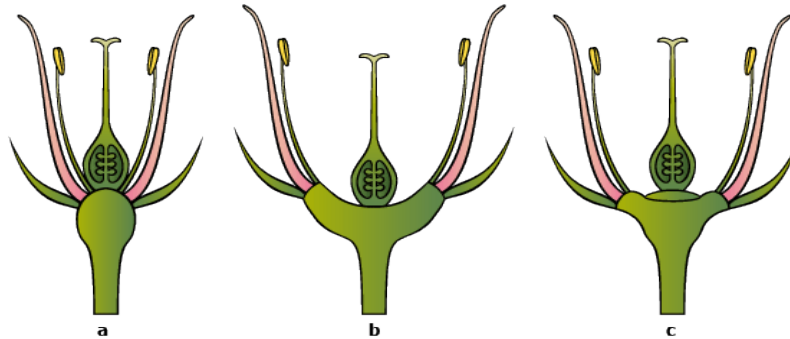


Figure 15. Types de réceptacles floraux et position de l'ovaire : Thalamiflore (a), Caliciflore (b) et Disciflore (c).

- **Positions de l'ovaire au niveau du réceptacle floral**

Au niveau de la fleur, l'ovaire et par la suite les carpelles peuvent avoir des positions différentes selon l'aspect du réceptacle floral (vus en coupe longitudinale au niveau de toute la fleur) (**Fig.16**) : ovaire supère et ovaire infère.

- **Ovaire supère**

L'ovaire supère se trouve au-dessus des autres verticilles (androcée, corolle et calice). Dans ce cas, le réceptacle floral est bombé, la fleur est dite hypogyne, ex : les Liliacées (**Fig.16a**).

Si les quatre verticilles de la fleur sont insérés au même niveau (ovaire supère), la fleur est dite périgyne, ex : le cactus (**Fig.16b**)

- **Ovaire infère**

L'ovaire sera dit infère si au contraire, il se trouve partiellement ou complètement au-dessous de la base des autres pièces florales (androcée, corolle et calice). Dans ce cas, le réceptacle floral est creux, la fleur sera dite fleur épigyne, ex : les Apiacées (**Fig.16c**).

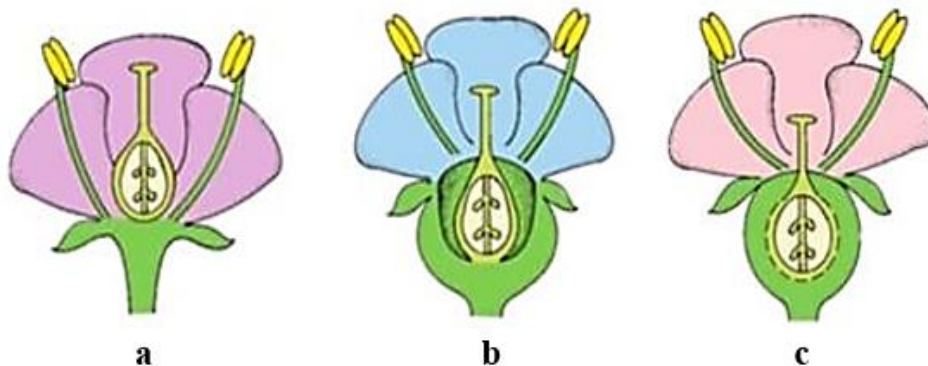


Figure 16. Fleurs hypogyne (a) et périgyne (b) à ovaire supère et fleur épigyne (c) à ovaire infère.

b₂. Le style

C'est une colonnette plus au moins grêle qui surmonte l'ovaire. Sa longueur et son épaisseur sont très variables selon les espèces. Il constitue le conducteur du tube pollinique.

b₃. Le stigmate

Le stigmate termine le style, c'est un renflement garni de papilles visqueuses, il peut avoir différentes formes selon les espèces. Récepteur du pollen, il secrète un liquide visqueux favorisant l'accolement et la germination des grains de pollen au moment de la fécondation.

3.2.5. Formules et diagrammes floraux

a. Formule florale

La formule florale indique le nombre de pièces florales constructives de chaque verticille (**Tab.1**).

- Les lettres donnent la nature des pièces florales :

S : pour les sépales,

P : pour les pétales,

E : pour les étamines,

C : pour les carpelles et

T : pour les tépales.

- Les chiffres indiquent le nombre de pièces florales. Au-delà de 12, on note « n ».
- Un X placé devant la formule florale indique qu'il s'agit d'une fleur Zygomorphe.
- Un O placé devant la formule florale indique qu'il s'agit d'une fleur Actinomorphe.
- Lorsque le C est souligné, il s'agit d'un ovaire supère. Lorsque le trait est placé au-dessus de C, c'est un ovaire infère.
- Lorsque les pièces florales sont soudées, on les note entre parenthèses.
- S'il y a deux ou plusieurs verticilles (ou groupes) d'une pièce florale, on peut l'indiquer avec « x ».

Tableau 1. Quelques formules florales de fleurs d'Angiospermes.

| | | Périanthe | | Organes reproducteurs | | |
|----------------------|-----------------------------------|-----------|-----------|-----------------------|-----------|--------|
| | | Calice | Corolle | Androcée | Gynécée | |
| Fleur de ... | Formule florale | Sou T | P ou T | E | C | Ovaire |
| Renonculacées | O : 5S, 5P, nE, n <u>C</u> | 5S libres | 5P libres | nE libres | nC libres | Supère |
| <i>Oxalis cernua</i> | O : 5S, 5P, 5E, 5 <u>C</u> | 5S libres | 5P libres | 5E libres | 5C libres | Supère |
| Tulipe | O : 3T, 3T, 6E, (<u>3C</u>) | 3T libres | 3T libres | 6E libres | 6Csoudés | Supère |
| Brassicacées | O: 4S, 4P, 4E+2E,(<u>2C</u>) | 4S libres | 4P libres | 6E libres | 2Csoudés | Supère |

b. Diagramme floral

C'est un schéma des différentes pièces florales de la fleur (**Fig.17**), théoriquement coupé transversalement en passant par tous les verticilles, la bractée et le rameau principal (axe de l'inflorescence).

Certaines conventions sont à respecter lors de la réalisation du diagramme floral :

- la bractée florale est placée en bas, du côté antérieur alors que l'axe de l'inflorescence est représenté en haut, du côté postérieur.
- si la symétrie est axiale (fleur actinomorphe), les différents verticilles sont représentés par des cercles. Si la symétrie est bilatérale (fleur zygomorphe), les pièces des différents verticilles sont placées sur des ellipses.
- toutes les pièces d'un même verticille se placent sur un même niveau (cercle ou ellipse).
- les sépales sont représentés par des arcs blancs et les pétales par des arcs noirs.
- Les étamines sont représentées par un « B », celui-ci est tourné vers l'extérieur si la déhiscence est extrorse, tourné vers l'intérieur si la déhiscence est introrse.
- Le gynécée est représenté par une coupe transversale au niveau de l'ovaire.
- Lorsque les pièces florales sont soudées, on les relie par un trait courbé.

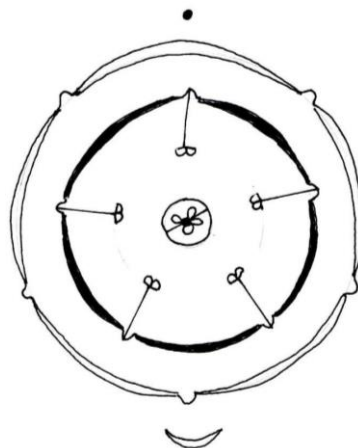


Figure 17. Diagramme floral d'une fleur pentamère d'une Angiosperme dicotylédone.

Note : chez les Angiospermes monocotylédones, le nombre de pièces florales est souvent 3 ou multiple de 3 (fleur trimère). Chez les Angiospermes dicotylédones, il est de 2 ou 4 ou multiple de 2 et 4 (fleur tétramère), de 5 ou multiple de 5 (fleur pentamère) et enfin 6 ou multiple de six (fleur hexamère).

3.3. Ovule des Angiospermes : organisation et devenir

3.3.1. Organisation de l'ovule jeune

L'ovule jeune s'insère sur la paroi ovarienne au niveau du placenta par un funicule traversé par une vascularisation qui se ramifie au niveau de la chalaze. Il est constitué de l'extérieur vers l'intérieur par :

- Deux téguments accolés, assurant la protection de l'ovule.
- Le micropyle, ouverture orientée vers le style, qui permet le passage du tube pollinique au cours de la double fécondation.

-Le nucelle, tissu nourricier dans lequel se développera un sac embryonnaire à la suite de la double fécondation.

- Une mégaspore fonctionnelle haploïde qui sera à l'origine du sac embryonnaire cœnocytique (à 8 noyaux) puis cellulaire (à 7 cellules) (**Fig.18**).

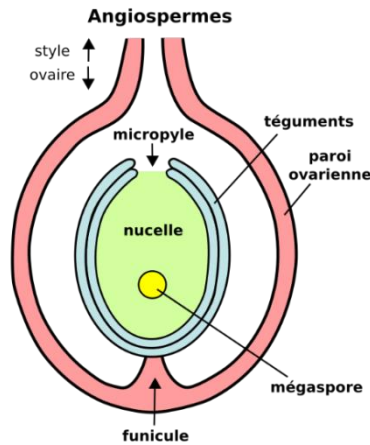


Figure 18. Ovule jeune non fécondé contenu dans un ovaire monocarpellé uniloculaire.

3.3.2. Organisation de l'ovule mûre

Au sein de l'ovule mûr prêt à être fécondé, se trouve le sac embryonnaire cellulaire, composé de sept cellules qui constituent le prothalle femelle (**Fig.19**). Ces cellules s'organisent de la façon suivante :

- Au pôle apical du sac (côté du micropyle), se trouve un complexe gamétique formé de trois cellules haploïdes (n) : un gamète femelle dit oosphère impliqué dans la 1^{ère} fécondation et deux synergides qui guident le tube pollinique vers le sac embryonnaire et nourrissent l'oosphère en attendant la fécondation.
- Au pôle basal du sac embryonnaire se situent trois cellules supports dites antipodes, elles dégèrent à la fin de la fécondation.
- Le reste du sac embryonnaire correspond à une grande cellule centrale binucléée haploïde qui contient deux noyaux polaires. L'un des noyaux est impliqué dans la 2^{ème} fécondation et l'autre dégère à la suite de celle-ci.

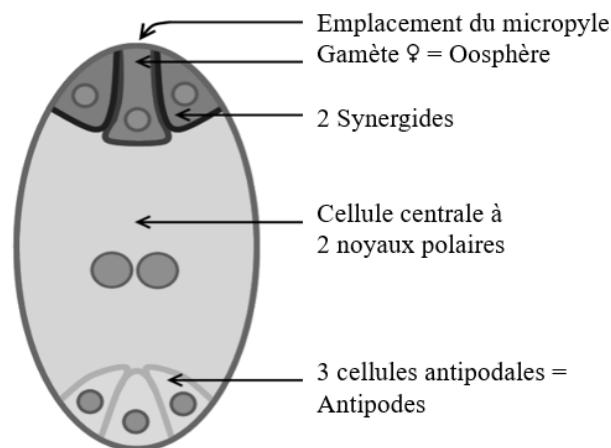


Figure 19. Organisation du sac embryonnaire cellulaire d'un ovule mûr d'Angiospermes.

Le sac embryonnaire cellulaire est entouré d'un tissu nourricier : le nucelle et d'une enveloppe protectrice formée de deux téguments.

3.3.3. Différents types d'ovules

En fonction de la courbure de l'ovule, et en tenant compte de l'alignement du hile, de la chalaze et du micropyle, on distingue :

- **Ovules orthotropes** : qui sont droits. Dans ce cas, le hile la chalaze et le micropyle sont alignés (**Fig.20a**).
- **Ovules campylotropes** : ils sont courbés où seuls le hile et la chalaze sont alignés ; le micropyle ne s'aligne pas avec les deux précédentes structures et entraîne ainsi la courbure de l'ovule (**Fig.20b**).
- **Ovules anatropes** : qui sont renversés, où seuls la chalaze et le micropyle sont alignés. Le micropyle se retrouve en face du hile accentuant ainsi la courbure de l'ovule (**Fig.20c**).

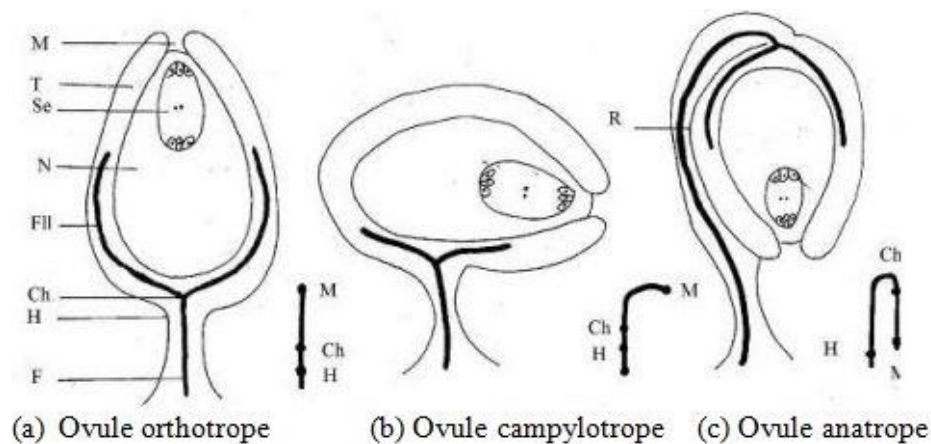


Figure 20. Différents types d'ovules mûrs de fleurs d'Angiospermes.

M : Micropyle ; T : Tégument ; Se : Sac embryonnaire cellulaire ; N : Nucelle ; Fil : Faisceau libéro-ligneux ; Ch : Chalaze ; H : Hile ; F : Funicule ; R : Raphé

3.3.4. Devenir de l'ovule fécondé

L'ovule est une unité complexe qui donne suite à la double fécondation une graine en se détachant du funicule au niveau du hile. L'ovaire se transforme alors en fruit et le ou les ovule(s) fécondé(s) en graine(s) (**Fig.21**).

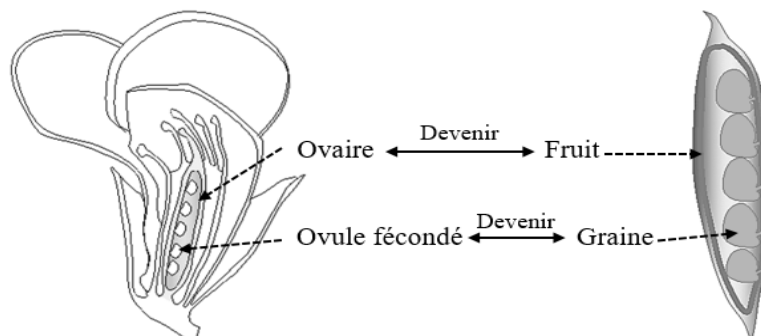


Figure 21. Transformations majeures subies suite à la double fécondation chez une fleur d'Angiospermes.

4. Formation de l'appareil reproducteur : la fleur

Le monde des fleurs se distingue par son extraordinaire variété d'architecture, de formes, de couleur ou encore de parfums. Mais, malgré cette apparente diversité, la structure et l'organisation des fleurs sont très bien conservées au sein des Angiospermes.

Chaque fleur est constituée de l'intérieur vers l'extérieur, des organes reproducteurs femelles (gynécée) puis mâles (androcée), suivis du périanthe, formé d'organes stériles, corolle et calice. La majorité des plantes à fleurs présente un périanthe bipartite comprenant deux types d'organes foliaires : pétales et sépales.

Chaque type d'organe inséré au même niveau de l'axe, s'organise en une couronne appelée verticille. Au cours de l'organogénèse florale, le méristème floral met en place, de façon séquentielle, les primordiums des sépales (S), des pétales (P), des étamines (E) et ensuite des carpelles (C). La propriété histogène de l'apex caulinaire cesse après la mise en place des primordiums de carpelles (voir cours précédent : Fleur des Angiospermes).

4.1. Organogénèse des pièces florales

Le passage de la vie végétative à la vie reproductrice se traduit par d'importants changements au niveau des apex méristématiques (méristème : tissus embryonnaires).

D'une part, des changements morphogénétiques ont lieu au niveau du méristème caulinaire (ou apicale) mettant en place les inflorescences et les fleurs terminales. Les inflorescences se forment à partir des méristèmes inflorescentiels qui édifient des bractées à la base de pédoncules floraux plus ou moins longs et qui portent latéralement au sommet, des méristèmes floraux, lesquels s'engagent vers la construction des fleurs.

Les méristèmes floraux sont régionalisés en proméristèmes périanthaires qui donnent les *primordia* des sépales et des pétales, alors que les proméristèmes sporogènes mettent en place les pièces fertiles centrales, c'est-à-dire les étamines et les carpelles (**Fig.22**).

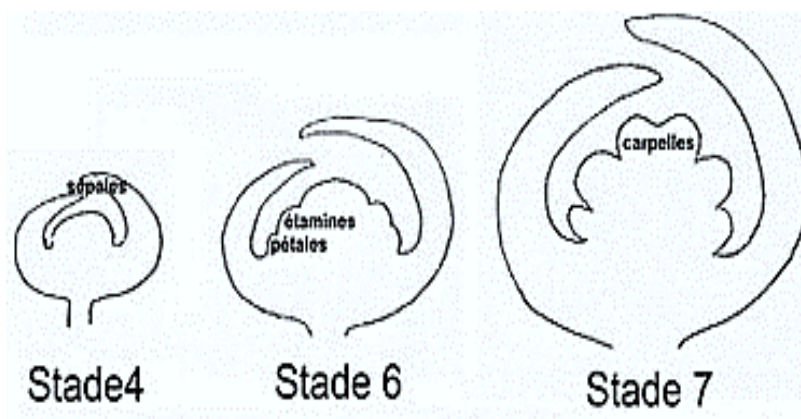


Figure 22. Quelques stades précoces du développement de la fleur d'*Arabidopsis thaliana*.

4.2. Déterminisme génétique de la structure de la fleur

Le déterminisme génétique de la structure de la fleur a pu être élucidé grâce aux travaux de Cohen et Meyerowitz (1990). Les chercheurs se sont intéressés à des mutants dont les fleurs

présentent des défauts d'identité, comme des étamines remplacées par des pétales et des carpelles par des sépales. Les modifications où un type d'organe est remplacé par un autre sont appelées « Conversions homéotiques ».

L'interprétation du phénotype de toute une série de ces mutants, chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, a permis d'identifier et de comprendre le mode d'action d'acteurs moléculaires responsables de l'identité des organes floraux aux trois catégories de mutants des classes A, B et C d'*Arabidopsis thaliana* :

- La fleur d'*A. thaliana* sauvage est formée de 4 sépales, 4 pétales, 6 étamines et 2 carpelles soudés (**Fig.23a**)
- Le mutant de la classe A comme *Apetala2* (ap 2) ne possède ni pétales, ni sépales ; cette mutation correspond à une transformation homéotique des sépales en carpelles et des pétales en étamines.(structure de type C-E-E-C) (**Fig.23b**).

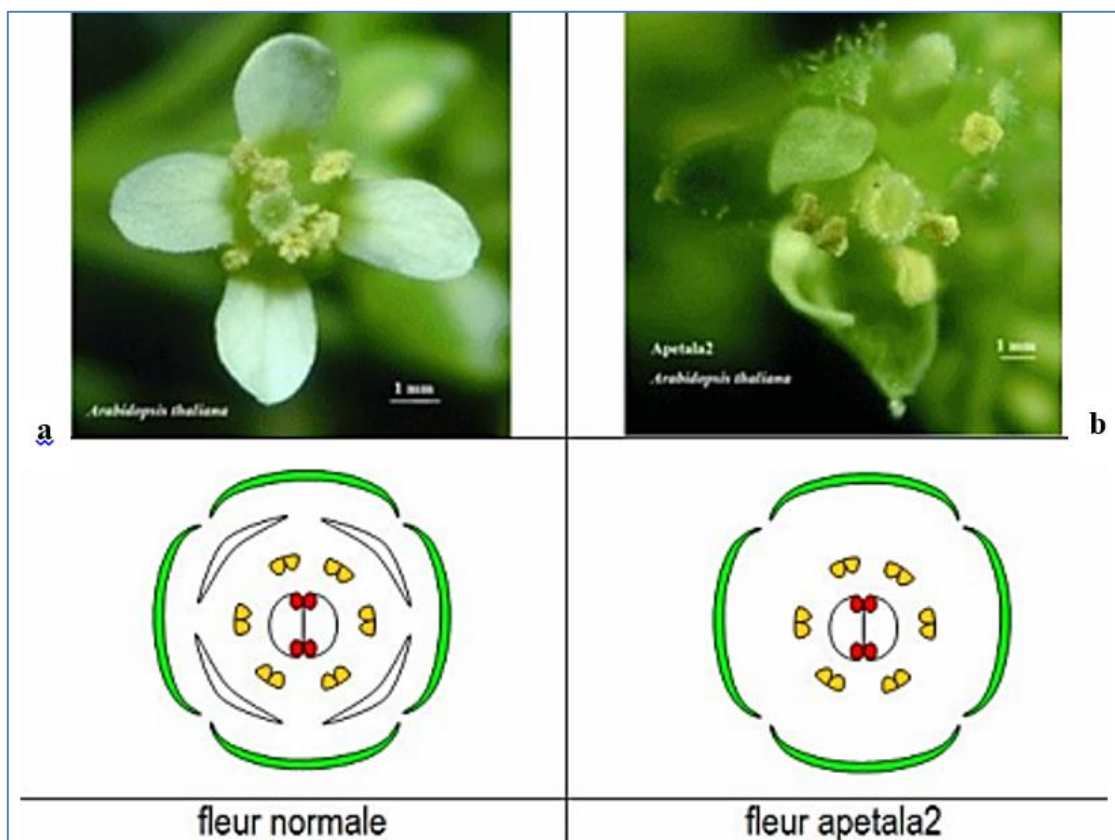


Figure 23. Fleur et diagramme florale d'*Arabidopsis thaliana* sauvage (a) et du mutant *Apetala 2* (b) observé à la loupe binoculaire.

- Les mutants ou de classe B comme *Pistillata* (pi) ne possèdent ni pétales, ni étamines, cette mutation correspond à une transformation homéotique des pétales en sépales et des étamines en carpelles. On observe alors une structure en verticilles de type S-S-C-C (**Fig.24a**).
- Le mutant *Agamous* (ag) correspondant aux mutants de la classe C, possède uniquement des pièces stériles sépales et pétales. La structure est de type S-P-P-S (**Fig.24b**).

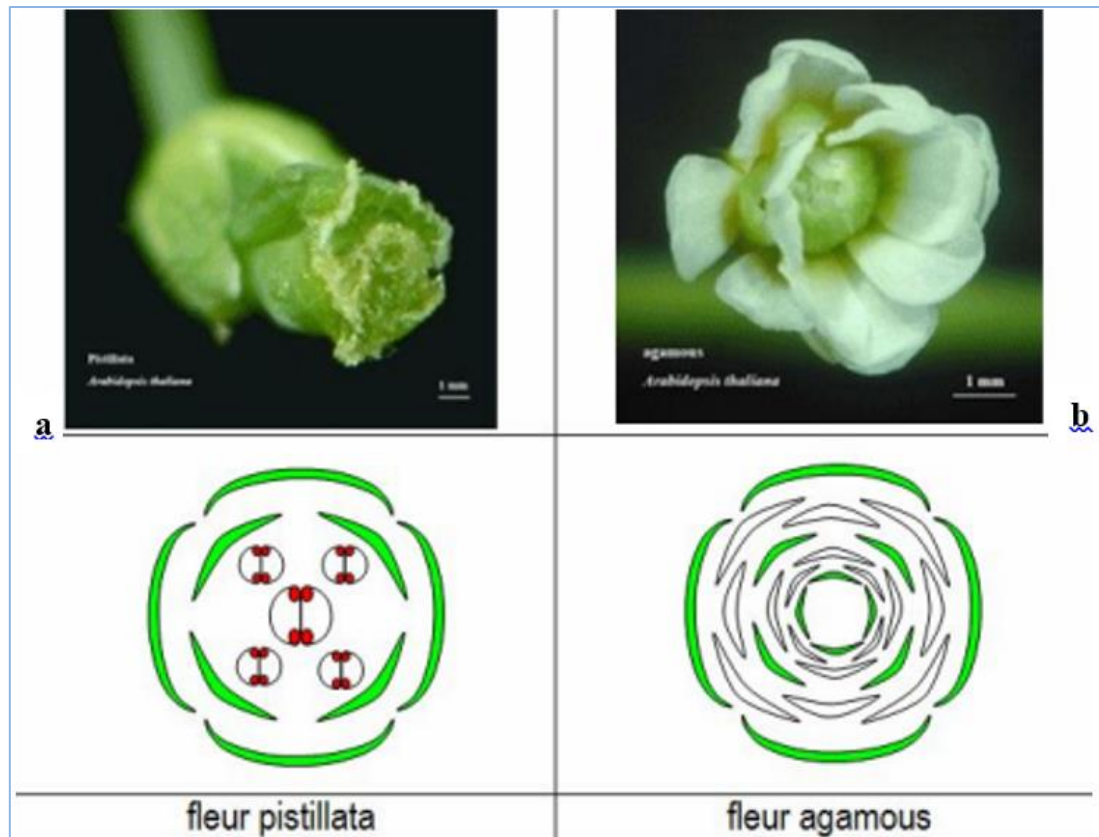


Figure 24. Fleur et diagramme florale des mutants Pistillata (a) et Agamous (b) d'*Arabidopsis thaliana* observés à la loupe binoculaire.

Ainsi, dans la deuxième catégorie de mutants, il semble qu'une fonction ait disparu au niveau des deux verticilles centraux, fonction qui permet en temps normal la mise en place des Pétales et des Etamines. Il s'agit bien d'une conversion homéotique puisqu'aucun organe n'a disparu mais seule leur identité a été modifiée. Par ailleurs, les mutants des premières et troisièmes catégories sont systématiques et complémentaires, ce qui a suggéré l'action des facteurs dont les fonctions sont antagonistes.

4.3. Etablissement d'un modèle du déterminisme de l'identité des organes floraux

L'organisation florale est contrôlée par des gènes du développement. Le fonctionnement de la fleur permet le rapprochement des gamètes entre plantes fixées.

L'ensemble des observations suscitées ont conduit à l'élaboration d'un modèle impliquant l'action de trois classes de gènes, nommés A, B et C, qui agissent de façon combinée avec des fonctions distinctes au cours du développement floral. Leur mode d'action est représenté sur la **figure 25** :

- L'activité A dirige la mise en place des Sépales.
- La combinaison des activités A+B détermine la formation des Pétales.
- La combinaison des activités B+C contrôle la formation des Etamines.
- L'activité C dirige la formation des Carpelles.

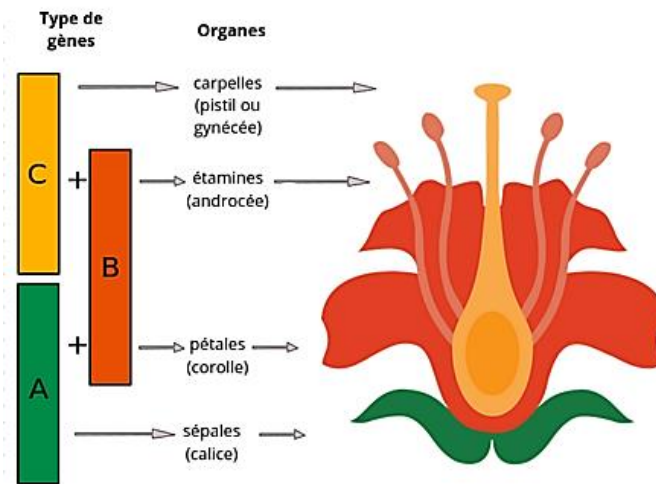


Figure 25. Interactions possibles entre différents gènes (A, B et C) du développement intervenant dans la morphologie florale.

Grâce à des études récentes, la représentation du réseau d'interaction de ces facteurs et de leur mode d'action séquentielle, dans le temps, lors de la construction des fleurs, commence à être ébauchée.

La transition florale implique la transformation d'un méristème végétatif indéterminé, capable en théorie de produire une infinité de nœuds et d'entre nœuds, en méristème floral déterminé où la croissance de l'axe s'achève lorsque la fleur est construite. Lors de cette transition, un des premiers événements est la synthèse des facteurs AP1 (produit du gène *Apetala 1* ou AP1) grâce à l'action directe du facteur FT considéré comme florigène, de façon à initier la formation des Sépales.

De même, on sait que l'action antagoniste de AP1 et AG (produit du gène *Agamous* ou AG) est dû à une fixation directe de la protéine AG par un gène AP1 afin de réprimer son expression.

Dès les premiers stades de l'ontogénèse florale, l'expression de AP1 est donc inhibée dans le centre du méristème floral afin qu'y soient construits uniquement les organes reproducteurs de la fleur.

4.4. Du modèle ABC au modèle ABCE

Toujours selon ce modèle, une expression ectopique de ces gènes au sein des tissus végétatifs devrait en théorie en résulter la formation d'une structure florale. Malheureusement, la co-expression de gène de la classe A et B s'est avéré incapable de modifier l'identité d'organes végétatifs. Donc, si les gènes ABC sont nécessaires pour la construction de la fleur, ils ne sont pas suffisants : il est indispensable qu'un contexte floral soit préétabli pour qu'ils puissent être efficaces.

C'est dans les années 2000 que le modèle ABC a pu être complété avec l'identification des protéines *Sepallata* (SEP) dont la présence dans l'ensemble des verticilles est nécessaire pour construire les organes floraux. Il fallut donc ajouter au modèle ABC, le gène de la classe D et E nécessaires respectivement aux ovules et dont l'activité combinée permet de déterminer l'identité des organes floraux (**Fig.26**) ainsi que la stabilisation des verticilles floraux.

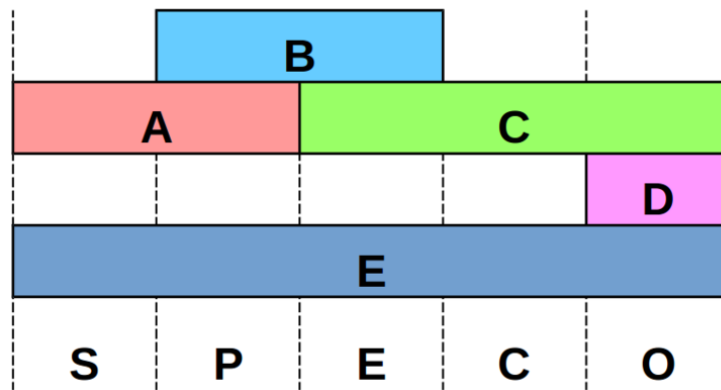


Figure 26. Modèle ABCDE.

S : Sépales, P: Pétales, E: Etamines, C: Carpelles, O: Ovules

5. Formation des organes reproducteurs de la fleur des Angiospermes

5.1. Gamétophyte femelle : Sac embryonnaire

5.1.1. Formation de l'ovule et de la mégaspore fonctionnelle

Le sac embryonnaire désigne le gamétophyte femelle des Angiospermes, il est inclus dans l'ovule. Il est formé lors de la maturation de celui-ci.

Le début de formation d'un ovule est marqué par l'apparition sur le placenta d'un renflement tissulaire arrondi qui évolue pour constituer le nucelle. Parallèlement, au centre du très jeune nucelle, se différencie une cellule particulière qui correspond à la cellule mère de l'archéospore.

Au fur et à mesure du développement du nucelle et de la formation du premier tégument interne de très jeune ovule, cette cellule augmente de taille pendant que se forme le second tégument externe, la cellule mère de l'archéospore subit une mitose, pour former deux cellules:

- Une cellule supérieure, appelée cellule pariétale qui subira plusieurs mitoses successives pour donner plusieurs couches de cellules qui seront évacuées vers le nucelle qui augmentera de volume.
- Une cellule inférieure, cellule mère des mégaspores appelée archéospore, qui subit une méiose (division réductionnelle) à l'issue de laquelle les quatre mégaspores haploïdes sont formées.

Pendant que les deux téguments interne et externe finissent leur développement, trois des quatre mégaspores dégénèrent et disparaissent, il ne reste qu'une seule mégaspore (fonctionnelle) qui augmente de volume et sera à l'origine sac embryonnaire (**Fig.27**).

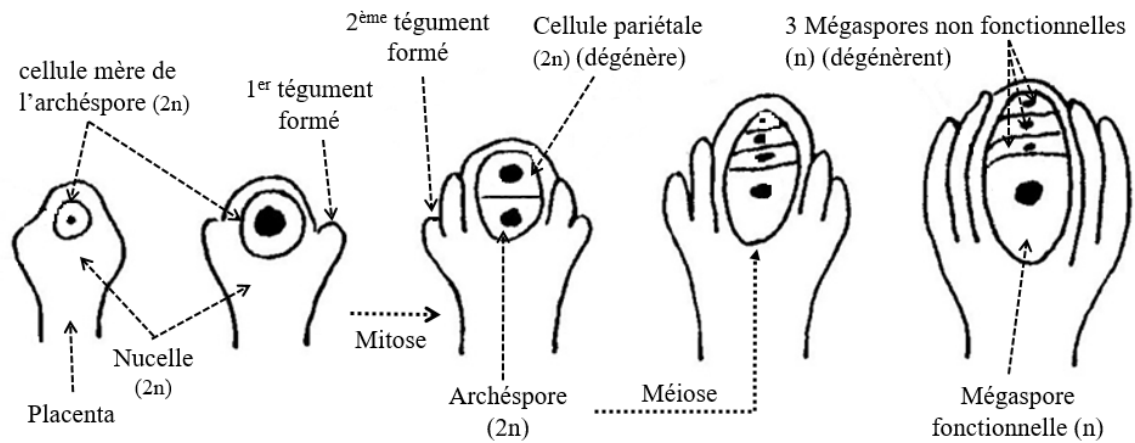


Figure 27. Formation de l'ovule et de la mégaspore fonctionnelle.

5.1.2. Formation du sac embryonnaire cœnocytyque

L'unique mégaspore fonctionnelle subit une première mitose sans cytotdièrèse (sans formation de membrane plasmique ni de paroi cellulaire), les deux noyaux fils se placent chacun à un pôle de la grosse cellule binucléé. Chacun des noyaux au niveau des deux pôles se divise encore une fois. Cette cellule haploïde contient donc à ce stade quatre noyaux non séparés, deux à chaque pôle (**Fig.28**). Une dernière mitose au sein de chacun des quatre noyaux aboutit à la formation du total des huit noyaux libres, contenus dans la grosse mégaspore, qui s'est alors transformée en sac embryonnaire coenocytique à huit noyaux.

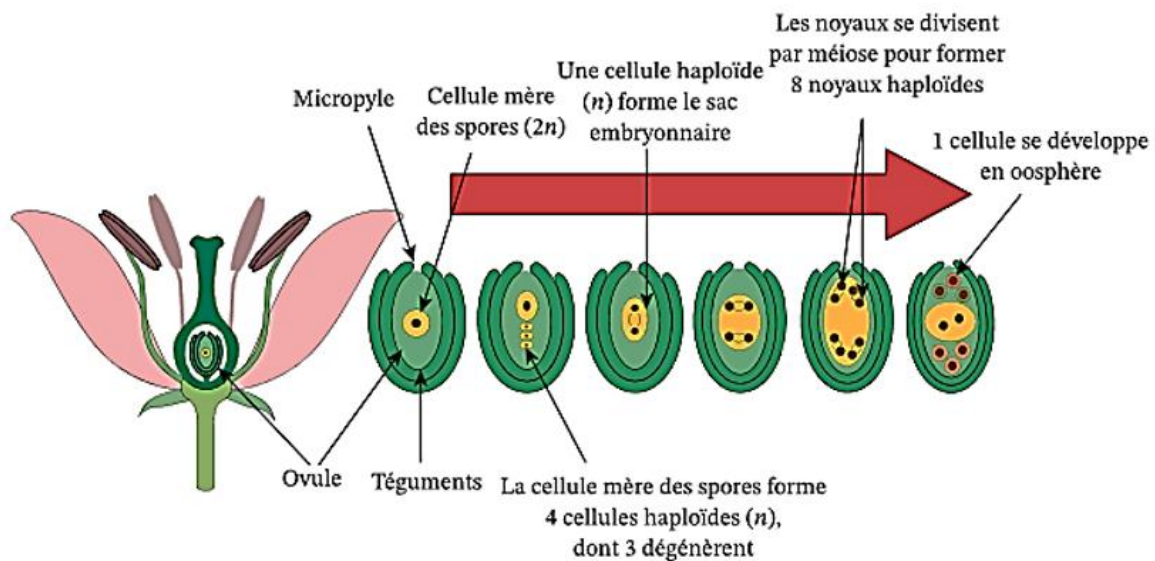


Figure 28. Processus de formation du sac embryonnaire coenocytique et de l'oosphère dans l'ovule d'une Angiosperme.

5.1.3. Formation du sac embryonnaire cellulaire

Les huit noyaux haploïdes formés dans le sac embryonnaire coenocytique sont répartis en deux lots égaux. À chaque pôle de chacun des deux lots (voir **Fig.19**), un noyau se déplace vers le centre du sac embryonnaire pour devenir les deux noyaux polaires, les six noyaux restants aux deux pôles (3 à chaque pôle) sont alors entourés de membranes plasmiques et de parois fines pectocellulosiques, le sac embryonnaire est alors devenu cellulaire.

5.1.4. Organisation de l'ovule mûr

L'ovule mûr des Angiospermes de taille réduite comparé à celui des Gymnospermes est constitué de (Fig.29) :

- deux téguments (constitués de cellules diploïdes), le tégument externe (la secondine) et le tégument interne (la primine).
- du micropyle, ouverture au sommet de l'ovule formé par le rapprochement du tégument interne.
- du nucelle (à cellules diploïde, tissu nourricier dans lequel se trouve le sac embryonnaire).
- du sac embryonnaire cellulaire mûr (à huit cellules haploïdes).
- du funicule (à cellules diploïdes à la base étroite de l'ovule, par laquelle celui-ci est relié au placenta).
- du hile, endroit précis où l'ovule est relié au funicule.
- la chalaze, au point précis où divergent les faisceaux cribro-vasculaires (F.C.V), qui irriguent l'ovule de part et d'autre du F.C.V venant du placenta en traversant le funicule.

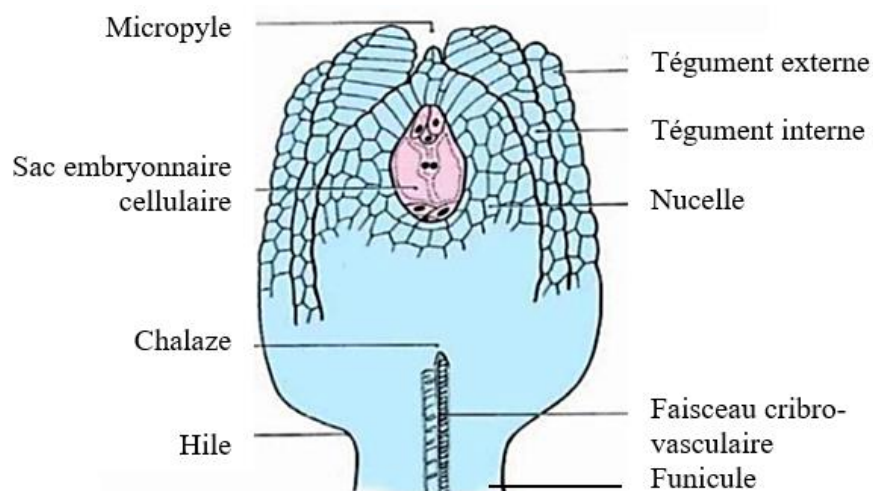


Figure 29. Schéma d'un ovule mûr (à sac embryonnaire cellulaire) d'Angiospermes.

5.2. Gamétogenèse mâle : la micro gamétogenèse

5.2.1. Organisation et déhiscence de l'anthere

La gamétogenèse mâle s'effectue dans l'étamine (Fig.30), au niveau de la jeune anthere après sa formation. L'anthere est la partie terminale de l'étamine qui renferme et produit le pollen, elle est fixée au filet soit par sa base, son milieu ou son apex.

Elle se compose de deux loges (thèques) contenant chacune deux sacs polliniques, qui, à maturité, sont remplis de pollen et s'ouvrent, généralement par déhiscence, pour répandre les grains de pollen à l'extérieur.

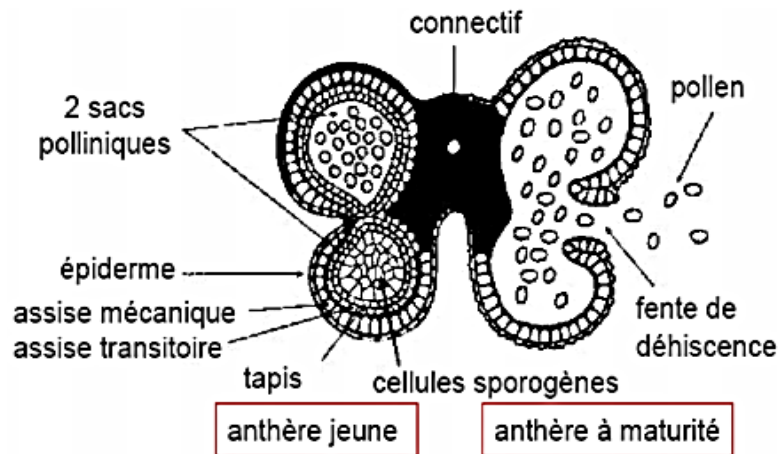


Figure 30. Schéma d'une coupe transversale d'une anthère.

5.2.2. Organisation du grain de pollen mûr

Il existe un rapport étroit entre l'ornementation du grain de pollen et le type de pollinisation (entomogame ou anémogame), ainsi qu'entre sa densité et les vecteurs polliniques intervenant dans la pollinisation. Dans le sac pollinique, la cellule mère des grains de pollen ($2n$) subit une méiose pour donner quatre cellules à n chromosomes (ou tétrades). Ces cellules vont subir une mitose interne « endomitose » pour donner chacune deux cellules inégales :

- Une grande cellule (**Fig.31**), avec un noyau central : c'est la cellule végétative, à rôle nourricier et intervient surtout dans la germination et l'allongement du tube pollinique sur le stigmate du gynécée. La cellule végétative est entourée par deux parois : l'intine : mince et surtout cellulosique alors que la couche externe : l'exine plus épaisse est constituée de sporopollénine (polymère lipidique) et de protéine (glycoprotéine). Cette paroi comporte des pores (ou apertures). Ce ne sont pas de véritables orifices : à ce niveau, l'intine est plus épaisse mais l'exine est plus discontinue et amincie.
- Une seconde cellule, de petite taille, au contact de la cellule végétative, entourée par une membrane plasmique et par sa propre paroi pectocellulosique et contenant un noyau : la cellule spermatogène ou reproductrice, qui donnera les deux gamètes mâles.

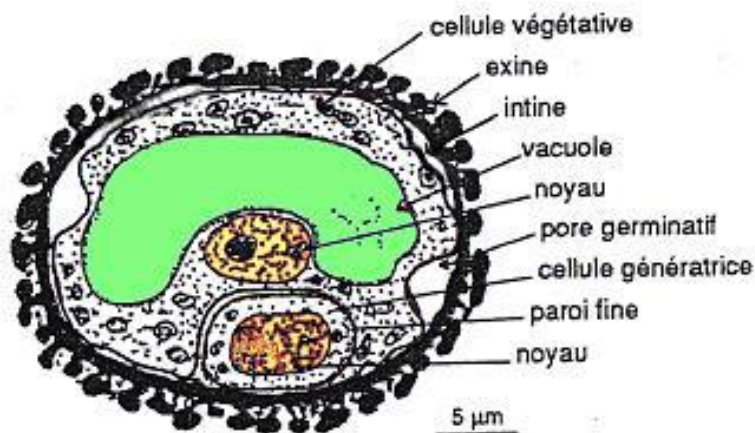


Figure 31. Structure d'un grain de pollen mûr bicellulaire.

5.2.3. Déroulement de la microsporogénèse

Le déroulement général de la microsporogénèse est relativement conservé chez l'ensemble des végétaux puisqu'il s'agit d'une simple méiose (Fig.32), mécanisme fondamental de la reproduction sexuée. La microsporogénèse consiste en la succession de deux divisions nucléiques à partir d'une cellule mère diploïde.

Une première division réductionnelle qui engendre deux cellules haploïdes dont les chromosomes comportent deux chromatides est suivie d'une seconde division équationnelle, équivalente à une mitose puisqu'elle sépare les chromatides de chaque chromosome.

Lors de la division réductionnelle, les échanges de matériel génétique peuvent survenir entre paires de chromosomes homologues (crossing-over) permettant un brassage génétique inter chromosomique. Ce brassage génétique complète celui engendré par les recombinaisons aléatoires des chromosomes homologues (brassage inter chromosomique). Les quatre cellules obtenues à la fin de la méiose sont appelées ici microspores.

Les microspores, séparées les unes des autres mais encore entourées de l'ancienne paroi du microsporocyte, vont ensuite se différencier en grains de pollen, gamétophyte mâle des plantes à fleurs. Les cellules du tapis de l'anthere vont alors sécréter de la callase, une enzyme digérant la callose, et libérant ainsi les microspores dans la loge pollinique.

Les microspores vont emmagasiner les réserves nécessaires à leurs futurs rôles dans la fécondation et, leur paroi accumule de la sporopollénine produite par les cellules du tapis. Ensuite, les microspores subissent une ou deux mitoses asymétriques donnant naissance à deux types de cellules au devenir très différent : la cellule végétative, la plus grande et la ou les cellules génératrices. La déshydratation des grains de pollen au sein de l'anthere marque leur maturité et leur entrée en vie ralentie.

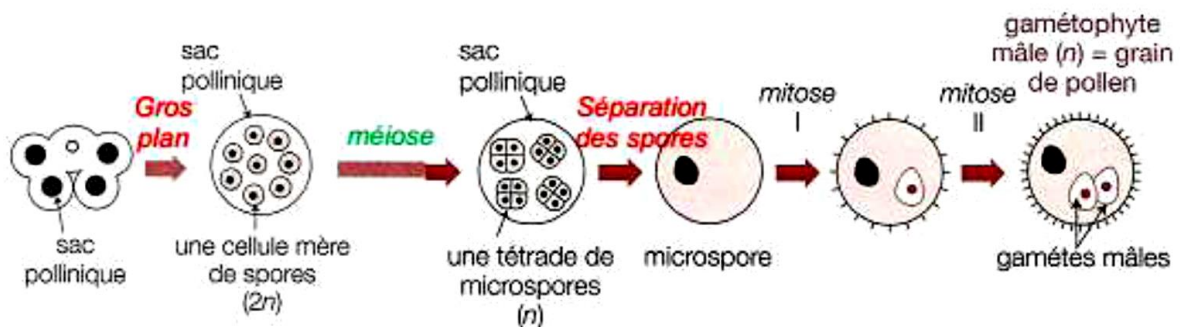


Figure 32. Etapes de formation du grain de pollen.

Les grains de pollen des Angiospermes diffèrent par leur taille, leur forme, leur ornementation, leur nombre d'apertures, la forme des apertures, et autres.

6. Pollinisation

À maturité les sacs polliniques fusionnent deux à deux pour donner deux loges polliniques qui s'ouvrent par les fentes de déhiscence et libèrent les grains de pollen. La pollinisation est le processus de transport du pollen (gamétophyte mâle) de l'étamine jusqu'aux stigmates (élément récepteur femelle), soit par autofécondation (pollen d'une fleur se dépose sur le stigmate de la même fleur) et c'est la pollinisation directe ou autogamie, soit par fécondation

croisée (le pollen d'une fleur se dépose sur le stigmate d'une autre fleur de la même espèce) et c'est ce qu'on appelle pollinisation croisée ou allogamie (**Fig.33**) permettant ainsi la fécondation de la fleur.

La pollinisation peut se faire, par le vent (anémophilie), par l'eau (hydrophile), par les animaux (zoophilie) ou par l'homme (manuelle). Dans le cas de la zoophilie, les agents (animaux) impliqués le plus souvent sont des insectes (pollinisation entomophile), parfois des oiseaux (pollinisation ornithophile).

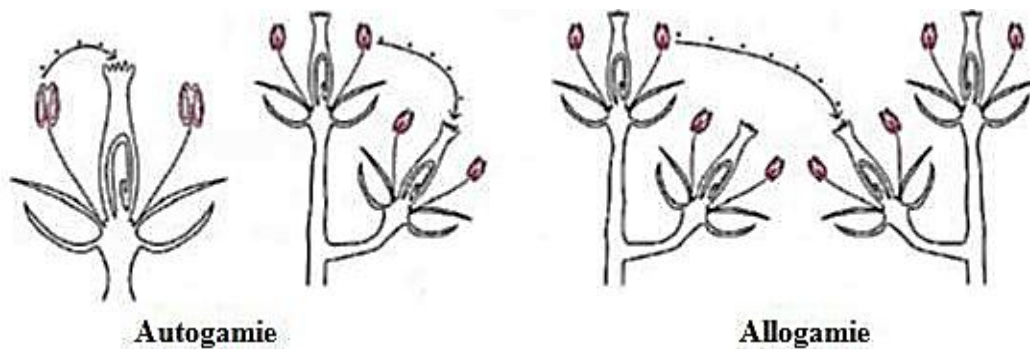


Figure 33. Les différents types de pollinisation.

7. Double fécondation

La double fécondation caractérise les Angiospermes. Elle entraîne la formation d'une graine et d'un tissu de réserve, l'albumen ($3n$).

7.1. Déshydratation du grain de pollen

Avant sa dissémination, juste avant l'ouverture de l'anthère et selon les espèces, le grain de pollen perd sa teneur en eau. Cette déshydratation partielle le prépare au stress environnemental lors de la dispersion et lui confère une quiescence momentanée.

7.2. Capture du grain de pollen par la plante hôte

Au contact des papilles stigmatiques, le stigmate émet des exsudats (mucus adhésif glycoprotéique de nature mucilagineuse) qui permettent au grain de pollen de se réhydrater préalablement avant sa germination, une différence de pression osmotique induit un mouvement de l'eau des tissus stigmatiques vers le pollen.

À son contact, le grain de pollen se réhydrate, ce qui augmente la turgescence de la cellule végétative et tend à produire des excroissances au niveau des ouvertures, zones de moindre résistance. Une seule excroissance perdure et est à l'origine du tube pollinique. En entrant dans le pistil, le tube pollinique interagit avec la matrice interstitielle (tissu de transmission) et secrète des enzymes digestives qui lui permettent de se frayer un passage entre les cellules du tissu de transmission. Il se sert de ce matériau digéré comme nutriments pour construire ses propres parois cellulaires et d'autres constituants de ses cellules nécessaires à son allongement jusqu'à l'ovule.

Le tube pollinique est guidé dans sa progression par des interactions entre sa paroi et celle des cellules du tissu de transmission. L'orientation du tube pollinique implique des molécules du tissu de conduction (style) : les vitronectines. Ces dernières se lient spécifiquement à des récepteurs membranaires du tube pollinique : les intégrines et entraînant une réorganisation du cytosquelette du tube pollinique.

Les intégrines sont des récepteurs d'adhésion cellulaire ou protéines transmembranaires dont l'une des extrémités interagit avec des protéines de la matrice extracellulaire du tissu de transmission styloïde (les vitronectines). L'autre extrémité agit avec des constituants intracellulaires notamment des molécules de signalisation. Des hormones végétales comme les auxines sont les plus concentrées dans les parties parcourues par la progression du tube pollinique. Elles pourraient participer à la germination puis à la croissance de celui-ci dans le pistil.

Une protéine appelée SCA (Stigma-Style-Cysteine-rich-Adhésine) (stigma/style cysteine-rich-adhesin) est synthétisée le long du cheminement de celui-ci pour le lier aux parois du tube pollinique et favoriser son adhésion. Le guidage du tube pollinique est assuré par le funicule et le micropyle. Un signal venant des synergides pourrait signifier au funicule d'être réceptif au tube pollinique, le mécanisme reste inexplicé.

Le GABA (Gamma-Amino-Butyric-Acid) est déterminant du guidage du tube pollinique vers l'ovule. La concentration maximale en ce composé est atteinte au niveau du micropyle. Une protéine EA1, sécrétée dans le micropyle a été identifiée comme signal attractif du tube pollinique. Des polypeptides comme CRPs (Cysteine-Rich-Polypeptide) et LUREs (Acronyme orphelin) identifiés comme dérivés des synergides provoquent une attraction du tube pollinique. Un gène appelé CCG (Central Cell Guidance) joue aussi un rôle clé, car s'il n'est pas exprimé, le tube pollinique ne rentre pas dans le micropyle.

Le rôle des synergides est prépondérant dans la décharge du tube pollinique. Ce dernier est formé de trois zones : une zone distale riche en vacuoles et obturée par un bouchon de callose qui permet de maintenir une certaine pression osmotique et une zone médiane caractérisée par la présence de noyaux végétatifs et reproducteurs constituant l'unité germinale mâle (formée d'un ensemble reliant les deux anthérozoïdes associés par leurs membranes plasmiques au noyau végétatif plurilobé, par l'intermédiaire d'une expansion cytoplasmique de l'un des anthérozoïdes).

Une des deux synergides du sac embryonnaire dégénère. À son contact, la pression de turgescence du tube pollinique augmente et le pore apical, véritable zone de moindre résistance éclate, provoquant la décharge du contenu du micro-gamétophyte. Le gène responsable de l'attraction du tube pollinique par les synergides est le My B98. L'anthérozoïde le plus riche en chloroplastes fusionne avec l'oosphère (**Fig.34**) et le plus riche en mitochondries avec les deux noyaux polaires (cellule centrale). Les noyaux reproducteurs semblent dépourvus de cytoplasme.

7.3. Développement de l'embryon

De la fusion d'un gamète mâle riche en chloroplastes avec un oosphère, il en résulte une cellule diploïde : le zygote, qui sera à l'origine d'un nouvel individu. La première division du zygote est transversale. Des deux cellules formées, celle qui est tournée vers l'intérieur du sac embryonnaire est dite terminale ou apicale, l'autre basale.

La cellule apicale est d'abord divisée par deux cloisons longitudinales perpendiculaires l'une à l'autre, ce qui donne un quadrant qui sera transformé en un octant par l'établissement d'une paroi transversale. Les quatre cellules apicales de cet octant fourniront l'apex de la tige et les cotylédons, les quatre autres l'hypocotyle (**Fig.34**). Au niveau de l'octant, des cloisonnements périnclines délimitent les territoires qui donneront l'écorce et la stèle.

La cellule basale, qui subit tout d'abord un certain nombre de cloisonnement transversaux, édifiera un suspenseur de six à dix cellules ainsi que les initiales de l'écorce, de la racine et de la coiffe.

L'autre noyau spermatique (n) fusionne avec la cellule centrale contenant deux noyaux polaires dans le sac embryonnaire ($2n$). Cela forme le noyau de l'albumen (l'œuf accessoire), qui est maintenant décrit comme triploïde ($3n$) (**Fig.34**) dont le rôle est de nourrir et entourer l'embryon en développement pour former ensuite une partie de la graine.

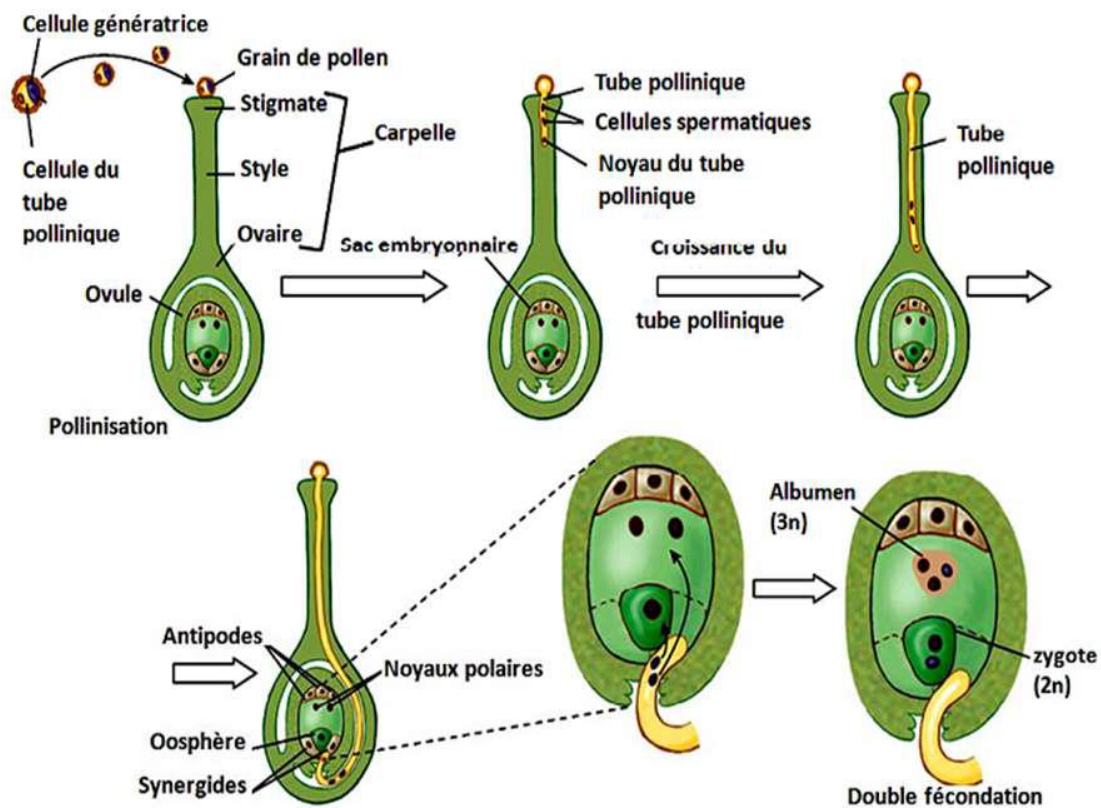


Figure 34. Processus de la double fécondation chez les Angiospermes.

8. Fruits et Graines

8.1. Fruits

8.1.1. Formation du fruit

Le fruit résulte de la transformation du pistil (gynécée) (**Fig.35**) de la fleur (Angiospermes) après double fécondation des ovules. Les ovules se transforment en graines. La paroi du gynécée devient la paroi du fruit, après fécondation. Le fruit protège la graine.

Après fécondation, certaines parties notamment le calice, le style et stigmate, les bractées florales, peuvent persister. Quelques fois, d'autres parties de la fleur contribuent à la formation du fruit : « les pseudo fruits » ou « les faux fruits ».

Le fruit peut se développer sans qu'il y ait fécondation, c'est le phénomène de parthénogénèse, qui aboutit à la formation de fruits parthénocarpiques (ex : fruits sans graines, de diverses variétés de fruits sans pépins : bananes, poire, orange). Les graines sont enfermées dans le péricarpe ou paroi du fruit, leur libération provient de la décomposition du fruit.

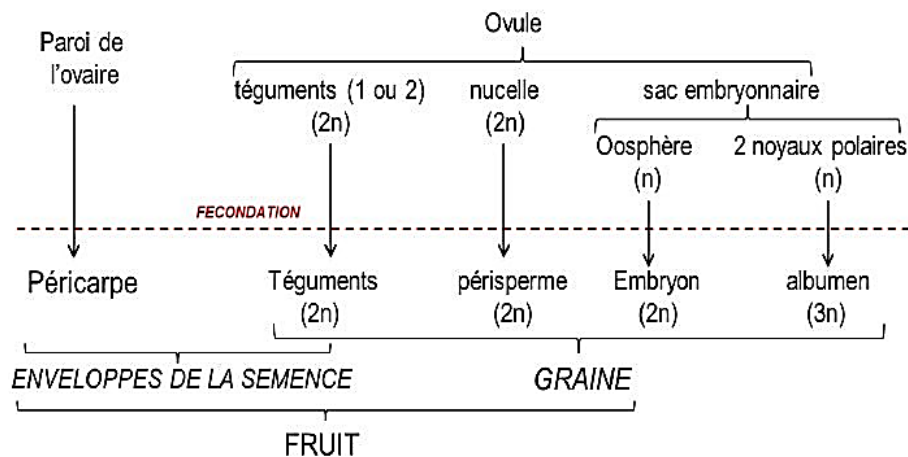


Figure 35. Passage de la fleur vers le fruit et graine.

8.1.2. Origine et structure du péricarpe

La paroi du fruit provenant de la paroi de l'ovaire après double fécondation des ovules constitue le péricarpe, celui-ci comprend trois parties : l'épicarpe, le mésocarpe et l'endocarpe (Fig.36).

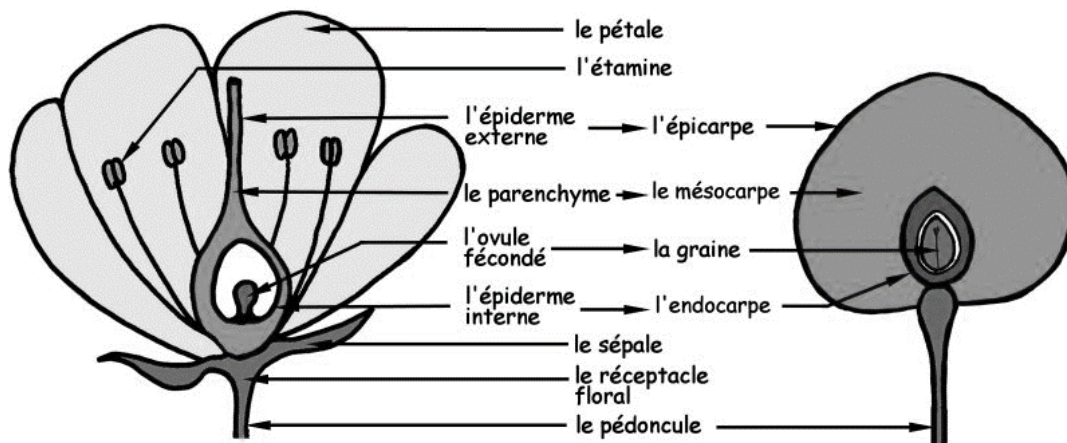


Figure 36. Transformation de l'ovaire en fruit et de la paroi de l'ovaire en péricarpe.

- **Épicarpe** (peau) : provient de l'épiderme externe de l'ovaire.
- **Mésocarpe** (chair), provient du parenchyme situé entre les épidermes supérieur (externe) et inférieur (interne) de la feuille carpellaire.

- **Endocarpe** : provient de l'épiderme interne de la paroi de l'ovaire (du carpelle) mais aussi parfois de la zone interne du mésocarpe.

8.1.3. Variétés des fruits

La variété des fruits est très grande. Leur classification fait intervenir plusieurs critères : soit qu'ils dérivent d'un seul ovaire (**Fig.37**) ou de plusieurs ovaires, soit qu'ils résultent de la transformation, avec la participation du réceptacle floral..., tels que :

- Les fruits simples : dérivant d'un seul ovaire (ovaire unique de la fleur).
- Les fruits multiples : qui dérivent d'un ensemble de carpelles de la même fleur.
- Les fruits composés : dérivent de plusieurs fleurs de la même inflorescence. Ils deviennent « faux fruits ou fruits complexes », quand ils font participer d'autres parties autres que les carpelles comme le réceptacle de la fleur ou de l'inflorescence, les bractées ou autres. Un faux fruit peut également dériver d'une seule fleur, à l'exemple de la pomme.

8.1.3.1. Fruits simples

a. Fruits secs

La maturation de ces fruits s'accompagne par la sclérisation des parois cellulaires et d'une dessiccation générale.

a₁. Fruits secs indéhiscent : ou akènes

Ce sont en général des fruits akénoïdes, monospermes et proviennent d'un seul carpelle. Ces fruits restent fermés. A maturité, ils ne libèrent pas leurs graines (la libération des graines se fait après décomposition de ces fruits), exemples :

- **Samares** (akènes ailés), chez le frêne : c'est un akène dont le péricarpe s'est prolongé latéralement par une aile membraneuse.
- **Nucule** : cas des glands de chênes (Fagacées). Il s'agit d'un akène dont le péricarpe est osseux.
- **Caryopse** : c'est un akène qui caractérise les graminées. La graine est intimement soudée au péricarpe.

a₂. Fruits secs déhiscent

Munis de fentes de déhiscence, ils s'ouvrent à maturité en libérant les graines. Ce sont des fruits capsulaires et dans la plus part des cas, ils sont polyspermes, exemples :

- **Gousse** : la gousse est un fruit caractéristique des Fabacées, elle dérive d'un pistil (ovaire) uniloculaire, de forme allongée, qui à maturité s'ouvre par 2 fentes de déhiscence : l'une suturale et l'autre suivant la nervure dorsale du carpelle.
- **Silique** : la silique est une capsule dérivant d'un ovaire à 2 carpelles soudés, qui se séparent par une fausse cloison. Ce fruit caractérise les Brassicacées (Crucifères).

b. Fruits charnus

Au cours de leur maturation, la disparition de la chlorophylle du fruit vert s'accompagne d'une accumulation d'acides organiques (ex : acide citrique des agrumes, acide tartrique du raisin, acide malique de la pomme,...) ou d'amidon (la banane), qui disparaissent

partiellement alors que la teneur en glucose et en saccharose croit et des pigments donnent aux fruits mûrs leurs couleurs caractéristiques (souvent des anthocyanes). À la fin de la maturation des fruits charnus, de l'alcool et des acides volatiles procurent aux fruits leur parfum.

b₁. Baie

L'ensemble du péricarpe (épicarpe, mésocarpe et endocarpe) est charnu. Ce sont généralement des fruits polyspermes (à plusieurs graines), comme le raisin, la tomate et autres. Il existe des baies monospermes (à une graine), comme la datte.

b₂. Drupe : fruits à noyaux

Les drupes sont des fruits charnus mais, dont l'endocarpe est dur et sclérifié (lignifié) ; le noyau de la drupe est un endocarpe scléreux ou cartilagineux enfermant la graine, exemple : l'olive, l'abricot, la pêche et autres.

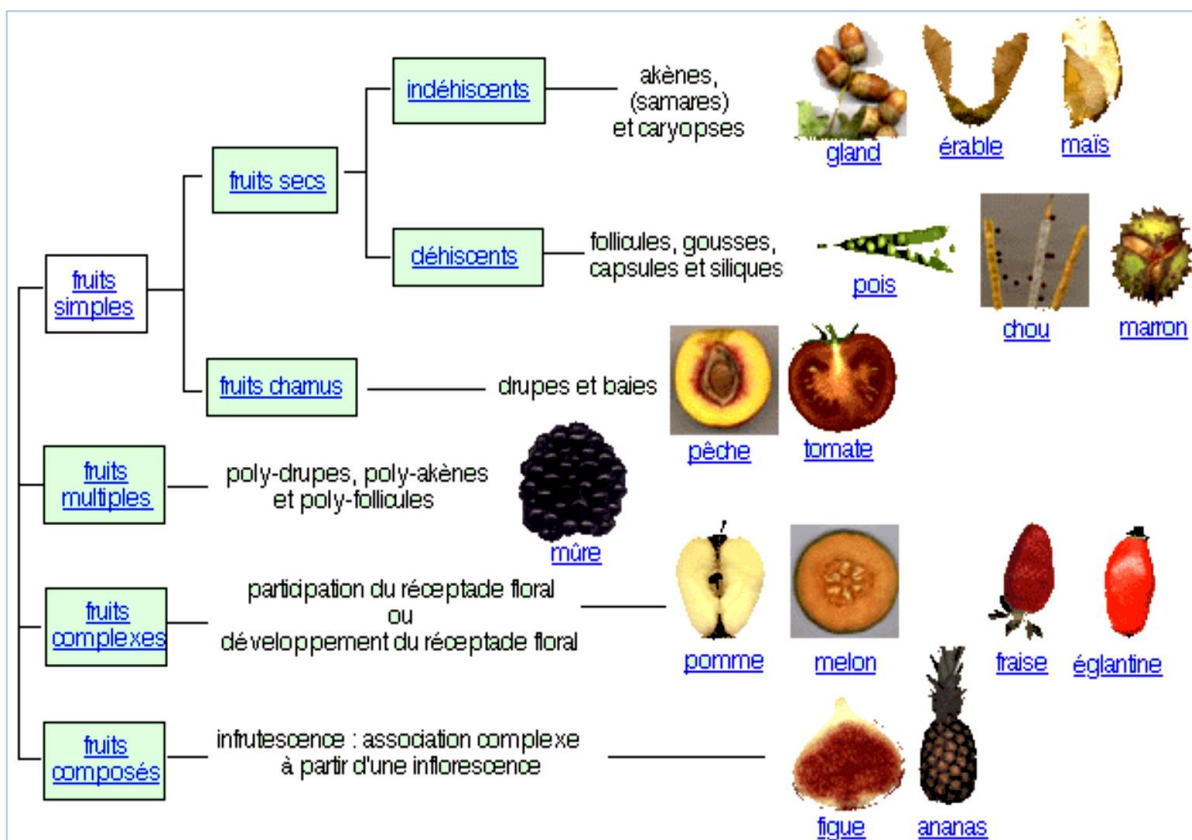


Figure 37. Les différents types de fruits caractérisant les Angiospermes.

8.1.3.2. Fruits multiples

Les fruits multiples sont formés à partir de nombreux carpelles libres d'une même fleur (gynécée dialycarpellé). Ce sont soit des poly-drupes, poly-follicules ou polyakènes, exemple : les framboises, les mûres.

8.1.3.3. Fruits composés

Ce sont des fruits qui résultent de l'association des fruits dérivés des fleurs de la même inflorescence, il s'agit d'une infrutescence, à l'exemple des figues, de l'ananas.

8.1.3.4. Fruits complexes : pseudo fruits ou faux fruits

Ce sont des fruits qui se forment avec la participation ou le développement du réceptacle floral, exemples : la pomme, le melon, la fraise.

Le « fruit » ne résulte pas de la transformation du pistil et peut avoir une origine plus complexe. Sa formation peut résulter soit de la transformation d'une autre partie de la fleur, le réceptacle floral (la pomme ou la fraise), la transformation d'une autre partie de la fleur, les carpelles, devenant des drupéoles.

8.2. Graines

Après double fécondation, l'ovule se transforme en graine pendant que les autres constituants de l'ovaire se transforment en fruits.

8.2.1. Constituants de la graine

La graine assure la dissémination de l'espèce. Elle est constituée de :

a. Episperme

L'unique tégument ovulaire (ou les deux), se transforment en téguments de la graine (après double fécondation), principalement par sclérification (lignification) des parois de ses cellules, tandis que celles-ci se vident de leurs contenus. Le tégument externe : « testa » assure sa protection mécanique, le tégument interne : « le tegmen » se résume à une fine pellicule.

b. Amande

L'amande est formée de l'embryon provenant du développement de l'œuf (zygote), accompagné de tissus de réserves. Elle est variée chez les Angiospermes.

- Elle est simple, si elle ne comprend que l'embryon.
- Elle est double, si l'embryon est accompagné d'albumen.
- Elle est triple, quand le périsperme (nucelle qui subsiste prolifère et s'enrichie de réserves) s'ajoute à l'albumen et l'embryon.

Les plantes dont les graines ne comportent qu'un seul cotylédon sont qualifiées d'Angiospermes Monocotylédones et sont également caractérisées par les nervures parallèles de leurs feuilles, comme chez les Graminées (blé, maïs, riz) ou les liliacées (lis, tulipe). Les plantes dont les graines comportent deux cotylédons sont qualifiées de d'Angiospermes Dicotylédones et sont également caractérisées par les nervures ramifiées de leurs feuilles.

8.2.2. Différents types de graines

Chez les Angiospermes, il existe trois types de gaines (**Fig.38**):

a. Graines exalbuminées

L'albumen formé par la double fécondation présente une croissance plus lente que celle de l'embryon, qui l'écrase et le digère, ex. le haricot.

b. Graines albuminées

L'albumen se développe plus vite que l'embryon et se charge de réserves. L'embryon est de petite taille et ne représente qu'une faible partie de l'amande, ex : le ricin.

c. Graines à périsperme

Contrairement aux deux autres cas précédents, le nucelle ne disparaît pas. Il s'hypertrophie (se développe d'avantage), en accumulant une grande partie de réserves de la graine. Il peut même éliminer complètement l'albumen, pas de cotylédons, pas d'albumen après fécondation, ex : graines du poivrier.

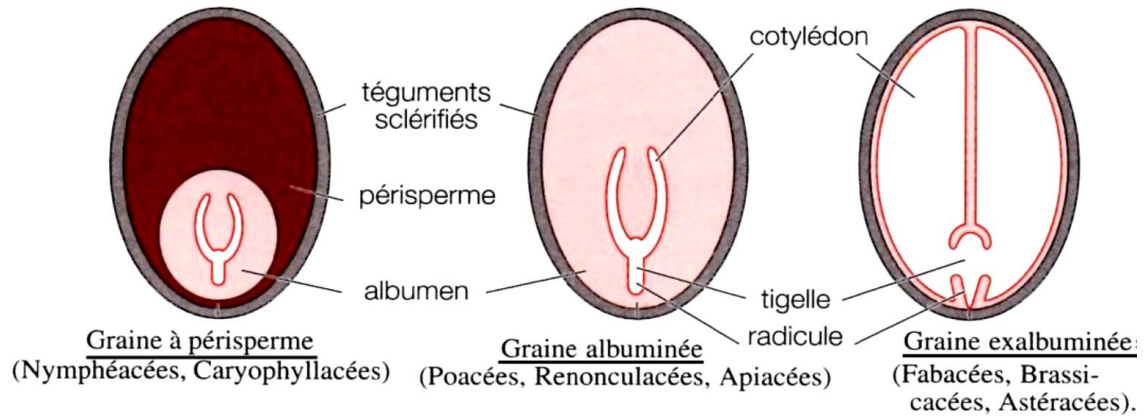


Figure 38. Différents types de graines caractérisant les Angiospermes.

Bibliographie

1. Bowman, J.L., Smyth, D.R., Meyerowitz, E.M.(1991). Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development*, 112:1-20.
2. Bowman, J.L., Smyth, D.R., Meyerowitz, E.M. (2012). The ABC model of flower development: Then and now. *Development*, 139:4095-4098.
3. Coen, E.S., Meyerowitz, E.M. (1991). The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 353: 31-37.
4. Dumas, C., Gaude, T., (1990). Pollen, gamètes et fécondation chez les Angiospermes. *Bulletin Société Botanique. Actualités Botanique, France*, 137(2): 87-95.
5. Jofuku, K.D., Boer, B.G.W.D., Montagu, M.V., Okamoto, J.K., (1994). Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *Apetala2*. *Plant Cell*, 6:1211-1225.
6. Gaceb-Terrak, R., Touam, D., Bouhired, L., Rahmania, F., Abdelkrim, F., Ouafi, S., Lothmani, K., Trabsi, S., AitKettout, T., (2016). Cours illustré de biologie végétale. Office des Publications Universitaires, 136p.
7. Guiraud, A.,Vandenbussche, M., (2012). Evolution et développement de la fleur. *Société de Biologie*, 206(1): 47-55.
8. Friedman,W.E., (2009).« The meaning of Darwin's 'abominable mystery». *American Journal of Botany*, 96(1): 5-21.
9. Gérard Dutruge, G., (2018). La reproduction des plantes à fleurs (Angiospermes) : de multiples stratégies pour coloniser l'environnement.
10. Le Guyader, H., (2022).À la recherche de la fleur ancestrale. *Pour la Science*, 531: 92-94.
11. Meyer, J.P., Becker, T.E., VandenBerghe, C., (2004).Employee Commitment and Motivation: A Conceptual Analysis and Integrative Model. *Journal of Applied Psychology*, 89(6): 991-1007.
12. Meyer, S.,Reeb, C.,BosdeveixMaloine, R., (2019).Botanique, biologie et physiologie végétales.
13. Müller, S., Zimmermann, F.K.,Boles, E., (1997). Mutant studies of phosphofructo-2-kinases do not reveal an essential role of fructose-2,6-bisphosphate in the regulation of carbon fluxes in yeast cells. *Microbiology(Reading)*, 143(9):3055-3061
14. Roland, J.C.,Roland, F.,El Maarouf-Bouteau, H.,BouteauDunod, F., (2001).Atlas de biologie végétale. Organisation des plantes à fleurs.
15. Spichiger, R.E.,Savilainen, V.,Fugeat, M.,Jeanmonod, D., (2016).Botanique systématique des plantes à fleurs. Presses polytechniques et universitaires romandes.
16. Thomson, B., Zheng, B., Wellmer, F., (2017). *Plant Physiol*, 173(1): 56-64.

Site consulté

<http://www-biology.ucsd.edu/labs/yanofsky/home.html>