Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 2. L'organisme, un système en interaction avec son environnement
>> Cours <<

Chapitre 12

Les Angiospermes et le passage de la mauvaise saison

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
2.4.2 Les Angiospermes et le passage de la mauvaise saison	Le but de ce chapitre est de montrer que le métabolisme des Angiospermes est influencé par les variations saisonnières des ressources. Le passage de l'hiver sera un «modèle» pour aborder cette idée, mais d'autres exemples sont possibles.
En climat tempéré, le fonctionnement d'une Angiosperme est rythmé par l'alternance des saisons.	- identifier les contraintes liées au passage de l'hiver par les Angiospermes (faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau)
La perception des saisons par l'organisme est liée aux signaux de photopériode et température.	- identifier les organes de résistance et leurs caractéristiques. **Lien** : travaux pratiques (TP 2.5. Les organes de réserves chez les Angiospermes)
La perception de ces signaux déclenche des réponses cellulaires et tissulaires qui synchronisent l'organisme avec les saisons :	- mettre en évidence l'action de la photopériode et des températures dans l'induction de réponses (floraison, chute des feuilles). - replacer dans le cycle des saisons les principaux états physiologiques du végétal.
- métabolisme réduit (vie ralentie, dormance).	- distinguer la vie ralentie de la dormance. **Limite** : les mécanismes précis d'entrée en dormance ne sont pas exigibles.
- mise en réserve.	- localiser les réserves végétales ; - mettre en lien la nature des réserves avec leur stabilité dans le temps ; - connaître un exemple de mise en réserve. **Lien** : 1.3.1 (chapitre 3. La synthèse des constituants moléculaires par les cellules eucaryotes)
- modifications protégeant le végétal durant l'hiver.	- décrire l'abscission foliaire et l'évolution des vaisseaux de sève : les interpréter comme un moyen de protection contre le gel.
- reprise de la vie active ;	- décrire les étapes de la reprise de l'activité de la plante au printemps à différents niveaux.
- floraison.	- montrer que la floraison nécessite des conditions de vie favorables. Lien : 3.1 (chapitre 14. La reproduction des Embryophytes : l'exemple des Angiospermes)

Introduction

Sous les **climats tempérés**, l'**hiver** est une **saison souvent défavorable** pour les **végétaux** où les **ressources environnementales** se **raréfient** (*alors que ce peut être la **saison sèche** dans les **climats tropicaux** où la contrainte majeure est alors souvent une sécheresse prolongée*).

Le **développement** et la **physiologie** des **organismes** sont alors **affectés**, ce qui suppose souvent une **activité intense** à la **belle saison**, et des **adaptations** permettant de passer la **mauvaise saison** en lien avec la **vie fixée**, caractéristique importante des **Angiospermes**.

Comment le fonctionnement et le développement des Angiospermes s'intègrent-ils dans le cadre des rythmes saisonniers (cas des climats tempérés) ?

Important !

*Ce chapitre suppose la **maîtrise de nombreuses connaissances** abordés dans d'autres parties du programme :*
- *Les connaissances de base sur **l'organisation végétale** (morphologie, anatomie, histologie) et leur **fonctionnement** :*
  - *Chapitre 11. Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée*
  - *TP 2.5. Morphologie, anatomie et histologie des Angiospermes.*
  - *Chapitre 5. Dynamiques métaboliques des cellules eucaryotes*
- *La connaissance des **modalités de développement végétal** :*
  - *Chapitre 18. Le développement post-embryonnaire des Angiospermes.*
- *La connaissance de la **reproduction des organismes végétaux** (y compris la **reproduction végétative**) ainsi que des **organes de réserve** :*
  - *Chapitre 14. La reproduction des Embryophytes : l'exemple des Angiospermes.*
  - *TP 2.7. Les organes de réserve chez les Angiospermes.*

Enfin, ce chapitre pourra être mis en lien avec l'enseignement d'écologie (chapitre 20. Les écosystèmes : organisation et fonctionnement).

I. La mauvaise saison, une période défavorable à l'activité qui suppose un passage sous forme d'organes de résistance

A. Les rythmes saisonniers, une contrainte environnementale à laquelle doivent faire face les Angiospermes

Capacité exigible	✓ **Identifier** les contraintes liées au passage de l'hiver par les Angiospermes (faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau).

- Une **alternance de saisons** qui impliquent une **adaptation** du **développement** et de la **physiologie** chez les **organismes végétaux**.

1. Le problème de l'hiver : faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau

- **L'automne** et surtout **l'hiver** sont fondamentalement ***défavorables à l'activité végétale*** (surtout l'**hiver**) en lien avec une **raréfaction de ressources utiles** :
  - faible **température** :
    - risque de **gel** et donc de **lésions cellulaires**,
    - **activité enzymatique ralentie**.
  - très faible **disponibilité en eau** si l'eau gèle (l'eau gelée étant inaccessible à la plante),
  - faible **luminosité**, **photopériode** courte ⇒ **photosynthèse difficile** à réaliser…
- On notera toutefois que le **passage de la saison favorable à la saison défavorable** n'est pas soudain mais **progressif** : les **Angiospermes** peuvent donc « **se préparer** » à cette **mauvaise saison** en développant des **organes** et/ou des **dispositifs** qui permettront de **résister** aux **conditions défavorables**.

On appelle **endurcissement (= acclimatation)** ***l'ensemble des processus morpho-anatomiques, cellulaires, biochimiques et physiologiques qui permettent de préparer des organes végétaux au passage de la mauvaise saison***. Sous nos latitudes, cet **endurcissement** intervient surtout en **automne** chez la plupart des espèces.

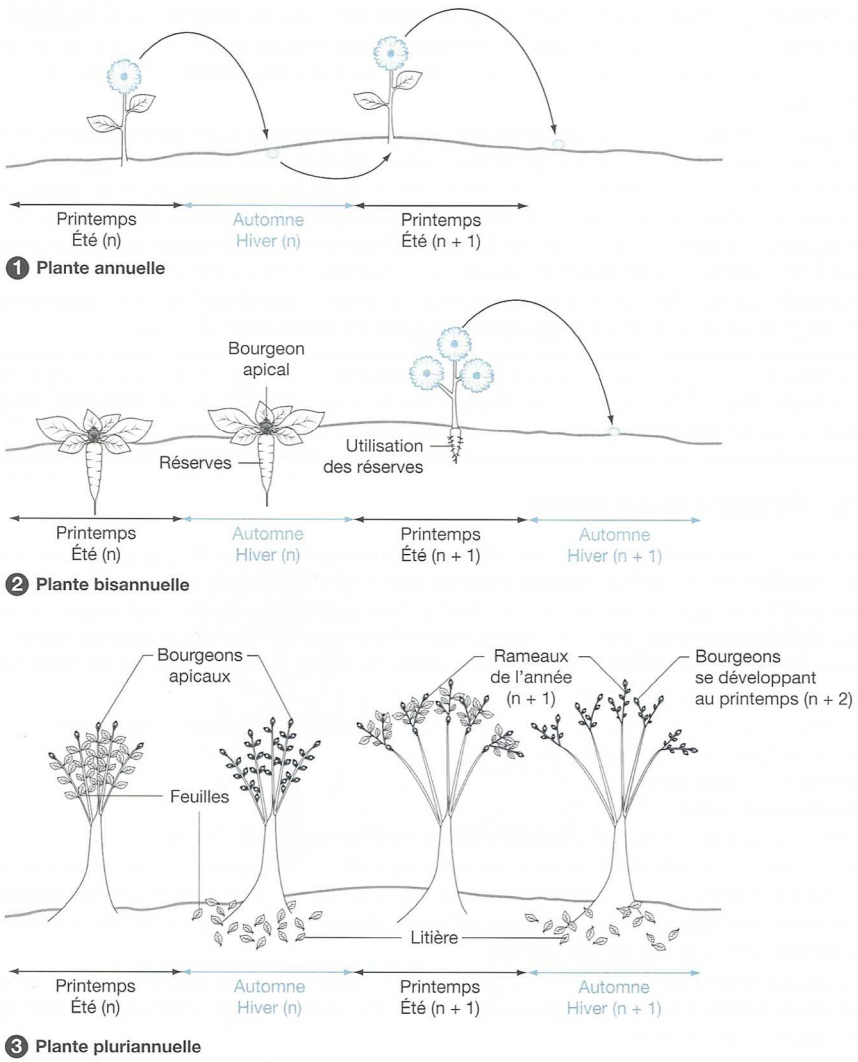
2. La saison favorable : forte photopériode, températures douces à élevés, disponibilité en eau (sauf sécheresse !)

- **Le printemps et l'été** sont ***favorables à l'activité végétale*** :
  - **températures douces** à **chaudes**,
  - **disponibilité en eau** accrue*,
  - **forte luminosité** et **photopériode longue** (propices à la **photosynthèse**)…

  ** Attention toutefois, en **été**, la **disponibilité en eau s'amenuise** et les périodes de **sécheresse** sont fréquentes.*

B. Des cycles de vie impactés par le cycle des saisons qui autorisent plusieurs modalités de passage de la mauvaise saison

Capacité exigible	✓ **Replacer** dans le cycle des saisons les principaux états physiologiques du végétal.



Cycle des plantes

***1**. Plantes annuelles. Les individus ne passent pas l'hiver, mais la descendance y survit sous forme de graines. **2**. Plantes bisannuelles. La première année, la graine donne naissance à une plante qui stocke des réserves dans des organes spécialisés. La seconde année, les réserves sont utilisées pour construire un appareil reproducteur avant que les feuilles ne se soient formées. L'individu survit un hiver et meurt l'hiver suivant, l'espèce le passe sous forme de graines. **3**. Plantes pluriannuelles. Moyennant quelques adaptations, l'appareil végétatif survit différents hivers successifs. La chute des feuilles et la formation de bourgeons dormants sont les adaptations les plus visibles.*

FIGURE 1. Cycles des Angiospermes. D'après BREUIL (2007).

- La **diversité des Angiospermes** est **importante** et il en va de même pour leurs **modalités de passage de la mauvaise saison**. On peut toutefois proposer quelques **pistes de classification**.

1. Trois types de cycle de développement : plantes annuelles, bisannuelles et vivaces (= pérennes = pluriannuelles)

- Signalons d'abord qu'une **Angiosperme** peut présenter (figure 1) :
  - un ***cycle de vie qui s'étale sur une année*** (**plante annuelle**) ;
  - un ***cycle de vie qui s'étale sur deux ans*** (**plante bisannuelle**) ; souvent, ces plantes **accumulent des réserves racinaires** ou **hypocotylaires** la **première année**, puis **fleurissent** et **produisent des graines** la **seconde année**.
  - ou ***un cycle de vie qui s'étale sur plusieurs à de nombreuses années*** (**plante vivace = pérenne**). L'**appareil végétatif** perdure donc en **hiver** (*ces plantes peuvent **fleurir** dès la **première année**, seulement la **deuxième** ou bien **après plusieurs années de croissance** – cas des arbres*).

2. Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904)

- En 1904, le Danois Christen RAUNKIAER (1860-1938) propose une ***classification des plantes, surtout les Angiospermes, en fonction des types d'organes de survie chez les Angiospermes et du positionnement des points végétatifs permettant la reprise de la vie active à la belle saison*** ; on parle de **types biologiques** (figure 2).

> Notez que RAUNKIAER, en lien avec ses origines, a pris en compte une **couche moyenne de neige d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur** en hiver qui **protège** les **bourgeons aériens** des **températures négatives** atmosphériques.

- Sa classification comprend **5 types fondamentaux** (figure 2).

a. Les phanérophytes (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur)

- Les **phanérophytes (arbres et arbustes)** sont les ***plantes dont l'appareil caulinaire perdure en hiver et où les bourgeons demeurent nettement au-dessus de la couche de neige.*** Ce sont des **plantes ligneuses vivaces**.

b. Les chaméphytes (buissons à bourgeons près du sol)

- Les **chaméphytes (buissons)** sont les ***buissons dont l'appareil végétatif perdure en hiver mais dont les bourgeons sont près du sol, protégés au sein de la couche de neige.*** Ce sont des **plantes ligneuses vivaces**.

c. Les hémicryptophytes (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol)

- Les **hémicryptophytes** (**plantes en rosettes** = **plantes « acaules »** = ***plantes avec une tige en plateau extrêmement courte***) sont les ***herbacées dont l'appareil végétatif aérien perdure à la mauvaise saison en étant constitué d'une rosette de feuilles insérées et regroupées très près du sol***. On y trouve des **herbacées bisannuelles** et **vivaces**.

> Une **mise en réserve** dans une **racine pivot** ou un **rhizome** est **fréquente** mais pas systématique chez ces organismes.

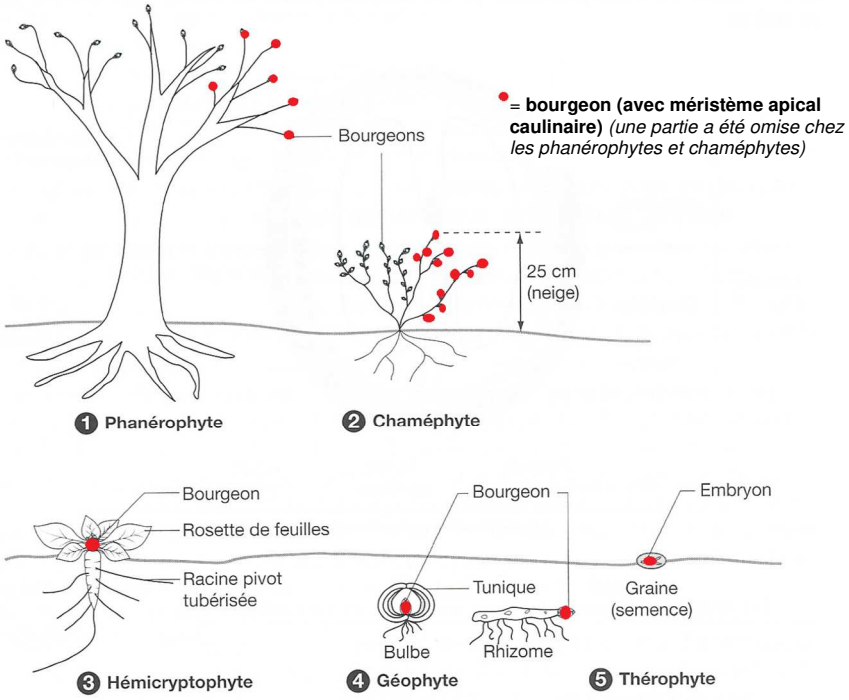
d. Les géophytes (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants

- Les **géophytes = cryptophytes** sont les ***herbacées dont l'appareil végétatif aérien ne perdure pas et qui demeurent sous forme d'organes de réserve souterrains*** ; on y trouve des **herbacées vivaces** et **bisannuelles**.

> **Attention aux pièges !**
> *Toutes les **plantes à organes de réserves souterrains** ne sont **pas toutes** des **géophytes** car il arrive que **l'organe souterrain ne perdure pas à la mauvaise saison** ! Ce sont alors des **plantes annuelles**, qui, puisqu'elles **ne perdurent qu'à l'état de graine**, seront à classer parmi les **thérophytes** (ex. Radis, certaines Carottes).*

e. Les thérophytes, plantes passant l'hiver seulement sous forme de graines

- Les **thérophytes** (**plantes annuelles**) ***passent la mauvaise saison seulement sous forme de graines***.



Types biologiques d'après la classification de Raunkiaer
1. Phanérophytes. Les bourgeons se situent au-dessus de la couche neigeuse. 2. Chaméphytes. Les bourgeons sont situés dans la couche de neige. 3. Hémicryptophytes. Les bourgeons sont au centre d'une rosette de feuilles. 4. Géophytes. Les bourgeons sont situés dans le sol. 5. Thérophytes. L'individu ne vit qu'un an, la survie de l'espèce est assurée par de nouveaux individus qui passent l'hiver sous forme de graines.

FIGURE 2. Principaux types biologiques de RAUNKIAER (1904). D'après BREUIL (2007).

3. Dans tous les cas : une temporalité du développement et du fonctionnement dictée par les rythmes saisonniers

- La figure 3 doit être connue (et comprise), le reste du chapitre permettant d'expliciter le **panorama** ainsi dressé. *La figure 4 est donnée pour illustration.*

a. Une saison favorable caractérisée par l'activité végétative, photosynthétique, reproductive et de mise en réserve

- Lors de la **belle saison**, on constate que les plantes :
  - **Croissent** et **se développent**,
  - Produisent de la **matière organique carbonée** par **photosynthèse** (et de la **matière organique azotée**) de manière importante,
  - Se **reproduisent** de manière **sexuée** : **floraison**, production de **semences**,
  - Mettent en place des **réserves organiques** (**graines** + pour les espèces concernées : **organes souterrains tubérisés**, **parenchyme libéro-ligneux**).

b. Un déclin des conditions favorables caractérisé par un endurcissement des structures persistantes, une mise en réserve qui peut se poursuivre et l'abscission foliaire chez beaucoup d'espèces ligneuses

- Lors de l'**arrivée progressive de la mauvaise saison**, on constate que les plantes :
  - Terminent la **mise en réserve** ainsi que la **production de graines**,
  - **Endurcissent certaines structures**, par exemple des **bourgeons** dont les cellules se mettent à produire des **substances anti-gel** ou dont les **enveloppes externes** sont **protégées** par des **revêtements cireux**. *Des **substances anti-gel** sont aussi souvent produites par les **appareils végétatifs persistants** également souvent accompagnés de **revêtements cuticulaires cireux** épais (feuilles des arbres sempervirents, appareil végétatif de certaines hémicryptophytes…).*
  - Procèdent à la **chute des feuilles** des **espèces caduques**.

Les espèces ligneuses : feuillage sempervirent (= persistent) vs. caduc (= décidu)

- Arbres, arbustes et buissons à **feuillage persistant (= sempervirent)** = ***qui perdure lors de la saison défavorable***,
- Arbres, arbustes et buissons présentent un **feuillage caduc (= décidu)** = ***qui ne perdure pas lors de la saison défavorable*** ; **cas majoritaire** chez les **Angiospermes**. On qualifie les espèces concernées de **caducifoliées**.

On appelle **abscission foliaire** le ***détachement du pétiole des feuilles d'avec la tige, ce qui conduit à la chute des feuilles***.

c. Une saison défavorable caractérisée par une quasi-cessation de l'activité physiologique et du développement

- Lors de la mauvaise saison, **l'activité de développement/croissance** tout comme **l'activité métaboliques** des **organes persistants** sont **interrompues** souvent quasi-totalement.
- ***Certaines plantes voient l'intégralité de leurs organes végétatifs mourir et disparaître, ne subsistant qu'à l'état de graines*** *: ce sont les **thérophytes***, comme nous l'avons déjà dit.

*On constate ici que le « **développement indéfini** » de la plante est une **notion à nuancer**, puisqu'il suppose la **survie du végétal**, laquelle n'est **pas assurée chez les thérophytes**.*
*D'autre part, même chez les **autres types biologiques**, ce développement est **interrompu** lors de la **saison défavorable**.*

d. Un retour des conditions favorables caractérisé par une reprise du développement et une mobilisation des réserves

- Le **retour des conditions favorables** est **détecté par la plante** et se manifeste par :
  - La **germination des graines**, avec **mise en place d'une plante adulte** qui poursuivra ensuite son **développement** et sa **croissance**
    Voir chapitre 18 (Développement post-embryonnaire des Angiospermes)
  - La **reprise du développement** des **organes persistants** :
    - **Débourrement** des **bourgeons aériens** (cas des **espèces ligneuses** notamment).
    - Reprise du **développement racinaire et caulinaire** chez les **hémicryptophytes** et **géophytes**.
  - Une **utilisation des réserves** conservées lors de l'hiver permettant de **produire l'énergie** nécessaire à cette **reprise d'activité**, en attendant que les **pousses feuillées** soient **suffisamment développées** pour que la **photosynthèse** reprenne le relai.

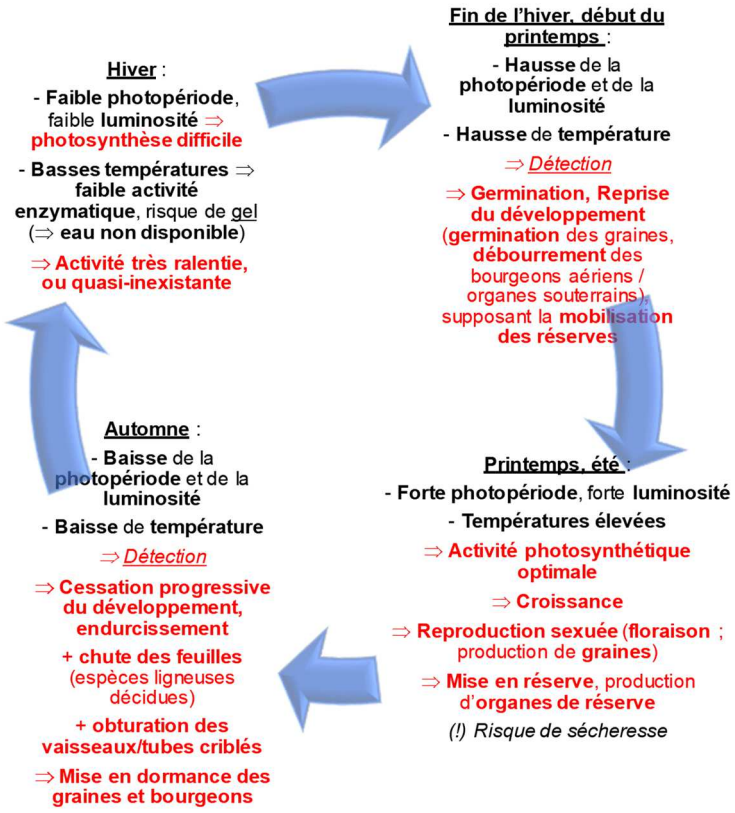
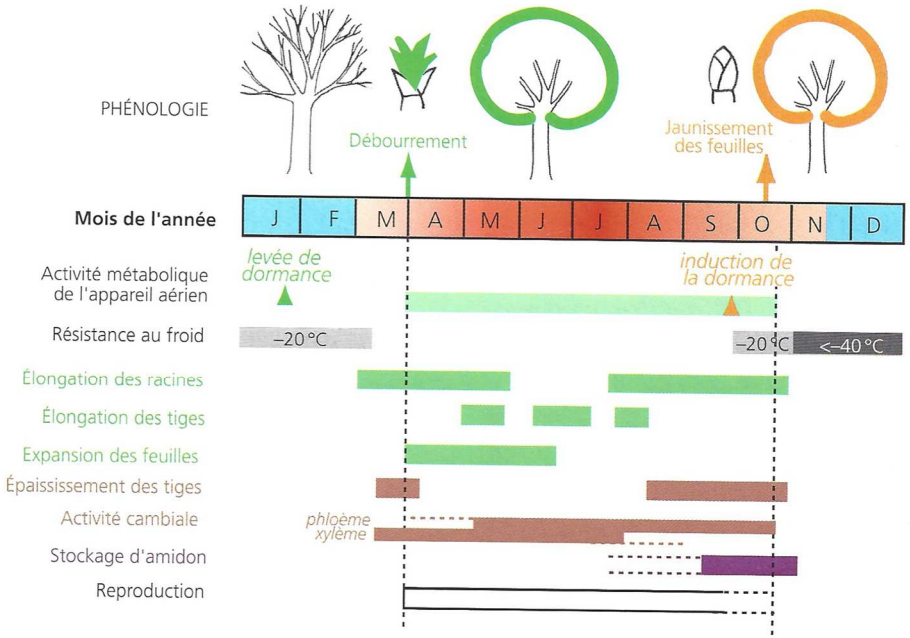


FIGURE 3. Cycle des saisons et vie des Angiospermes : une vue d'ensemble.
Cas d'un climat tempéré. *Original.* Cette figure est précieuse et doit être bien maîtrisée. Le reste du chapitre ne fait qu'expliciter les idées présentes ; il s'agit presque d'un schéma bilan (quoique dépourvu d'illustrations de structures, ou de mécanismes).



calendrier de l'activité d'un arbre décidu d'une forêt tempérée de l'hémisphère nord

Les saisons sont délimitées par les équinoxes (21 mars, 21 septembre) et les solstices (21 juin, 21 décembre). La durée du jour diminue du solstice d'été au solstice d'hiver, puis augmente jusqu'au solstice de l'été suivant. La température moyenne mensuelle augmente de mars à juillet et diminue ensuite.

FIGURE 4. Un exemple de temporalité saisonnière : cas d'un arbre à feuilles caduques de forêt tempérée [*pour information*]. D'après MEYER *et al.* (2008).

C. Un passage de la mauvaise saison permis par des organes de résistance

Capacité exigible	✓ **Identifier** les organes de résistance et leurs caractéristiques.

1. Les organes de réserve

- La **belle saison** permet de **mettre en réserve** des **substances organiques** (voir plus loin et voir TP 2.7.) qui seront **consommées lors de la reprise de la vie active** l'année suivante.

a. Les semences (présentes chez tous les types biologiques)

Revoir impérativement le **TP 2.7**

Penser notamment aux **tableaux de diagnose** à comprendre et maîtriser.

α. Notions de semence et de graine

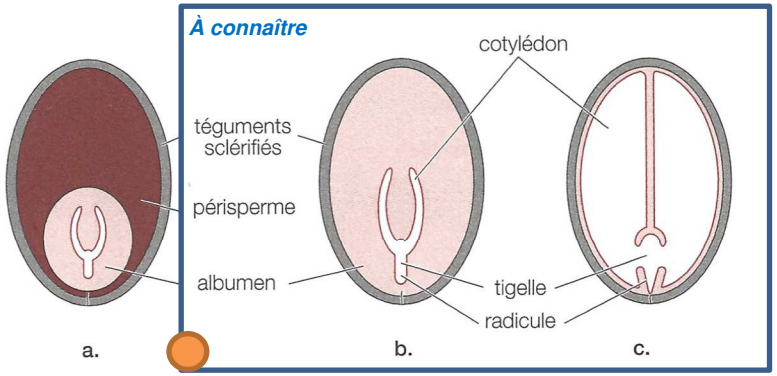
- Les **semences** désignent essentiellement (en biologie) ***les graines ou les caryopses***. **Toutes les Angiospermes** produisent évidemment des **graines** (tous les ans chez les **annuelles**, seulement la **deuxième année** chez les **bisannuelles**, après **plusieurs années** chez de **nombreuses plantes ligneuses**).

Agronomiquement ***toute structure qui peut donner un nouvel individu*** est appelée **semence**, y compris des **structures végétatives** comme des tubercules, bulbes…

- Les **graines** sont :
  - *surtout* des structures **porteuses d'un embryon**, jeune individu qui donnera une **plante adulte** suite à la **germination**.
  - des organes riches en **réserves** situés soit ***dans l'albumen*** (**graines albuminées**), soit ***dans les cotylédons*** (**graines exalbuminées**) (figure 5),
    *(!) On peut rappeler la **diversité des réserves** possibles : existence de **graines amylacées**, **oléagineuses**, **protéagineuses**… Les réserves peuvent être parfois **combinées** mais on note souvent une **dominante**.*
  - des structures **déshydratées**,
  - des organes **protégés** par un **tégument**,
  - des structures en **vie ralentie**,

β. Deux grands types de graines en fonction de la localisation des réserves : graines albuminées *vs.* exalbuminées

- Rappelons qu'on peut distinguer les **types de graines** suivants (figure 5-b-c) :
  - Les **graines albuminées** comme celle du Ricin. ***L'albumen y est développé et constitue le tissu de réserve***. *Le nucelle a disparu.*
  - Les **graines exalbuminées** comme celle des Fabacées. ***Les réserves sont localisées dans les cotylédons, transformés en tissus d'accumulation***. *L'albumen et le nucelle ont été consommés par le développement embryonnaire.*



Différents types de graines.— a. Graine à périsperme (Nymphéacées, Caryophyllacées). **b.** Graine albuminée (Poacées, Renonculacées, Apiacées). **c.** Graine exalbuminée (Fabacées, Brassicacées, Astéracées).

FIGURE 5. Typologie des graines. D'après KLEIMAN (2001).

*Vous devez savoir **schématiser simplement ces deux types de graines** mais aussi **représenter plus précisément** et **diagnoser** les **échantillons vus en en TP**.*

- Pour information, il existe un **troisième type**, beaucoup plus **rare** (figure 5-a) :
  - Les **graines à périsperme** sont des ***graines chez lesquelles le nucelle n'a pas été complètement digéré et forme un tissu de réserve***, le **périsperme**.
    *Le périsperme peut être le **seul tissu de réserve** ou bien **cohabiter avec l'albumen** (cas le plus fréquent, comme dans la graine de Poivrier).*

b. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes

Voir le **TP 2.7** pour les **modalités du stockage**, les **caractéristiques morpho-anatomiques détaillées** de chaque type de **structure de réserve** et le détail des **substances stockées**

Savoir reconnaitre un organe de réserve

Un organe de réserve est un organe renflé :

– *s'il ne porte pas de bourgeon* mais des traces éventuelles de racines de petite taille, c'est un tubercule racinaire (ex. Carotte, Betterave ou Radis) ;

– *s'il porte des feuilles réduites et des bourgeons*, c'est un tubercule caulinaire (ex. tubercule de Pomme de terre). Ce sont des tiges souterraines hypertrophiées qui ne survivent pas plus d'un an ;

– *s'il porte des feuilles réduites à des écailles, des nœuds ou des bourgeons*, c'est un rhizome (ex. rhizome de Gingembre, Iris et Sceau de Salomon). Ce sont des tiges souterraines vivaces ;

– *s'il dispose de feuilles modifiées (tuniques) et d'une tige courte (plateau)*, c'est un bulbe (ex. bulbe d'Oignon ou de Tulipe). Ce sont des pousses souterraines verticales.

Le stockage des réserves entraine des modifications profondes de l'organisation de l'appareil végétatif, qui rendent parfois difficile l'identification des tiges et des racines. Soyez attentifs aux différents indices, et en particulier à la présence de bourgeons.

Erreur à éviter

Attention, « légume » est uniquement un terme culinaire, il ne représente pas un type d'organe végétal, au contraire des « fruits ». Certains « légumes » sont d'ailleurs des fruits (ex. tomate, avocat, courgette…).

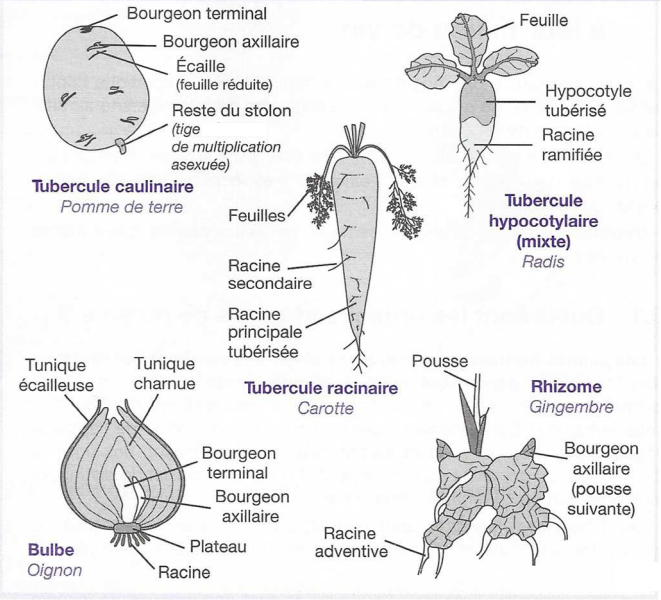


FIGURE 6. Organes de réserves végétatifs. D'après DENŒUD *et al.* (2014).

TABLEAU I. Diversité des organes de réserve avec quelques exemples marquants pour chaque type (incluant les semences).

Document J. SEGARRA (TB2, ENCPB – Lycée Pierre-Gilles de Gennes, Paris 13).

Les exemples en rouge sont traités en TP (TP 2.7.).

Attention à certaines plantes parfois annuelles (Radis, certaines Carottes…) ici présentées comme bisannuelles.

Partie de la plante ou organe accumulant des réserves	Nature de l'organe ou du tissu	Exemples	rythme de développement (au regard des exemples)
racine (essentiellement)	tubercule racinaire	carotte salsifi, panais betterave sucrière	plantes bisannuelles
		dahlia	plante vivace
racine + hypocotyle	tubercule mixte hypocotylaire	radis betterave rouge betterave fourragère	plantes bisannuelles
racine + hypocotyle + tige		céleri-rave	plantes bisannuelles
tige	tubercule caulinaire	pomme de terre topinambour glaïeul	plantes vivaces
		chou-rave	plantes bisannuelles
	rhizome	gingembre sceau de Salomon muguet	plantes vivaces
feuilles	bulbe	oignon	plantes bisannuelles
		ail tulipe	plantes vivaces
graines → cotylédon graines → albumen		haricot, pois blé ricin	plantes annuelles plantes annuelles plante vivace

- Les **organes de réserve végétatifs** sont fondamentalement des ***organes renflés (= épaissis) et hypertrophiés dont les parenchymes sont gorgés de réserves***.
- Ces organes peuvent être (figure 6, tableau I) :
  - Des ***structures renflées massives dérivant de tiges ou de racines***, les **tubercules**. On les qualifiera en fonction de leur origine :
    - **Caulinaire** ***s'il dérive de la tige*** (plutôt l'**épicotyle***).
    - **Hypocotylaire** **s'il dérive de la partie hypocotylaire* de la tige**.

* **Épicotyle** et **hypocotyle** désignent les portions ***de tige situées respectivement au-dessus*** ou ***au-dessous des cotylédons***, c'est-à-dire techniquement ***au-dessus*** ou ***au-dessous de l'insertion des feuilles***.

    - **Mixte** ***s'il dérive en proportions variables de tige (souvent hypocotyle) et de racine***.
    - **Racinaire** ***s'il dérive de racines***.
  - Des ***structures renflées composées d'une tige en plateau et de feuilles charnues gorgées de réserves***, les **bulbes**.
  - Des ***structures renflées plus fines et plus longilignes, présentent des unités de croissance se répétant, et dérivant de tiges***, les **rhizomes**.

Comme nous avons pu le voir en TP (TP 2.7), les réserves organiques sont stockées dans des **parenchymes primaires** (ex. Pomme de Terre), ou bien des **parenchymes secondaires** sous forme de **rayons ligneux** ou **libériens** (ex. Radis, Carotte…).
*Vous devez savoir représenter des **coupes transversales** de ces organes en **figurés conventionnels**.*

c. Le parenchyme du bois (et du liber), une réserve importante chez les espèces ligneuses (phanérophytes, chaméphytes)

- Il ne s'agit pas vraiment d'organes mais plutôt de **tissus de réserve** : le **parenchyme ligneux** et, dans une moindre mesure, le **parenchyme libérien** très présents chez les **Angiospermes ligneuses** sont un lieu de **stockage** de **matière organique** – surtout sous forme d'**amidon** (dans des **amyloplastes**). Ces parenchymes forment des **rayons libéro-ligneux** (figure 7).
- Les **photoassimilats** sont **mis en réserve** à la **belle saison** et **utilisés** à la **reprise** de la **vie active** où ils circulent notamment par le **xylème**.

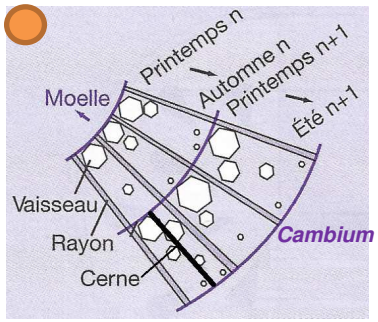


FIGURE 7. Bois avec deux années de fonctionnement. D'après DENŒUD *et al.* (2014), modifié.

2. Les bourgeons aériens, lieux de dormance et de protection des méristèmes caulinaires

- On appelle **bourgeon** une ***structure composée d'une tige en puissance, d'ébauches foliaires et de points végétatifs (= zones méristématiques) dont un méristème apical et des méristèmes latéraux*** (figures 6-7). On sera frappé de noter que le bourgeon est une ***tige en puissance et en miniature***.

- Les **bourgeons aériens** (figures 8-8bis) perdurent **l'hiver** chez un certain nombre de plantes. Ils sont particulièrement **exposés au froid** chez les **phanérophytes** où ils ne sont pas protégés par la **couche de neige**.
- On peut alors noter la présence de **bourgeons écailleux** protégés notamment contre les **excès du froid** (cas d'école : le Marronnier – cf. TP 2.5 sur la morphologie et l'histologie des Angiospermes + figures 7-8).
- Les **écailles des bourgeons passant la mauvaise saison** sont souvent **sclérifiées** (riches en tanins, lignines…) et peuvent être recouvertes d'une ***substance cireuse imperméabilisante et protectrice***, la **propolis** (figure 8). On peut en outre y trouver une ***sorte de coton filamenteux cellulosique qui protège contre le froid*** nommé **bourre** (TP 2.5).

FIGURE 8. Bourgeon dormant d'un Érable (*Acer*) (CL). D'après RAVEN *et al.* (2007b).

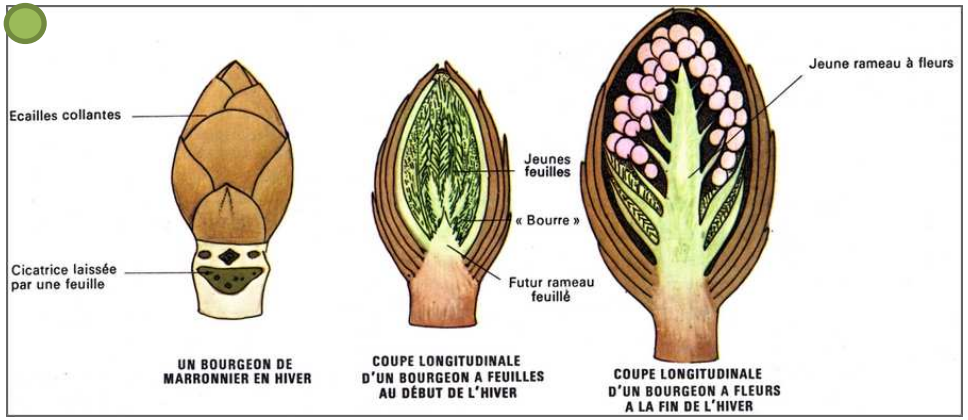


FIGURE 8bis. Bourgeons de Marronnier *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae).
http://eric.bessoudcavillot.free.fr/6eme/TH2/6th2_chap1_cours.htm (nov. 2015)

D. Les principaux types de réserves organiques chez les Angiospermes

- La **mise en réserve** est une **fonction fondamentale** impliquée lors du passage de la mauvaise saison (tableau II).
- On appelle **réserve** une ***substance stockée par un organisme et utilisée de manière différée***, ce qui suppose sa relative **stabilité dans le temps**. *On s'intéresse ici aux réserves mobilisées dans le cadre du passage de la **mauvaise saison**.*

Capacités exigibles	✓ **Localiser** les réserves végétales. ✓ **Mettre en lien** la nature des réserves avec leur stabilité dans le temps.

TABLEAU II. Aperçu des réserves végétales dans quelques organes de résistance et de leur localisation.
Document J. SEGARRA (TB2, ENCPB – Lycée Pierre-Gilles de Gennes, Paris 13).

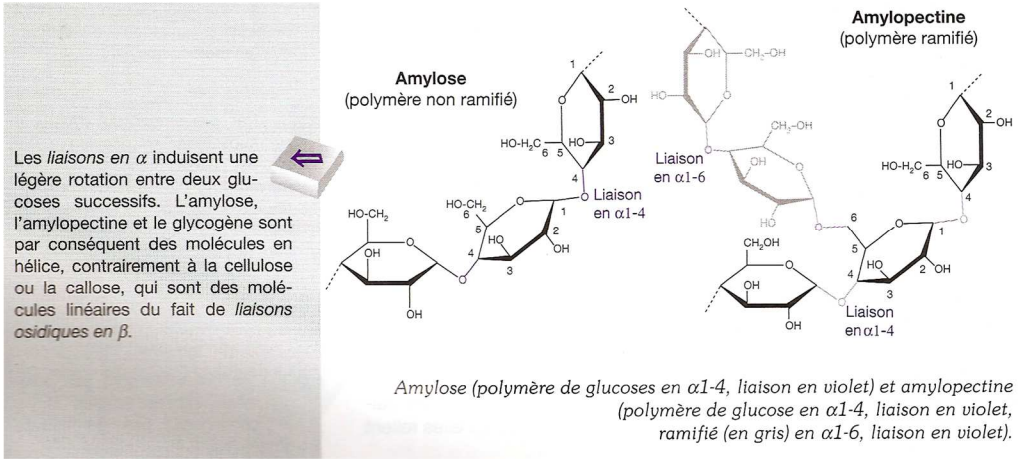
Echantillon biologique	Nature des réserves	localisation (tissu) des réserves	
Carotte	Sucres solubles (saccharose)	Parenchyme libérien	Vacuole
Oignon	Sucres solubles réducteurs	Parenchyme foliaire	Vacuole
Pomme de terre	amidon	Parenchyme médullaire	Amyloplastes
Gingembre	amidon	Parenchyme (médullaire)	Amyloplastes
Graine de haricot	amidon	Cotylédon	Amyloplastes
Grain de blé	amidon	Albumen	Amyloplastes
Cacahuète (arachide)	lipides	cotylédon	Cytosol

1. Le stockage des polysaccharides : l'exemple de l'amidon dans les amyloplastes

*Rappelons que **l'amidon** peut aussi être **stocké dans les chloroplastes des parenchymes chlorophylliens** ; la **mise en réserve** est alors toutefois **journalière** et non **pas saisonnière** et ne concerne donc pas ce chapitre.*

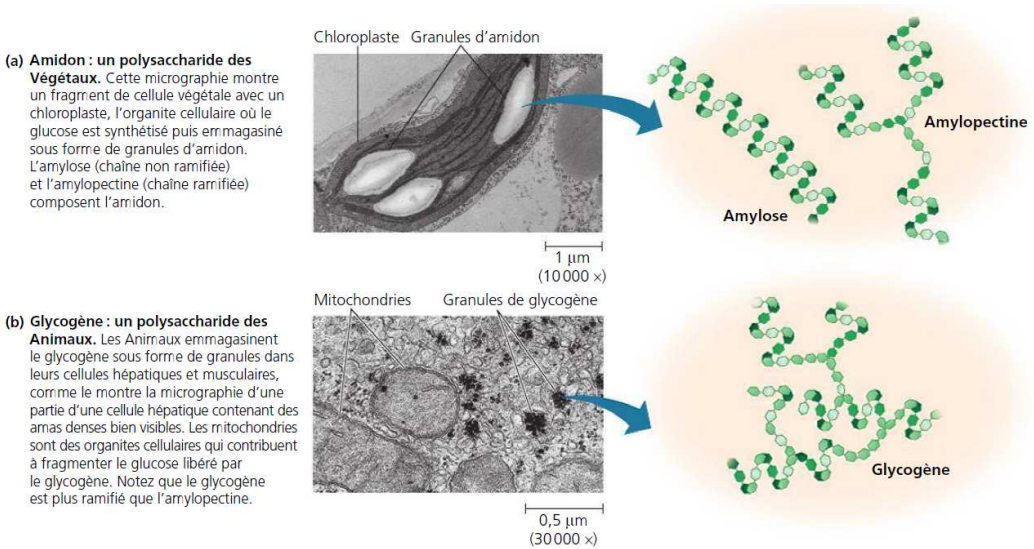
Les **polyholosides** (ou **polyosides** ou **polysaccharides**) sont ***formés de nombreux oses (des centaines jusqu'à 100 000 monomères)*** qui peuvent être **identiques** (**homopolyosides** = **homopolyholosides** = **homopolysaccharides**) (exemples : amylose, glycogène…) ou **différents** (**hétéropolyosides** = **hétéropolyholosides** = **hétéropolysaccharides**) (exemple : hémicelluloses…). Le **nom** des **homopolysaccharides** est formé à partir du nom du **monomère** : **glucanes** pour le **glucose**, **fructanes** pour le **fructose**…

- L'**amidon** (figure 9) présente **deux formes** :
  - ✓ **Amylose** : ***chaînes linéaires de glucoses α liés en α1-4 (200 à 3000 résidus*** – ces chiffres varient beaucoup selon les auteurs, ici les données viennent de VOET & VOET, 2005). Les liaisons α1-4 induisent un **enroulement en hélice gauche de la molécule en solution aqueuse**, propice au **stockage**.
  - ✓ **Amylopectine** : ***chaînes de glucoses α liés en α1-4 et ramifiées, tous les 12 à 30 résidus, par des liaisons α1-6 (jusqu'à 100 000 résidus)***. La **ramification** induit une **densification** des monomères favorable au **stockage**.



Amylose (polymère de glucoses en α1-4, liaison en violet) et amylopectine (polymère de glucose en α1-4, liaison en violet, ramifié (en gris) en α1-6, liaison en violet).

Structure moléculaire de l'amidon
D'après DENŒUD *et al.* (2013).



(a) **Amidon : un polysaccharide des Végétaux.** Cette micrographie montre un fragment de cellule végétale avec un chloroplaste, l'organite cellulaire où le glucose est synthétisé puis emmagasiné sous forme de granules d'amidon. L'amylose (chaîne non ramifiée) et l'amylopectine (chaîne ramifiée) composent l'amidon.

(b) **Glycogène : un polysaccharide des Animaux.** Les Animaux emmagasinent le glycogène sous forme de granules dans leurs cellules hépatiques et musculaires, comme le montre la micrographie d'une partie d'une cellule hépatique contenant des amas denses bien visibles. Les mitochondries sont des organites cellulaires qui contribuent à fragmenter le glucose libéré par le glycogène. Notez que le glycogène est plus ramifié que l'amylopectine.

Structure tridimensionnelle et localisation cellulaire de l'amidon et du glycogène
D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

FIGURE 9. Les polymères glucidiques de réserve : amidon (amylose, amylopectine) et glycogène [pour comparaison et rappel].

L'**amidon** est ***composé en proportion variable (selon la plante d'origine) d'amylose et d'amylopectine***.

Rappels : en quoi l'amidon (végétal) et le glycogène (animal) sont des molécules efficaces de stockage ?

Ces trois molécules sont des **molécules de stockage** (**relations structure-fonction**) :
° ***L'amylose et l'amylopectine constituent, dans des proportions variables selon les organismes (10 à 30 % pour l'amylose)***, l'**amidon** qui est la **principale forme de stockage du glucose** chez les **Embryophytes**. L'amidon se trouve dans les chloroplastes sous forme de **granules** dans le **stroma** mais est surtout stocké en grandes quantités dans les **amyloplastes** (des organes-puits) sous forme **paracristalline** constituée de **couches concentriques** (voir TP B8).
° Le **glycogène** est la ***principale forme de stockage du glucose (foie, muscles) chez de nombreux Métazoaires***. Il est stocké en **granules** ayant une forme en **rosette** dans le **cytosol**.

Points communs expliquant cette adaptation au stockage (relation structure-fonction) :
° **La polymérisation réduit la pression osmotique des molécules** (*des oses isolés présentent une pression osmotique beaucoup plus forte qu'un polymère avec le même nombre d'oses*), ce qui en fait des **molécules très peu solubles qui ne font presque pas varier le potentiel osmotique** de la solution qui les abrite. Pour autant, les **groupements hydrophiles libres** peuvent **former des liaisons H avec les molécules d'eau** ; ces polymères sont donc des **hydrocolloïdes** (***macromolécules fixant l'eau mais en gênant sa mobilité, induisant une gélification***)
° Les **liaisons alpha** induisent une **légère rotation** de la chaîne à **chaque résidu**. La **conformation spatiale** de ces polymères (**enroulée** pour l'**amylose**, **ramifiée** pour l'**amylopectine** et le **glycogène**) favorise la **condensation des molécules sur elles-mêmes** et donc leur stockage.
° Les **extrémités de chaînes** sont **non-réductrices** ; ces molécules sont donc **peu réactives**.
° On trouve des **liaisons H entre oses qui stabilisent l'édifice**, réduisant d'autant le nombre de groupements disponibles pour former des liaisons H avec l'eau.

2. Le stockage vacuolaire de saccharose ou d'oses

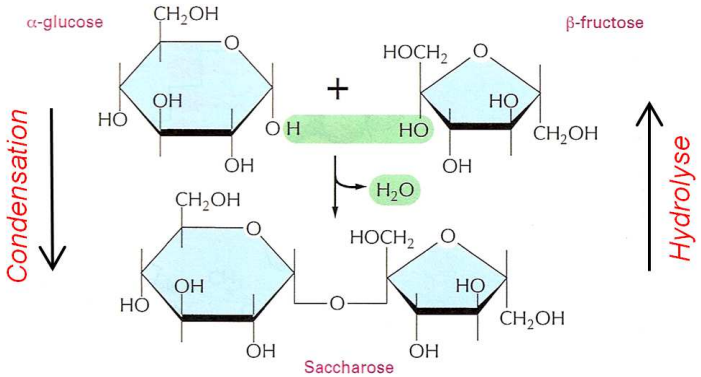


FIGURE 10. Saccharose. D'après ALBERTS *et al.* (2004)

- Le **saccharose** (figure 10) est un ***disaccharide composé de glucose α et fructose β liés en α1-β2***. Ce **sucre**, **non réducteur** et donc **peu réactif** (quand il n'est pas hydrolysé), est très **présent** chez de **nombreuses Angiospermes** où il constitue souvent la **forme privilégiée** de **transport glucidique** par la **sève élaborée**. En lien avec cette **faible réactivité**, ce sucre peut aussi être **stocké en quantité importante** dans la **vacuole** de **certains tissus**. La **Betterave sucrière** par exemple en stocke de grandes quantités.
- Les **vacuoles** de **parenchymes de réserve** peuvent aussi parfois contenir du **glucose** (ose pourtant réducteur) ou du **fructose**.

3. Le stockage des lipides : l'exemple des triglycérides

a. Nature biochimique et formation

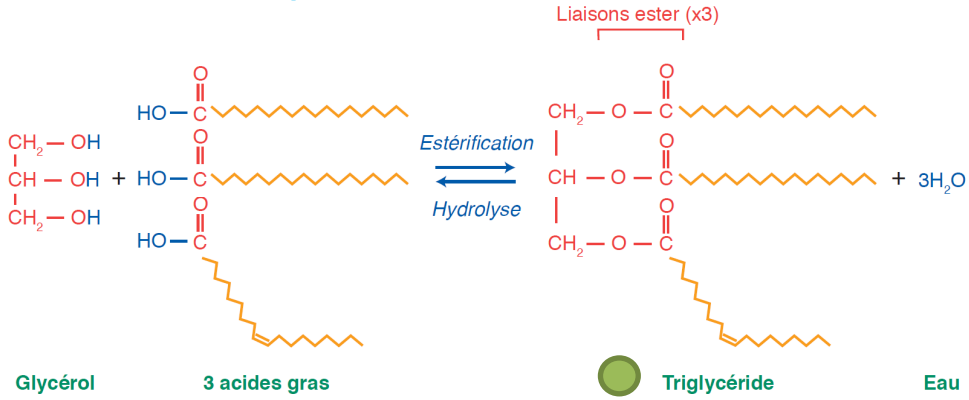


FIGURE 11. Équation d'estérification (bilan) de la formation des triglycérides. Les étapes intermédiaires ne sont pas représentées. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

- Les **triglycérides** ou **triacylglycérols** sont des ***triesters d'acides gras et de glycérol*** : ils se forment par la ***réaction d'estérification entre le glycérol (un triol) et trois acides gras*** (figure 11). Les **triglycérides** peuvent contenir trois fois le même acide gras (**triglycérides simples**) ou non (**triglycérides mixtes**).

Pour information

La **triestérification** n'est généralement pas réalisée en une seule étape. La réaction entre le **glycérol** et un AG donne un **monoacylglycérol (monoglycéride)**, une deuxième estérification avec un deuxième AG donne un **diacylglycérol (diglycéride)** et fin une troisième estérification avec un dernier AG donnera un **triacylglycérol (triglycéride)**.

*Chaque estérification, **coûteuse en énergie**, passe par des étapes intermédiaires utilisant de l'énergie cellulaire ; c'est en réalité un **acyl-coenzyme A** (AG + coenzyme A) qui réagit avec du glycérol-3-phosphate (glycérol phosphorylé).*

b. Des molécules hydrophobes à rôle de réserve et à localisation cytosolique (ou plastidiale)

- L'**estérification** « **neutralise** » les **fonctions alcool** et les **triglycérides** sont donc totalement **hydrophobes** : ceux-ci s'accumulent en grosses **gouttelettes lipidiques** dans le **cytosol**. Chez les 'végétaux', on les trouve dans **divers tissus**, notamment dans les **graines d'oléagineux**. Ces gouttelettes portent le nom d'**oléosomes** chez les Angiospermes.

- *Chez les **Angiospermes**, on peut aussi les trouver dans les **plastes** – on peut alors nommer les gouttelettes des **plastoglobules** :*
  - ***Globules lipidiques** dans les **chloroplastes***
  - ***Gouttelettes lipidiques** dans les **oléoplastes** (**plastes spécialisés dans la mise en réserve de lipides**).*

Notons que ***les gouttelettes lipidiques*** (figure 12) ***incluent également souvent des stérols estérifiés*** et qu'elles présentent des ***lipides amphiphiles à leur surface*** (dont la partie hydrophile est au contact de l'eau : stérols, phospholipides). On y trouve aussi des **protéines**.

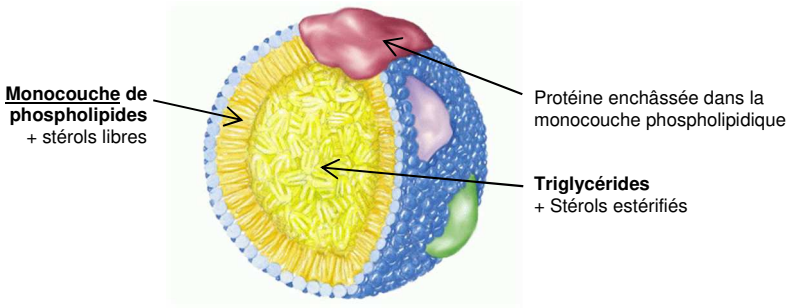


FIGURE 12. Organisation d'une gouttelette lipidique.
http://www.actuscimed.com/2011/03/regulation-des-gouttelettes-lipidiques.html (août 2015).
Les oléosomes des cellules végétales peuvent mesure plusieurs µm).

4. Le stockage des protéines : l'exemple du gluten (Angiospermes Poacées)

Nous avons évoqué, dans le TP 2.7, les **réserves protéiques** sous forme de **grains d'aleurone** à **localisation vacuolaire** (rappels : encadré A). Ceux-ci se retrouvent dans **diverses semences** et sont aussi présents chez les **Poacées** sous le **tégument** (**couche à aleurones**) ; cette couche est notamment **mobilisée lors de la reprise de la vie active** dans la **production d'enzymes** hydrolysant les réserves de l'albumen (voir plus loin).

a. Le gluten, une partie de la fraction protéique de l'albumen des Poacées

- L'**albumen** des **caryopses** de **Poacées** est un tissu de réserve essentiellement constitué d'**amyloplastes** enchâssés dans une **matrice protéique** composée de diverses protéines : **gliadines**, **gluténines**, **albumines** et **globulines**. Il y a donc aussi des **réserves protéiques** dans les semences de Poacées !
- Le **gluten** correspond essentiellement aux **gliadines** et **gluténines** – *ces deux protéines regroupant **80-85 % des protéines de l'albumen** du caryopse* – mais englobe aussi un peu d'**amidon**, de **sucres réducteurs** et de **lipides**. Il s'agit en fait rigoureusement du ***résidu obtenu après rinçage à petite eau d'une pâte de farine pétrie (l'essentiel des éléments solubles dans l'eau quittant la pâte)***.

- Le **gluten** est donc initialement une **notion agro-alimentaire** davantage que biologique…
- Les **gliadines** sont très **extensibles** et confèrent à la **pâte à pain** son **élasticité** ; lorsque la pâte **lève** (production aérobie de **bulles de CO_2** par les levures), les **bulles** se retrouvent **piégées** dans le **réseau de gliadines**, la **cuisson** « figeant » l'édifice.
- De nombreuses personnes présentent une **intolérance** voire des **allergies** au gluten.

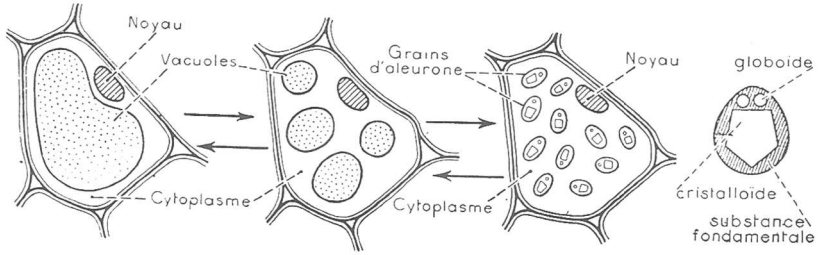
b. Mise en réserve et mobilisation du gluten

- Les **protéines du gluten** sont produites par **traduction** (voir chapitre 4) au niveau du **REG** lors de l'édification du **caryopse**.
- Elles sont apparemment **stockées** pour partie dans la **vacuole** (après avoir transité par le **Golgi**) alors qu'une autre partie semble **demeurer dans le REG**.
- Les réserves de **gluten** sont mobilisées lors de la **germination** : des **protéases** permettent de produire les **acides aminés** nécessaires au **développement** de la plantule.

Encadré A Les grains d'aleurone

Voir TP 2.7.

➢ L'**aleurone** est une ***protéine végétale de réserve qui se présente souvent sous forme de grains limités par le tonoplaste (membrane vacuolaire) qu'on appelle grains d'aleurone***. Les protéines sont « sécrétées » dans la **vacuole** puis celle-ci **se fractionne** en de **multiples vacuoles** qui se **déshydratent** ; les **protéines cristallisées** constituent les **grains d'aleurone**. La **mobilisation de ces réserves** suppose le **processus inverse** (figure a).



Formation des grains d'aleurone à partir des vacuoles, pendant la maturation de la graine (en allant de la gauche vers la droite). Hydratation des grains d'aleurone pendant la germination de la graine (en allant de la droite vers la gauche).

FIGURE a. Grains d'aleurone dans la graine de Ricin. D'après CAMEFORT & BOUÉ (1980).

*On trouve surtout les **grains d'aleurone** dans les **graines** : l'exemple type est la **graine de Ricin**, bien qu'il s'agisse d'une **graine à la fois oléagineuse et protéagineuse.***

*Remarque très importante : chez les **caryopses de Poacées**, on trouve **sous les téguments du fruit** (péricarpe) une **couche cellulaire contenant des grains d'aleurone** qu'on appelle « **couche à aleurones** » alors même que le **caryopse** est une **graine albuminée amylacée**. Cette couche fournirait notamment les **enzymes hydrolysant les réserves d'amidon** lors de la **germination**.*

Bilan (adapté du programme)	✓ Le **métabolisme des Angiospermes** est influencé par les **variations saisonnières des ressources**. Le **passage de l'hiver** est un « modèle » pour aborder cette idée. ✓ En **climat tempéré**, le **fonctionnement d'une Angiosperme** est **rythmé** par **l'alternance des saisons.**

II. La préparation au passage de la mauvaise saison lors de la belle saison

- On s'intéresse ici à la **préparation** du **passage de la mauvaise saison** ainsi qu'à son **déterminisme**, tant **environnemental** (par les **facteurs du milieu**) qu'**endogène** (par les **phytohormones** et/ou **l'activité génétique**).
- Cette préparation a lieu lors de la **saison favorable** et/ou à la **fin de la saison favorable**.

Capacités exigibles	✓ **Mettre en évidence** l'action de la photopériode et des températures dans l'induction de réponses (chute des feuilles). ✓ **Distinguer** la vie ralentie de la dormance. ✓ **Connaître** un exemple de mise en réserve. ✓ **Décrire** l'abscission foliaire et l'évolution des vaisseaux de sève : les **interpréter** comme un moyen de protection contre le gel.

A. La protection et la mise en dormance (réduction du métabolisme) des structures contenant les méristèmes

1. Vie ralentie, dormance, quiescence : un peu de vocabulaire sur la vie ralentie

- On appelle **vie latente** ou **vie ralentie** le ***fonctionnement physiologique amoindri d'un organisme ou d'une structure biologique lors d'une période défavorable à l'activité***. On note alors une **réduction drastique de la respiration**, peu ou pas d'**échanges nutritionnels**, une **absence de synthèses**…
- Tous les **organes végétaux persistant à la mauvaise saison** sont concernés par la **vie ralentie**.
- On peut alors distinguer **deux modalités** de vie ralentie :
  - On parle de **quiescence** (parfois appelée « **écodormance** ») lorsque ***la vie ralentie est seulement due aux conditions extérieures, notamment la baisse de température ou le manque d'eau***. La **levée de quiescence** passe seulement par un **retour des conditions favorables**.
  - On parle de **dormance** lorsque ***des facteurs internes sont impliqués***. La dormance peut ***se mettre en place avant l'apparition des conditions défavorables*** ou ***au moment de leur apparition***. La **levée de dormance** suppose des **mécanismes moléculaires intrinsèques**, généralement eux-mêmes tributaires d'une **détection** du **retour** des **conditions favorables**.

2. Protection et dormance des méristèmes dans les graines

- Les graines dérivent des **ovules** dont le **sac embryonnaire** a subi la **fécondation**.

Revoir la reproduction végétale (chapitre 14)

a. Les graines, des organes riches en réserves, accueillant un embryon et protégés par un tégument

- Au sein des **graines**, on assiste lors de leur **édification** à :
  - Le **développement de l'embryon** et de l'**albumen** (parfois ensuite résorbé au profit des **cotylédons** dans les **graines exalbuminées**)
  - Une **accumulation** de **réserves organiques**
  - La transformation du **tégument de l'ovule** en **tégument de la graine**.

Revoir le **développement de la graine** (chapitre 14 sur la reproduction des Angiospermes)

- L'**embryon** – et notamment ses précieux **méristèmes** – est ainsi protégé par plusieurs **épaisseurs** de **tissus**.

b. Les graines, des organes subissant une déshydratation qui conduit à la diminution importante de l'activité métabolique

- Suite à la mise en place de **l'embryon** et des **réserves**, on assiste à :
  - Une **déshydratation importante** des tissus, la graine ne contenant finalement généralement qu'environ **10 % d'eau** ;
  - Une **baisse drastique de l'activité métabolique** (favorisée par la **déshydratation** et la **faible probabilité de rencontre entre enzymes et substrats** qui en résulte).

c. Les graines, des organes entrant en dormance

- Une fois leur édification achevée, les **graines** entrent en **dormance** qui peut être de **deux types** :
  - **Dormance tégumentaire** (figure 13) : ***dormance due aux caractéristiques du tégument***. **Plusieurs mécanismes** sont **possibles** avec parfois une **conjonction** de plusieurs d'entre eux. Le **tégument** peut être **imperméable** à l'**eau** (Fabacées), au **dioxygène** (Pommier), être **trop résistant** pour pouvoir être **déchiré** par la pression de la plantule en croissance, contenir des **inhibiteurs chimiques** du **métabolisme** (par exemple de la respiration cellulaire)… La **levée** de dormance s'effectue par la **fragilisation** et/ou l'**altération** de l'**enveloppe** de la **graine**.
  - **Dormance embryonnaire** : ***dormance due à l'embryon***. Dans ce cas, *la fragilisation des enveloppes de la graine ne suffit pas à la levée de dormance qui suppose des processus moléculaires inducteurs.*

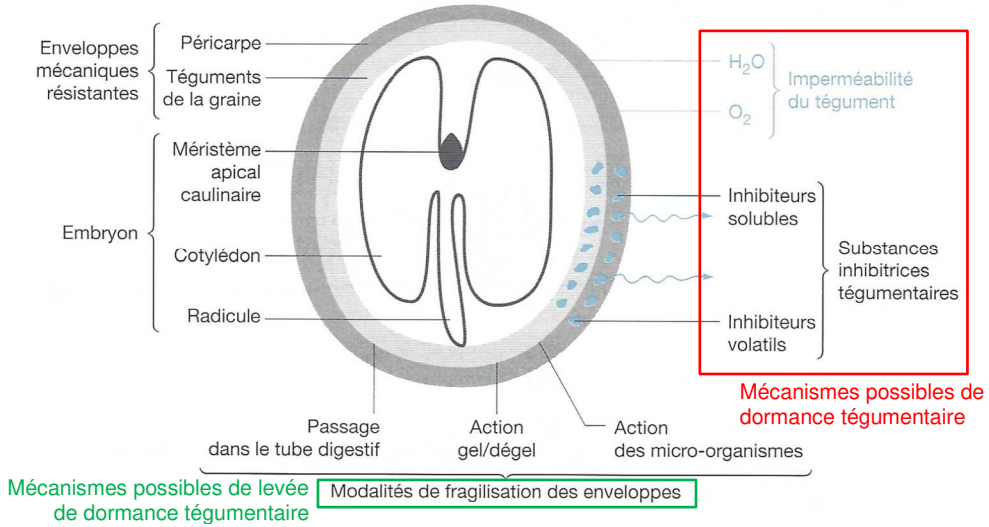


FIGURE 13. La dormance tégumentaire chez les graines : une vision synthétique. Le cas illustré est celui d'une graine « théorique » (caryopse car péricarpe… mais 2 cotylédons donc Dicotylédone !) puisqu'il a un péricarpe.
D'après BREUIL (2007). *(!) Péricarpe seulement si caryopse !*

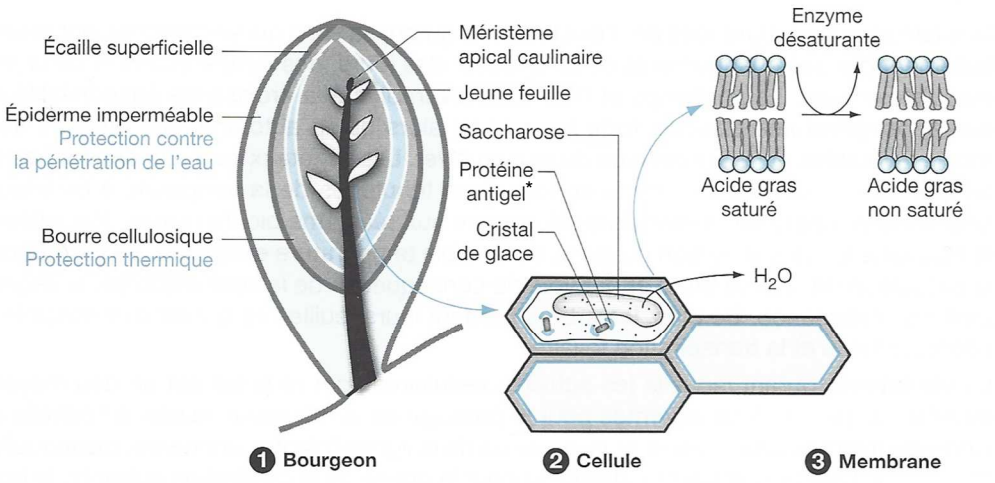
3. Protection et dormance des méristèmes caulinaires dans les bourgeons aériens

a. Les bourgeons, des organes qui peuvent perdurer pendant l'hiver

- Les **bourgeons aériens** mis en place lors de la **belle saison** perdurent **l'hiver** chez un certain nombre de plantes.
- Ils sont particulièrement **exposés au froid** chez les **phanérophytes** où ils ne sont pas protégés par la **couche de neige**.
  ⇒ On peut alors noter la présence de **bourgeons écailleux** protégés notamment contre les **excès du froid** (cas d'école : le Marronnier – cf. TP 2.5 sur la morphologie et l'histologie des Angiospermes + plus haut).

b. Les bourgeons, des organes présentant des adaptations macroscopiques : téguments protecteurs et hydrophobes, bourre…

- **Macroscopiquement**, les protections (figure 14) à noter sont :
  - La présence de **substances cireuses** en **surface** comme la **propolis** du Marronnier, à **rôle imperméabilisant** et à fonction d'**isolant thermique** ;
  - La **bourre**, ***substance fibreuse cellulosique qui emprisonne l'air et agit aussi comme isolant thermique***.



Protection contre le froid

1. *Bourgeon. Les écailles imperméables limitent l'entrée d'eau et la bourre cellulosique maintient un matelas d'air qui isole thermiquement les méristèmes.* ***2.*** *Dans la cellule, les protéines antigel empêchent la croissance des cristaux de glace.* ***3.*** *Les membranes s'enrichissent en acides gras insaturés qui abaissent la température de solidification.*

FIGURE 14. Les bourgeons écailleux et leurs adaptations au passage de la mauvaise saison. D'après BREUIL (2007).

* *Les **protéines anti-gel** sont, en réalité, plutôt **sécrétées à l'extérieur de la cellule** où elles favorisent une **cristallisation extracellulaire**.*

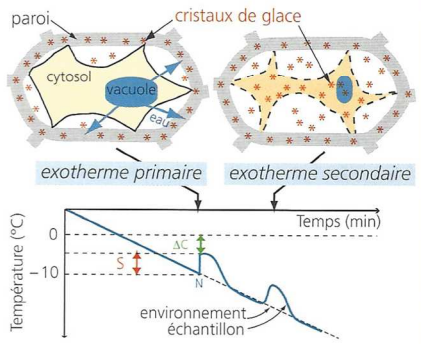
Encadré B L'endurcissement : panorama des mécanismes biochimiques

D'après MEYER et al. (2008)

Certains végétaux acquièrent une tolérance au gel grâce au processus d'acclimatation qui implique :

- **Synthèse d'antigel**
  – **L'accumulation extracellulaire de protéines** (protéines PR, *Pathogenesis Related*, AFPs, *Antifreeze Proteins*) antigel dans l'apoplaste, retarde la cristallisation de l'eau et la déshydratation du symplaste. Par conséquent, elle favorise la surfusion. Retarder la solidification de l'eau comporte toutefois un risque car sous une certaine température, la cristallisation a lieu brutalement avant que la cellule n'ait pu se déshydrater. Le symplaste riche en eau gèle et la cellule meurt. On connaît cependant de profondes surfusions chez les arbres subalpins et l'eau du xylème ne gèle qu'à –40 °C, mais les mécanismes sont encore mal connus. Les protéines AFPs contrôlent aussi la formation de cristaux de glace sans toutefois la bloquer. Elles sont amphiphiles et orientent leur face hydrophile vers le cristal de glace avec lequel elles établissent des liaisons hydrogène ; leur face hydrophobe, tournée vers l'extérieur, repousse les molécules d'eau ce qui limite ainsi la croissance du cristal. Il se forme ainsi de nombreux petits cristaux de glace plutôt que quelques grands cristaux.
  – **L'accumulation intracellulaire de sucres** (saccharose, raffinose…), d'acides aminés (proline, arginine, glycine…), de bétaïnes et de polyamines sont des cryoprotecteurs des membranes. Ils abaissent aussi le point de congélation des cellules. Toutefois, il n'existe pas de relation stricte entre l'augmentation de la pression osmotique et la résistance au froid. L'accumulation de sucres solubles résulterait plutôt d'un déséquilibre du métabolisme.
- **La cristallisation extracellulaire**, favorisée par la déshydratation progressive du symplaste qui libère de l'eau dans l'apopolaste. Les feuilles de plantes alpines tolérant le gel présentent souvent du mucilage (glycoprotéines) qui minimise la surfusion. Le risque de cristallisation intracellulaire brutale est donc atténué.
- **La modification de la composition lipidique des membranes**, qui deviennent plus fluides grâce à l'enrichissement des phospholipides en acides gras insaturés. Ces acides gras ont un point de fusion très bas (–11 °C pour l'acide α-linolénique, type huile) comparés aux acides gras saturés (63 °C pour l'acide palmitique, type beurre). Ils restent donc en phase liquide même à des températures négatives, ce qui permet aux membranes de rester fluides et intactes à basse température : elles ne se solidifient pas. Leur fonction de perméabilité sélective, vitale pour la cellule, est ainsi maintenue.
- **L'induction de nombreux gènes** dont les produits protègent la cellule et son fonctionnement. Le froid affecte la fluidité membranaire dont les variations influencent l'ouverture de canaux calciques membranaires. Ceci initie la transduction du signal thermique par une cascade de réactions de phosphorylation aboutissant au contrôle de l'expression de gènes inductibles par le froid, comme les gènes *cor* (*cold regulated*). L'acide abscissique stimulerait certains gènes responsables de la résistance au gel. De nombreuses recherches sont en cours dans ce domaine.

Tous les organes d'un végétal n'ont pas la même tolérance au gel, de plus la tolérance n'est pas acquise toute l'année (cf. II). Enfin, la compartimentation des cellules par des membranes, des tissus par les parois et du végétal en différents organes, est un caractère clé des végétaux leur permettant de résister au gel, notamment en opposant des barrières à la propagation des cristaux de glace.



Courbe théorique du refroidissement de tissus illustrant les notions d'exothermes et de surfusion
ΔC ~ 4 °C

c. Les bourgeons, des organes présentant des adaptations cellulaires et moléculaires : déshydratation et surfusion, augmentation des insaturations phospholipidiques, protéines anti-gel

- Au niveau **cellulaire** et **moléculaire**, on peut noter des **adaptations biochimiques** (figure 14 + encadré C) telles que :
  - La **concentration** de **solutés** (oligosides, AA…) dans la **vacuole** et le **cytosol**, ce qui permet la **surfusion** (= ***maintien de l'état liquide, même à des températures négatives***) du **milieu intracellulaire**.

Il est à noter que, lorsqu'un **bourgeon** (ou tout autre **tissu végétatif**) **gèle**, la congélation atteint d'abord les **zones extracellulaires** (métas, lacunes…). Il s'ensuit un **abaissement du potentiel hydrique** dans ces zones qui **attirent alors davantage d'eau** en provenance des **cellules**. Il s'ensuit, dans les cellules, une **concentration encore plus grande des solutés** – ce qui **augmente la surfusion** du **milieu intracellulaire** et réduit ses chances de **congélation**.

  - La **déshydratation partielle des cellules** qui induit aussi une **baisse** de la **température de congélation**.
  - L'**augmentation** du **taux d'instauration des phospholipides** membranaires, ce qui **augmente la fluidité membranaire** (maintenant la fonctionnalité des membranes) tout en **abaissant le point de congélation** des **membranes**.
  - L'expression de **protéines anti-gel** dans le **milieu extracellulaire** sur lesquelles ***la nucléation des cristaux de glace est favorisée*** mais qui ***limitent ensuite la croissance de ces cristaux***.
- [Certains auteurs avancent en outre que ***les parties externes des bourgeons gèleraient avant les parties internes, ce qui permettrait de protéger le méristème dans un « igloo » formé par les écailles gelés***… mais cette **hypothèse** semble **de plus en plus contestée**].

d. Des organes entrant en dormance

- Enfin, notons que les **bourgeons** entrent en état de **dormance** à la **fin de l'été** ou en **automne**.
- Comme chez nombre d'organes persistant l'hiver, la **mise en dormance** des **bourgeons** est, chez la plupart des espèces, principalement induite par la **baisse** de la **photopériode** (= ***partie éclairée d'un cycle journalier de 24 h = « jour »***). Elle est détectée notamment par le **phytochrome** (voir plus loin – étude dans le cadre de la germination).
- Un **déterminisme interne** (horloge biologique) existe chez **certaines espèces** et il y a en réalité une **conjonction** de **facteurs intrinsèques et extrinsèques** chez la plupart des espèces.

4. Des adaptations cellulaires et biochimiques semblables chez les hémicryptophytes

- Notez que de nombreuses **hémicryptophytes** qui persistent à l'état de **rosette** (ou de **touffe**) présentent le **même type d'adaptations biochimiques** (encadré F) dans leur **appareil végétatif**.
- Il en va de même des **feuilles** des **espèces ligneuses sempervirentes** vivant en climat tempéré.

B. L'abscission des feuilles (phanérophytes et chaméphytes caducifoliées)

1. Une caractéristique de la plupart des plantes ligneuses

- Même s'il existe des **arbres**, **arbustes** et **buissons** à **feuillage persistant (= sempervirent)** (= ***qui perdure en hiver***), la plupart des **arbres**, **arbustes** et **buissons** présentent un **feuillage caduc (= décidu)** (= ***qui ne perdure pas en hiver***). On appelle **abscission foliaire** le ***détachement du pétiole des feuilles d'avec la tige, ce qui conduit à la chute des feuilles***. L'intérêt est avant tout une **protection contre le gel**.

2. Sénescence et abscission foliaires : mécanismes cellulaires

- L'**abscission** est **précédée**, à l'automne, d'une phase de **sénescence (= *vieillissement*) foliaire** (figures 15-16) caractérisée par divers processus :
  - Il se produit d'abord une **cessation progressive** de l'**activité photosynthétique** liée, entre autres, au **non-renouvellement des enzymes concernées** et des **pigments impliqués**. Pour ces derniers, on assiste d'abord à une **disparition des chlorophylles** (très fragiles) ; la **couleur des feuilles** devient généralement **jaune** en lien avec les **caroténoïdes** restant dans la feuille car plus résistants, puis **marron** lorsque les pigments sont **tous dégradés**.
  - On note alors une importante synthèse d'**enzymes hydrolytiques (hydrolases)** qui **détruisent** progressivement les **parois cellulosiques** (ce qui génère des **protoplastes** = ***cellules végétales sans paroi***) mais aussi en partie les **contenus cellulaires** ; seules les **nervures persistent** de manière vraiment organisée et on assiste à une **migration de nombreux composants organiques foliaires** vers les **parenchymes ligneux (et libériens)** des **rameaux** et du **tronc** où une grande quantité d'**amidon** mais aussi de **protéines** voire de **lipides** est stockée.
  - Au niveau du **pétiole**, là où la feuille s'insère sur la **tige**, se trouve une ***zone de petites cellules à parois minces et non lignifiées*** qu'on peut nommer **zone d'abscission** ; la **synthèse d'enzymes hydrolytiques** induit une ***détérioration de la moitié de la zone d'abscission située côté limbe*** (**zone de séparation**) alors que ***les cellules de l'autre moitié se subérifient*** (**zone de cicatrisation**), ce qui permet leur **imperméabilisation** et leur **obturation** avant le détachement de la feuille.
- Il s'ensuit l'**abscission proprement dite** : à la fin du processus de sénescence, la feuille n'est plus guère **retenue que par le xylème** du **pétiole** qui finit par céder sous le **poids du limbe** et/ou lors d'un **coup de vent** ; la feuille se **détache** et **chute**.

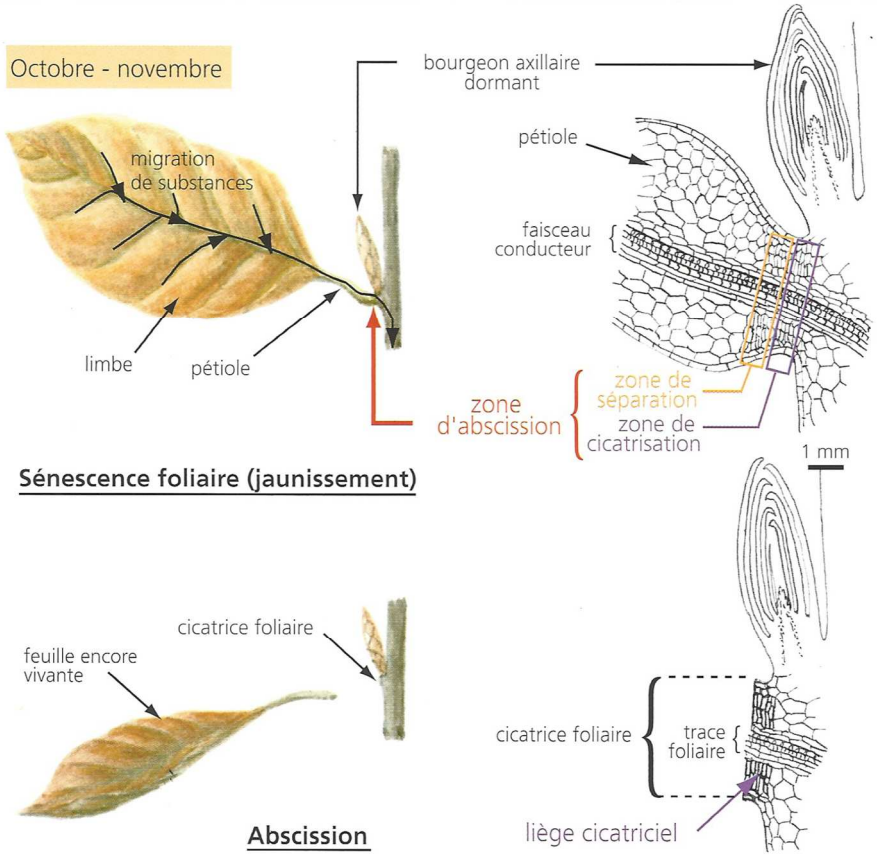
3. Un processus contrôlé par l'éthylène et généralement déclenché par la baisse de photopériode (détectée par le phytochrome)

- À la **belle saison**, le **limbe** produit une **forte quantité d'auxine** qui favorise la **perduration** et le **fonctionnement** de la **feuille** tout en **inhibant** la **sensibilité** à l'**éthylène** (une autre phytohormone, de nature gazeuse) (figure 17). La **sénescence** débute lorsque la **feuille** commence à produire **moins d'auxine** alors que la production d'**éthylène augmente** (figure 17).

L'**éthylène** est une **hormone gazeuse : $CH_2 = CH_2$**

- C'est cette **balance hormonale auxine/éthylène** en faveur de l'**éthylène** qui contrôle la **sénescence foliaire** et la mise en place de la **zone d'abscission**.
- La **modification de la balance hormonale** est due, en amont, à une **détection de la baisse de la photopériode** qui impliquerait notamment le **phytochrome** (voir III).

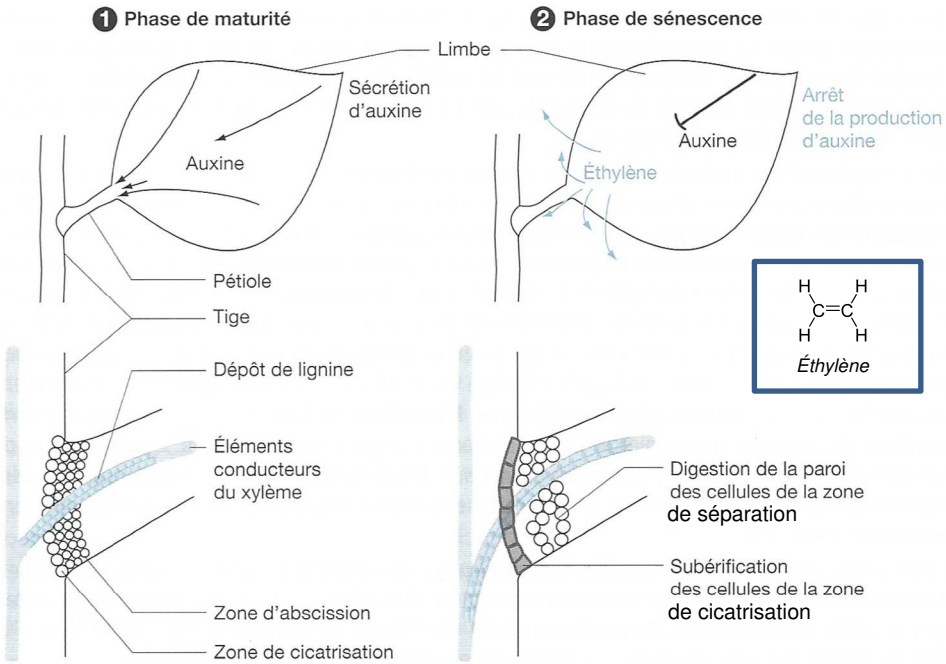
Pour information :
L'**acide abscissique (ABA)** a été découvert dans les années 1960 et initialement **proposé** comme étant la **phytohormone** responsable de l'**abscission**, **d'où son nom** (« abscissine »)… Il s'est avéré que c'était une **erreur** mais le **nom** est **resté**.



abscission d'une feuille caduque à la mauvaise saison

Les dessins de droite sont des sections longitudinales. En octobre-novembre, le raccourcissement des jours et le froid stimulent la production d'éthylène par la feuille. L'éthylène dont l'action est antagoniste de celle de l'auxine, induit l'abscission.

FIGURE 15. Sénescence et abscission foliaires. D'après MEYER *et al.* (2008).

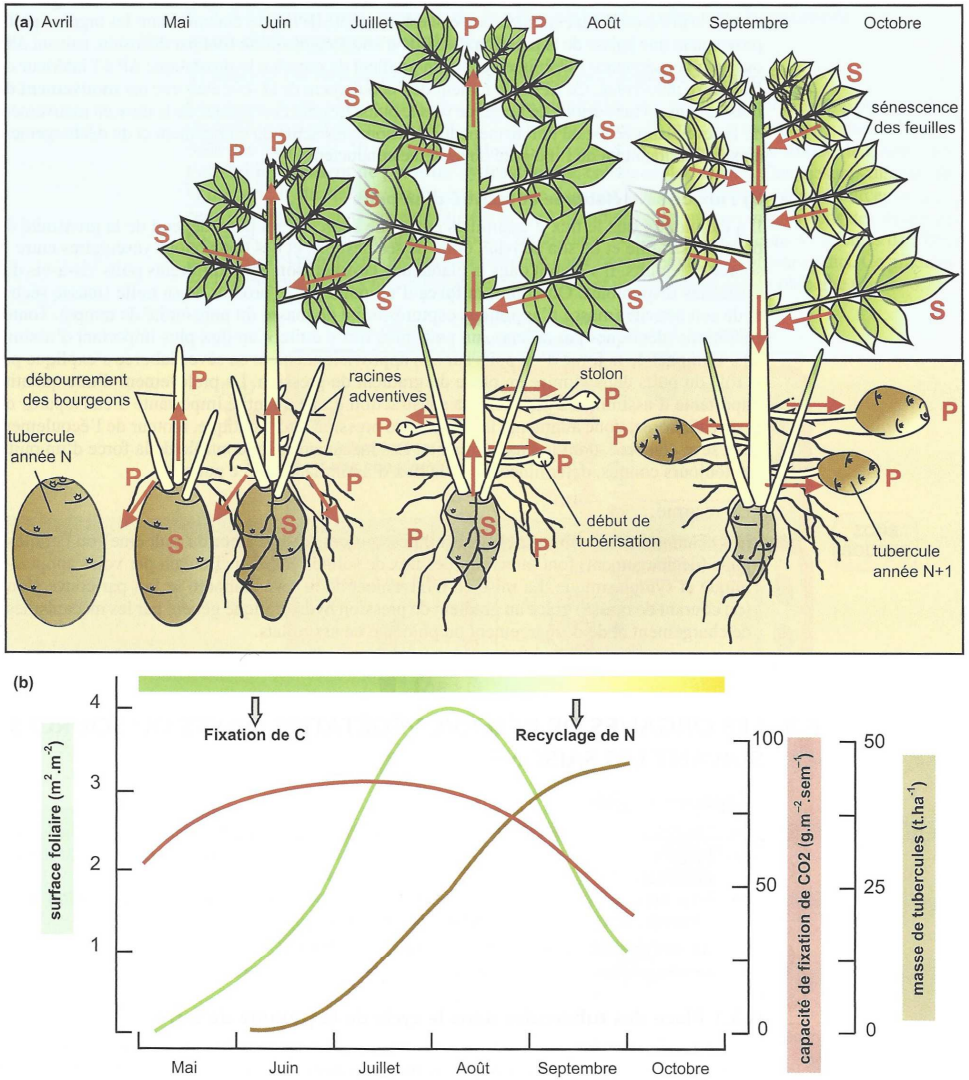


Chute des feuilles

***1**. Durant la phase de maturité, les fortes concentrations d'auxine qui sont émises par la feuille diminuent la sensibilité des cellules de la zone d'abscission à l'éthylène. **2**. Durant la phase de sénescence, la quantité d'auxine diminue, cette chute entraîne l'augmentation de la quantité d'éthylène, les cellules de la zone d'abscission deviennent sensibles à ce gaz et libèrent des enzymes qui hydrolysent leurs parois. La zone d'abscission se désorganise, la feuille ne tient que par les vaisseaux dont la paroi ligneuse n'est pas digérée, elle tombe sous l'effet du vent et de son poids.*

FIGURE 16. Sénescence et abscission foliaires : une autre vision avec précision du déterminisme phytohormonal. D'après BREUIL (2007).

C. La mise en réserve : l'exemple de la mise en réserve d'amidon dans le parenchyme de tubercule de Pomme de terre (une géophyte)



Évolution de la pomme de terre au cours de la belle saison (hémisphère N).

(a) Les organes sources S et les organes puits P sont indiqués. Les flèches correspondent aux principaux flux d'assimilats. **(b)** Évolution de la surface foliaire (en vert), du C fixé (en rouge) et de la masse des tubercules (en marron) de mai à octobre. La sénescence des feuillets fournit des acides aminés (recyclage de N) qui participent à la synthèse des protéines de réserve des tubercules *(D'après R. Jones et al., 2013)*.

FIGURE 17. Les réserves de la Pomme de terre et les saisons. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

- Nous avons abordé dans le I un **panorama des organes** et **molécules de réserve**. Il s'agit ici d'évoquer plus en détail la **mise en réserve** au travers d'un **exemple**. Nous avons choisi, comme beaucoup d'ouvrage de prépa, la **Pomme de terre**.

Les notions d'**organe-source** (***organe qui produit de la matière organique et la libère dans la sève élaborée***) et d'**organe-puits** (***organe qui consomme de la matière organique prélevée dans la sève élaborée***) vues en première année dans le chapitre 11 (Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée) sont à maîtriser.
Plus globalement, on reverra judicieusement le **fonctionnement de la mise en circulation des sèves**.

1. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes

- On peut noter qu'en fonction des **saisons**, une **transition puits-source** des organes s'observe (figure 17, ci-contre) :
  - À la **reprise de la vie active**, la production de **saccharose** est essentiellement le fait des **tubercules** où l'**amidon** est **consommé** (**organes-sources**) alors que le **jeune appareil caulinaire** regroupe les **organes-puits**. *Peu à peu, les réserves du tubercule s'amenuisent.*

    Cet item (en grisé) correspond plutôt au grand III ; nous le reprendrons à cette occasion.
  - À la **belle saison « installée »** qui prépare le passage de la mauvaise saison, la production de **saccharose** est essentiellement le fait des **feuilles** par **photosynthèse** (**organes-sources**) et la **consommation** s'opère essentiellement au niveau des **nouveaux tubercules** qui mettent en **réserve** de l'amidon – mais aussi des éventuels **organes reproducteurs** (**organes puits**).

2. Une circulation de saccharose par la sève élaborée permettant la mise en réserve au niveau souterrain

- Le **saccharose** circule par la **sève élaborée**. Les **mécanismes de charge** et de **décharge** vues en première année (chapitre 11) sont les mêmes ici : il s'agit d'un **transport H^+ dépendant** par un **cotransporteur** ; c'est donc un **transport actif secondaire**) (figure 18). Comme ***la circulation suppose un franchissement de la paroi végétale***, on parle de **circulation apoplasmique** des solutés.
- Notons que le **cotransporteur H^+/saccharose** permet symétriquement à la fois la **charge** et la **décharge** du phloème.

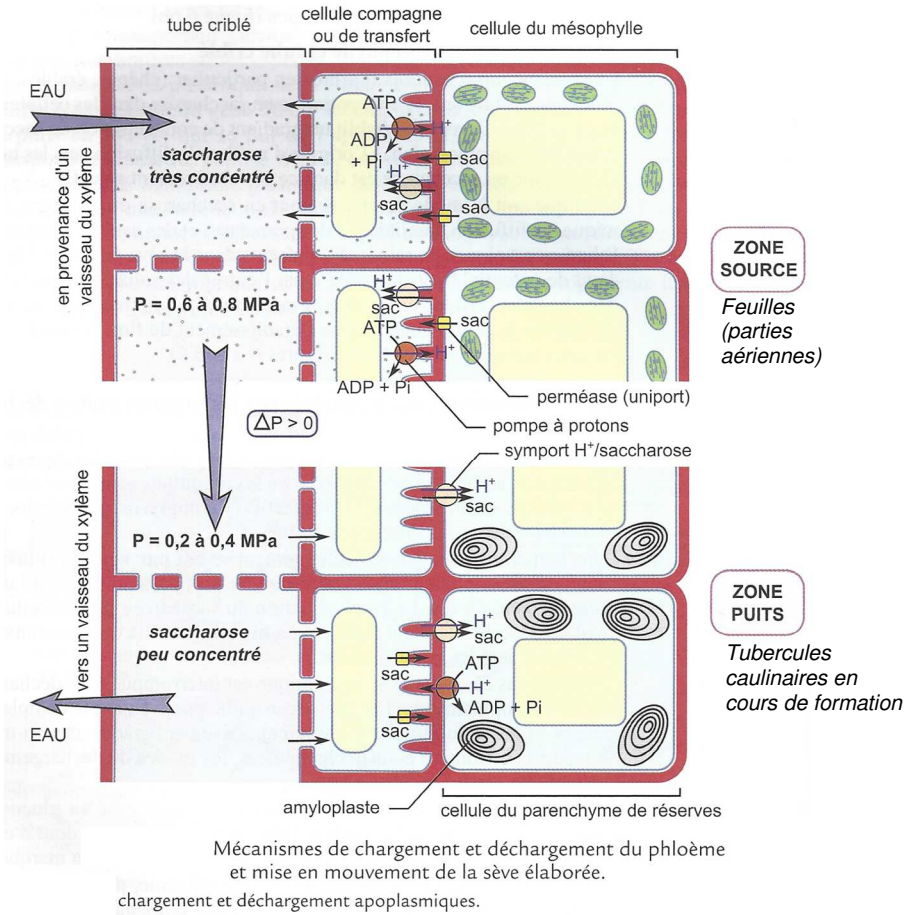


FIGURE 18. La circulation dans la Pomme de terre et les saisons.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

*Le principe de la **circulation apoplasmique des solutés** (avec **charge** et **décharge H+ dépendantes**) ainsi que le mécanisme de **mise en circulation de la sèvre élaborée** par le **différentiel de pression hydrostatique sont supposés connus. Ils sont à revoir dans le chapitre 11.***

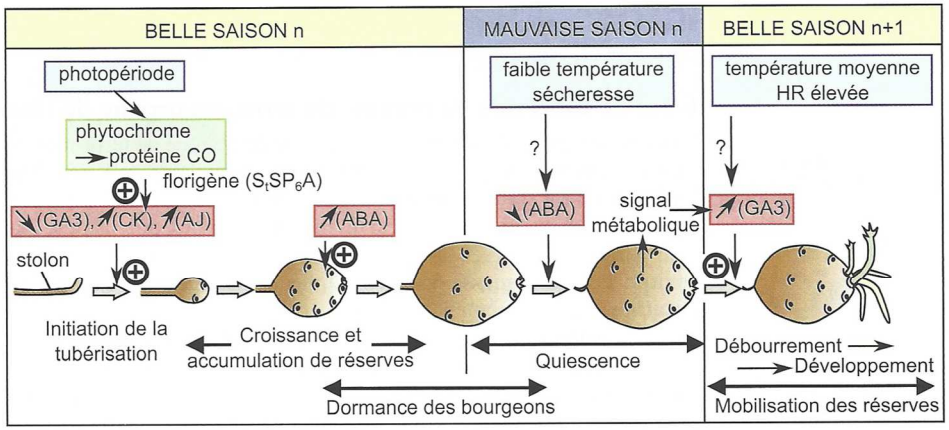
3. Une tubérisation progressive, sous contrôle phytohormonal déclenché par la photopériode et aboutissant à une mise en dormance

- Au niveau des **tiges souterraines***, on assiste à la formation de **protubérances** qui deviennent peu à peu des **tubercules caulinaires** qui sont des ***tiges fortement tubérisées où les feuilles se manifestent sous forme d'écailles accompagnées de bourgeons*** (les fameux « yeux » de la Pomme de terre – revoir le TP 2.7.) (figure 19).

**** Les tiges souterraines non tubérisées de la Pomme de terre : rhizomes ou stolons ? Une question de vocabulaire… sans importance***

- Les ***tiges souterraines à fonction de croissance*** peuvent être appelés des **rhizomes**, même si celles-ci ont ***souvent aussi un rôle de réserve*** ici toutefois seulement rempli par les **tubercules**.
- On appelle par ailleurs **stolon** une ***tige souterrain à croissance plagiotrope à rôle de reproduction asexuée*** (c'est-à-dire **horizontale**) (revoir la reproduction asexuée des Angiospermes – chapitre 14), ce qui est le cas des **tiges mettant en place les tubercules de Pomme de terre**… mais il y a un **souci** car ce terme est **plutôt réservé à des tiges aériennes**.
- Aussi, selon les auteurs, vous verrez le terme « rhizome » *ou* « stolon » utilisé dans le cadre des ***tiges souterraines non tubérisées chez la Pomme de terre***… on arrive ici aux **limites du vocabulaire botanique** et j'ai déjà vu des botanistes s'écharper sur ces termes techniques !

- Au niveau cellulaire, la **tubérisation** s'accompagne d'une **production** et d'un **stockage d'amidon** dans les **amyloplastes** (revoir I).



Quelques aspects du contrôle de l'accumulation et la mobilisation des réserves chez la pomme de terre.

Entourés en bleu, les paramètres de l'environnement ; en rouge, les principales phyto-hormones impliquées dans ce contrôle (ABA acide abcissique ; AJ : acide jasmonique ; GA3 : gibbérellines).

FIGURE 19. La tubérisation des Pommes de terre (belle saison) et la mobilisation des réserves (après la mauvaise saison), avec leur contrôle endogène et exogène.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

*Pour ce schéma, vous pouvez tout refaire mais vous contenter de la **mémorisation** de la **tubérisation-détubérisation**, en oubliant le **contrôle**.*

- Le **contrôle de la tubérisation** est **complexe** et à mon avis en limite de programme.

Pour information, je vous livre toutefois les informations suivantes (figure 19) :
- *L'initiation de la **tubérisation** est sous **contrôle environnemental** : il s'agit d'une **détection d'une certaine photopériode** captée par le **phytochrome** au niveau des **feuilles**.*
- *Il y a alors production d'une **protéine** nommée « StSP6 » proche du florigène (notion explicitée pus loin dans le III.B) par le biais d'une **cascade de transduction**.*
- *Cette protéine **circule dans le phloème** et agit dans les **tiges souterraines** au niveau de leur **apex** ; là, on assite à une **modification des équilibres hormonaux** :*

baisse de la quantité de gibbérellines (= acides gibbérelliques) (GA), augmentation de la quantité de cytokinines (CK) *et* ***production d'acide jasmonique (ou jasmonate) (AJ ou JA)****.*

- *Ces hormones induisent alors une* ***modification de l'activité mitotique*** *des* ***cellules méristématiques*** *et notamment de* ***l'orientation des divisions****, ce qui aboutit à* ***l'épaississement de la tige****, s'accompagnant de l'****accumulation de réserves****, et donc à* ***l'édification progressive de l'organe tubérisé****.*
- *La* ***production d'acide abscissique (ABA)*** *par la plante en* ***début de saison défavorable*** *induit la* ***mise en dormance du tubercule****, et notamment de ses* ***bourgeons****.*

D. L'obturation des tissus conducteurs (phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes)

- À l'approche de la **saison défavorable** (l'hiver sous nos latitudes) qui se caractérisé par une **cessation des flux de sèves** chez les **Angiospermes pérennes** (**hémicryptophytes** ; plantes ligneuses : **phanérophytes**, **chaméphytes**), on note que ***les éléments conducteurs s'obturent***. Cela permet d'en **réduire les chances de gel**.

1. Une obturation des vaisseaux de xylème par des excroissances parenchymateuses : les thylles

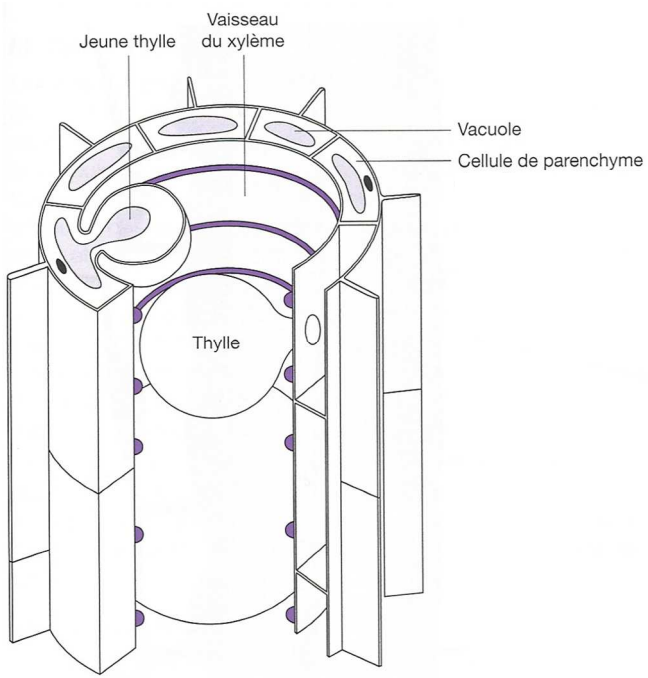
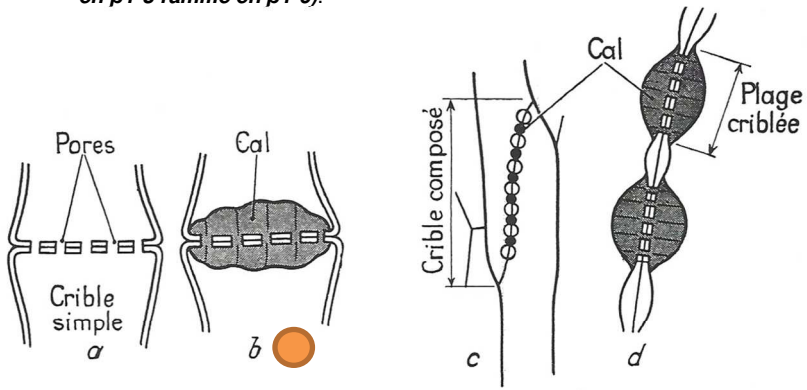


FIGURE 20. Formation d'une thylle. D'après BREUIL (2007).
Ce schéma peut être simplifié en deux dimensions en ne dessinant que la partie haute.

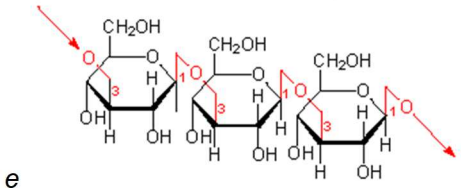
- Dans le **xylème**, des ***excroissances des cellules parenchymateuses (vivantes) adjacentes se forment dans les vaisseaux, leur vacuole se remplissant de substances variées (tanins, réserves, résines…)*** : ce sont des **thylles** (figure 20) (genre féminin : une thylle).
- **Certaines thylles** sont **définitives** ; les **cellules** qui les composent **meurent** alors en restant **comblées**. Cela est caractéristique du **bois de cœur (= duramen)** (non fonctionnel) situé dans les **tiges secondaires épaisses**.

2. Une obturation des tubes criblés du phloème par des cals (formés de callose)

- Dans le **phloème**, des **cals** (figure 21) peuvent **se former au niveau des cribles** à la **mauvaise saison** puis être **dissous par le cytosol** des cellules au **retour de la saison favorable**. Les **cals** sont des ***bouchons de callose (polymère de glucose en β1-3 ramifié en β1-6)***.



a, b: Cal obstruant un crible simple ; c, d : cals dans un crible composé.



e : callose (pour information)

FIGURE 21. Cals au niveau de plaques criblées. D'après CAMEFORT (1977).
Callose : http://www1.biologie.uni-hamburg.de/b-online/e17/17c.htm (consultation février 2018)

Un seul type de schémas suffit dans vos fiches (a / b par exemple, montrant la situation sans et avec le cal).

E. Un contrôle phytohormonal et environnemental de la préparation de la mauvaise saison

- Il s'agit ici de **dresser le bilan** mais aussi **d'expliciter quelques mécanismes** qui expliquent la façon dont les **phytohormones** et surtout **l'environnement**, notamment la **photopériode** et la **température**, agissent dans la **préparation de la mauvaise saison**.

1. Des mises en dormances largement contrôlées par l'acide abscissique

- Dans la plupart des **structures dormantes**, le **contrôle hormonal de la dormance** est lié à une **balance hormonale acide abscissique/acide gibbérellique** (figure 22) :
  - À l'approche de la **mauvaise saison (automne)**, la **production d'ABA augmente** en réponse à la perception de **facteurs externes**. Cela engendre l'**endurcissement** des structures et l'**entrée en dormance**.
  - À l'approche de la **belle saison (fin de l'hiver)**, la **production de GA augmente** en réponse à la perception de **facteurs externes**, ce qui suscite la **levée de dormance** puis la **reprise de la vie active**.

Ce second point a plutôt trait au III.

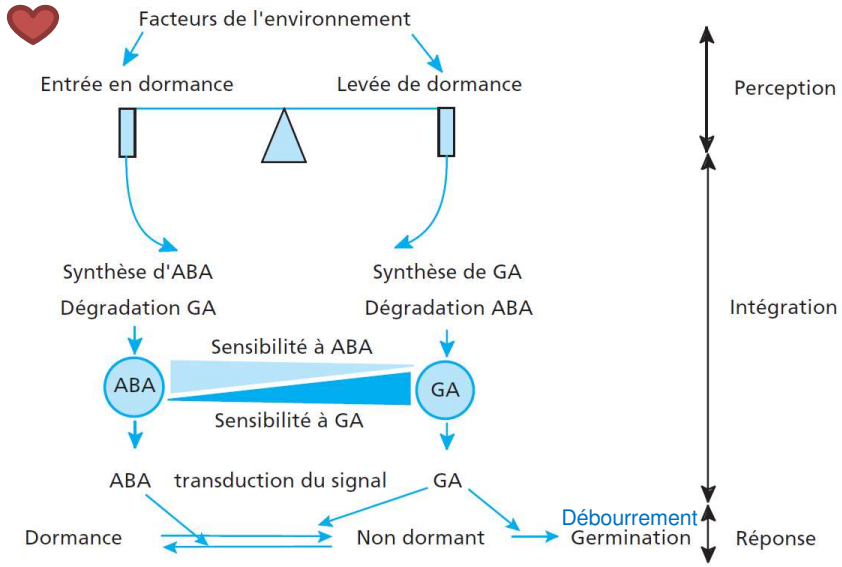


FIGURE 22. Balance ABA/GA et dormances. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- Bien entendu, comme nous avons pu le voir, **d'autres signaux hormonaux** entrent en jeu localement. C'est l'occasion de revoir le **panorama des phytohormones** déjà abordé dans le chapitre 18 sur le DPE des Angiospermes (encadré C).

Encadré C Les facteurs de croissance ou hormones végétales

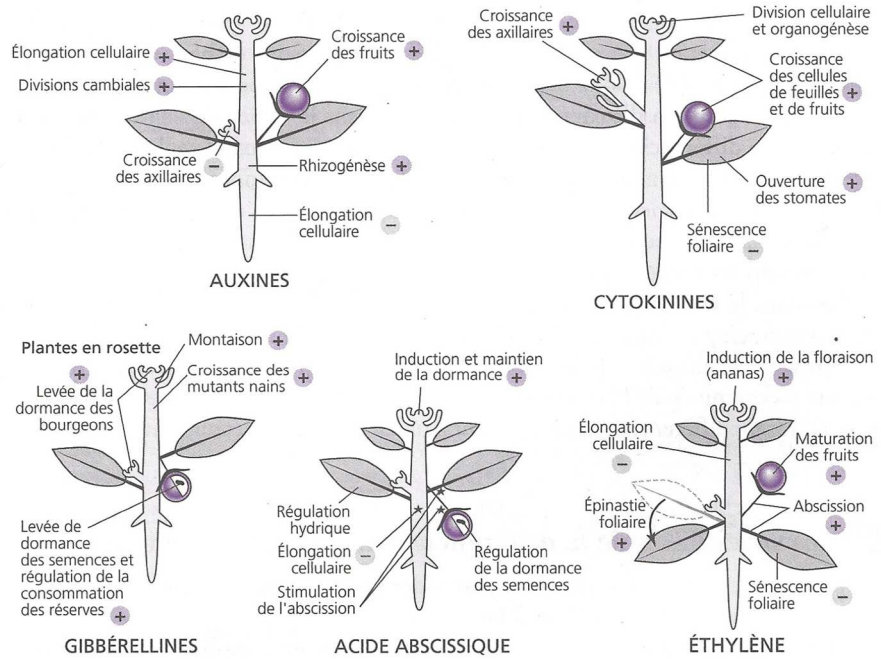
(Pour aller plus loin : d'après DUCREUX, 2002, et MEYER et al., 2008)

Approfondissement

Les activateurs de croissance (ou hormones végétales)

La notion d'hormone reste encore discutée chez les plantes. Chez l'animal, les hormones sont des substances organiques agissant à faible dose et secrétées par des glandes endocrines spécialisées dans le milieu intérieur pour être adressées à un tissu ou des cellules spécifiquement sensibles à leur action.

Chez les végétaux, cette définition est difficile à appliquer. Les lieux de synthèse sont mal définis, même si l'on considère que l'auxine est majoritairement synthétisée au niveau des méristèmes, les fonctions multiples et les mécanismes d'action mal élucidés. On sait néanmoins utiliser ces substances pour réguler certaines fonctions, agir sur la différenciation/dédifférenciation cellulaire, modifier le comportement des plantes dans un cadre agronomique. Pour éviter toute ambiguïté quant au réel statut des hormones végétales, on utilise plus généralement les termes d'activateurs ou de régulateurs de croissance.



Principales fonctions attribuées à cinq des activateurs de croissance. (D'après une illustration de J. Guern.)

Phytohormones	Biosynthèse et transport	Effets biologiques
Auxine (AIA : acide indolacétique) CH_2-COOH NH	• Synthèse connue à partir du tryptophane, dans les feuilles jeunes, les primordiums et les graines en développement, mais d'autres voies de synthèse existent. • Transport polarisé de cellule à cellule et transport à longue distance par le phloème.	+ Élongation cellulaire caulinaire Activité cambiale Croissance des fleurs et des fruits Rhizogenèse (racines adventives) Dominance apicale − Élongation cellulaire racinaire Abscission Floraison de certaines espèces
Cytokinines (CK) Zéatine : $NH\text{-}CH_2\text{-}CH{=}C$ (CH_2OH, CH_3) N, N, N, NH	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C5. • Les cytokinines sont des dérivés de l'adénine (ATP) avec un groupement isoprène en position N°. • Synthèse dans les tissus jeunes ou méristématiques (apex racinaires, bourgeons, cambium, graines en développement). • Transport par le xylème.	+ Croissance cellulaire des feuilles, des fruits, des bourgeons axillaires Division cellulaire, organogenèse Ouverture des stomates Floraison de certaines espèces − Sénescence foliaire Dominance apicale
Éthylène Gaz C_2H_4 $H_2C = CH_2$	• Synthétisé à partir de la méthionine dans les tissus sénescents ou soumis à un stress. • Transport par diffusion.	+ Maturation des fruits Abscission (feuille, fruit) Sénescence (feuille, fleur) Ouverture des fleurs − Élongation cellulaire caulinaire et racinaire
Acide abscissique (ABA) ABA OH, CO_2H, O	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C40. • L'ABA est un sesquiterpène synthétisé à partir des caroténoïdes du plaste (voie non mévalonique) dans les feuilles matures en réponse à des stress abiotiques, les tiges, les racines, les graines et fruits en développement). • Transport par le phloème et le xylème.	+ Induction et maintien de la dormance Fermeture des stomates Allocation des assimilats des feuilles aux graines en formation Synthèse de protéines de réserves dans les graines − Élongation cellulaire ; action antagoniste des gibbérellines
Gibbérellines Acide gibbérellique GA_1 GA1 O, OH, CH_2, H, HO, CH_3, COOH	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C20. • Les GA sont des diterpènes cycliques • Synthèse dans la tige feuillée, les jeunes feuilles des bourgeons apicaux, les graines et les fruits en développement, les apex racinaires. • Transport par le xylème et le phloème.	+ Croissance et élongation cellulaire de la tige feuillée (montaison) Croissance des mutants nains Induction de la germination de graines Régulation de la consommation des réserves des graines de céréales Floraison de plantes de jours longs
Jasmonate O, COO^-	• Dérivé volatile d'acides gras insaturés (acide linolénique). • Synthèse dans toutes les parties de la plante.	+ Synthèse de protéines de défenses Accumulation de protéines de réserves − Croissance des tiges, des racines, Germination des graines
Systémine Petit peptide (18 AA)	• Petit peptide produit dans les tissus blessés.	+ Défense systémique
Acide salicylique COOH OH	• Synthèse par la voie de l'acide shikimique. • L'acide salicylique est un composé phénolique.	+ Activation des gènes de défense contre les agents pathogènes Défense systémique Croissance racinaire
Brassinostéroïdes Brassinolides H_3C, OH, CH_3, HO, O	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C30. • Les Brassinostéroïdes sont des hormones stéroïdes. • Présent dans le pollen, les graines immatures, les feuilles, les tiges, les racines et les fleurs.	+ Division et élongation cellulaires Élongation du tube pollinique Élongation de la tige feuillée Morphogenèse foliaire Production d'éthylène − Croissance et développement des racines Différenciation vasculaire
Polyamines Spermine $H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH(CH_2)_3NH_2$ et putrescine $H_2N(CH_2)_4NH_2$	• La spermine est formée par la voie de synthèse de l'éthylène. • La putrescine est formée par décarboxylation de l'arginine et de l'ornithine. • Présentes dans toutes les cellules. Souvent conjuguées aux acides phénoliques.	+ Division cellulaire Tubérisation Initiation de racines et tiges adventives Embryogenèse Réaction d'hypersensibilité Floraison de certaines espèces − Sénescence des tissus

2. Des modifications des structures initiées par la perception de signaux environnementaux, notamment la photopériode et la température

a. La baisse de la photopériode, un signal perçu par le phytochrome

α. La photopériode, un marqueur de la saisonnalité dans laquelle s'inscrit le cycle de vie des Angiospermes

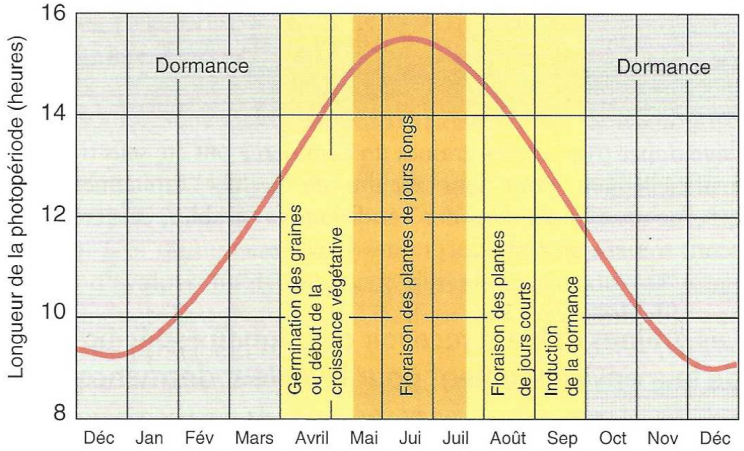


FIGURE 23. Photopériode et saisonnalité du cycle des Angiospermes.
D'après RAVEN *et al.* (2007b).

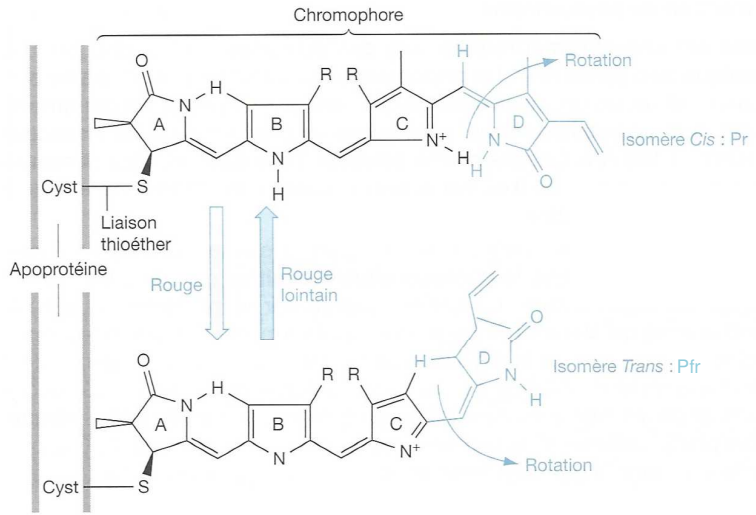
- Sous **nos latitudes**, la **photopériode** (= ***durée de la portion éclairée d'une journée***) est **minimale** lors de la **saison défavorable** et **maximale** en **été**. Il s'agit donc d'un **signal environnemental clair** et on constate que ce signal **contrôle bon nombre des processus saisonniers chez les plantes** (figure 23).
- Cela suppose des mécanismes de **détection de la photopériode**.

β. La photopériode, une donnée environnementale captée par le phytochrome

- Ces **signaux lumineux** sont détectés par une **protéine** nommée **phytochrome PHY** (figures 24-2-25-26) que l'on trouve dans le **cytosol** des **cellules méristématiques** (et aussi des **cellules en croissance active**), y compris (et surtout !) dans l'**embryon** des graines.

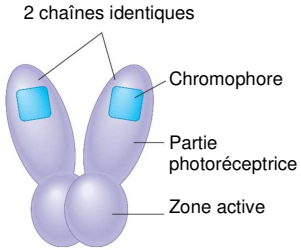
i. Le phytochrome, une chromoprotéine notamment exprimée au niveau méristématique

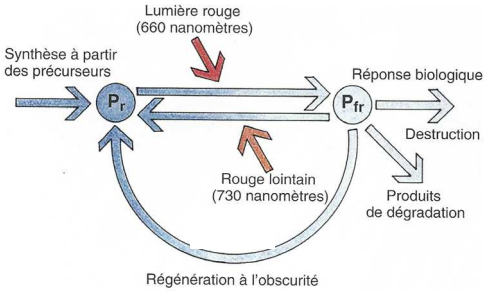
- Le **phytochrome** est une **chromoprotéine** qui comprend ***deux chaînes polypeptidiques identiques (apoprotéine) attachées chacune à un groupement prosthétique pigmentaire nommé chromophore***. Cette protéine existe sous plusieurs formes (A, B, C, D, E) exprimées dans des **tissus variés**, notamment les **méristèmes** et les **zones en croissance**.

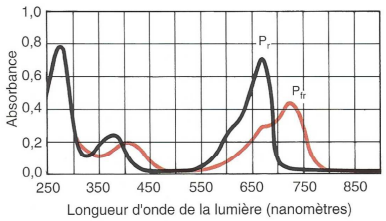


Structure et isomérie du phytochrome

La forme synthétisée par la cellule est la forme Pr inactive. La lumière rouge la transforme en forme active Prf responsable des effets observés. Le rouge lointain isomérise le Prf en Pr inactif. La réponse de la cellule dépend de la proportion de ces deux formes qui est conditionnée par le taux de synthèse de Pr et le taux de destruction par voie enzymatique du Prf ainsi que par la nature de l'éclairement.







Spectre d'absorption des deux formes de P_r et P_{fr} *La différence entre les spectres d'absorption des deux formes du phytochrome, P_r et P_{fr}, permet d'isoler les photorécepteurs.*

Synthèse du phytochrome *Le phytochrome est continuellement synthétisé sous la forme P_r à partir de ses précurseurs, les acides aminés, et il s'accumule sous cette forme dans les plantes cultivées à l'obscurité. P_r se transforme en P_{fr} lors d'une exposition à la lumière rouge présente dans la lumière solaire. P_{fr} est la forme active qui induit une réponse biologique. P_{fr} redevient P_r par photoconversion en cas d'exposition au rouge lointain. À l'obscurité, P_{fr} redevient P_r (régénération à l'obscurité) ou est éliminé par un processus dénommé « destruction » qui prend plusieurs heures et implique probablement une hydrolyse par une protéase. Les trois voies possibles d'élimination de P_{fr} permettent un renversement des réponses induites. Il faut cependant remarquer que le renversement à l'obscurité n'a été mis en évidence que chez les dicotylées vraies, mais pas chez les monocotylées.*

FIGURE 24. Le phytochrome. En haut : BREUIL (2007). En bas : RAVEN *et al.* (2007b).
Schéma mauve : http://bio1152.nicerweb.com/Locked/media/ch39/phytochrome.html (consultation mars 2016)

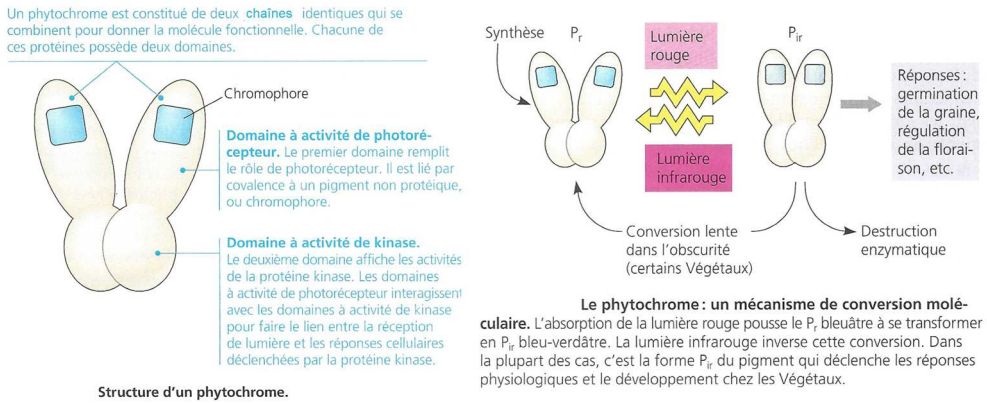


FIGURE 25. Le phytochrome : une vision simple. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
Attention, c'est bien du rouge sombre dont il s'agit (plutôt que de l'infrarouge).

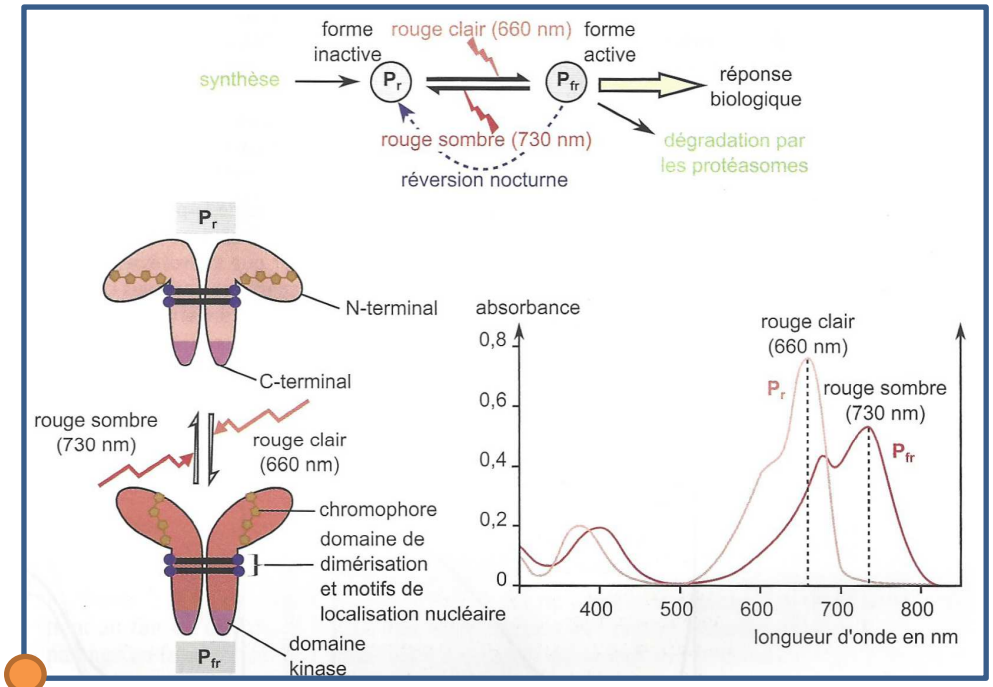


FIGURE 26. Le phytochrome : un exemple de figure qui peut être refait dans une fiche.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

ii. Le phytochrome, une chromoprotéine photoconvertible qui existe sous deux formes, Pr et Pfr, contrôlées par la nature des radiations reçues

- Le **photochrome** existe sous **deux formes** liées à l'**isomérisation** du **chromophore** :
  - Une **forme Pr** (r pour *red*) où ***le chromophore est déployé horizontalement*** (**conformation *cis***). Cette forme est **inactive**.
  - Une **forme Pfr** (fr pour *far red*) où ***le chromophore est coudé*** (**conformation *trans***). Cette forme est **active**.
- La **transconformation** intervient grâce aux **longueurs d'onde** arrivant sur le phytochrome : la **lumière blanche** et la **lumière rouge** induisent la **forme Pfr active** (une partie des PHY étant ensuite **dégradée**) alors que la **lumière rouge sombre et l'obscurité** induisent la **forme Pr inactive**.

iii. Le phytochrome activé (forme Pfr), une structure migrant dans le noyau où elle active ou inactive l'expression de gènes cibles (+ activité kinase cytosolique)

- *Le mode d'action du phytochrome et sa transduction sont hors programme.*
- Signalons juste que la **forme Pfr active** du photochrome **migre dans le noyau** et se fixe sur un sur un **facteur spécifique de transcription** (nommé PIF, *Phytocrhom Interacting Factor*) ce qui **stimule/inhibe l'expression de certains gènes** (figure 27).

Le **phytochrome** possède en outre une **activité kinasique** capable d'activer des voies de **transduction** directement dans le **cytosol** grâce à **portion C-terminale** qui **phosphoryle** des protéines.

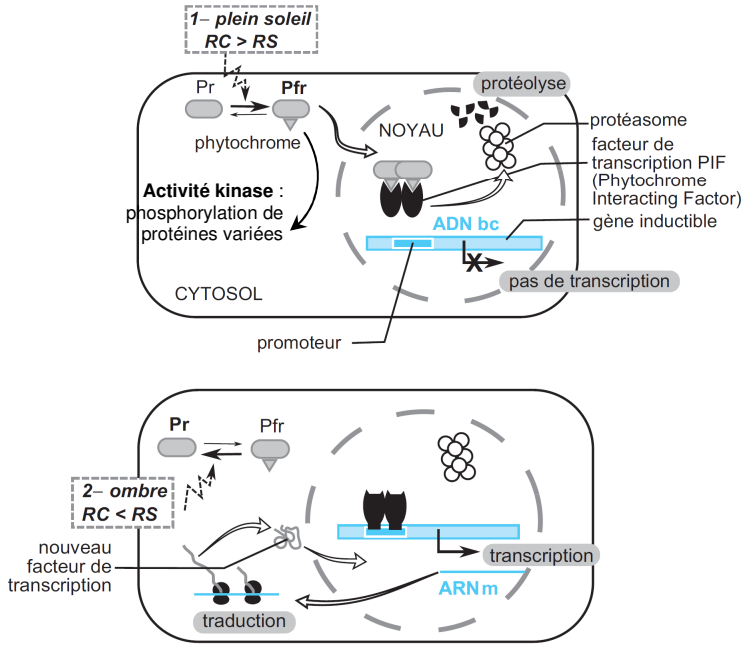


FIGURE 27. Contrôle de l'expression génétique par le phytochrome.
*Dans cet exemple, la fixation du **phytochrome B (forme active Pfr)** sur le **facteur de transcription** induit son **détachement de l'ADN**, et donc **l'inhibition de la transcription**.*
D'après PEYCRU *et al.* (2010b), légèrement complétée.

iv. Le ratio Pr/Pfr, une indication moléculaire de la photopériode

- En réalité, les **signaux rouge** et **rouge sombre** sont interprétés par la plante comme des **indicateurs** de la **durée de la photopériode** : la couleur rouge n'est présente qu'en **journée éclairée au sein de la lumière blanche** alors que le **rouge sombre** est plutôt l'indice d'un **début** ou d'une **fin de journée**.
- En fonction de la durée du jour, un **ratio journalier de formes Pr/Pfr** s'établit qui constitue un **indicateur** pour la plante de la **durée de la photopériode**.

b. La baisse de température, une donnée dont les modes de perception sont multiples, complexes, interconnectés et demeurent discutés

- Une revue bibliographique* rapide permet de se rendre que la **perception de la température** par les plantes est une donnée **très étudiée** sans qu'aucun mécanisme simple ou unique ne soit unanimement proposé.
- Dans le cadre de la **détection du refroidissement** en **début de mauvaise saison** induisant **l'endurcissement des plantes**, on peut citer les éléments suivants (bilan : figure 28).

* ***Quelques références utilisées*** *(non exhaustif)*

AWASTHI, R., K. BHANDARI & H. NAYYAR (2015). Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Frontiers in Environmental Science*, **3** (11) : 1-24.
BANERJEE, A., S. H. WANI & A. ROYCHOUDHURY (2017). Epigenetic Control of Plant Cold Responses. *Frontiers in Plant Science*, **8** (1643) : 1-5.
BAULCOMBE, D. C. & C. DEAN (2014). Epigenetic Regulation in Plant Responses to the Environment. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, **2014** (6) : 1-19.
CORNIC, G. (2007). *Effets de la température sur la photosynthèse*. Fichier PDF, 42 pages. http://www.ese.u-psud.fr/IMG/pdf/Effet_de_la_temperature_sur_la_photosynthese-3.pdf (consultation février 2018)
DELKER, C., M. VAN ZANTEN & M. QUINT (2017). Thermosensing Enlightened. *Trends in Plant Science*, **22** (3) : 185-187.
PENFIELD, S. (2008). Temperature perception and signal transduction in plants. *New Phytologist*, **179**: 615-628.
THEOCHARIS, A., C. CLÉMENT & E. AIT BARKA (2012). Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta*, **235** : 1091-1105.
VERHAGE, L., E. I. SEVERING, J. BUCHER, M. LAMMERS, J. BUSSCHER-LANGE, G. BONNEMA, N. RODENBURG, M. C. G. PROVENIERS, G. C. ANGENENT & R. G. H. IMMINK (2017). Splicing-related genes are alternatively spliced upon changes in ambient temperatures in plants. *PLoS One*, **12** (3) : 1-18.

α. Une baisse de la température moyenne perçue en lien avec la photopériode, et probablement directement détectée par le phytochrome lui-même [signal 1]

- L'**acclimatation au froid** supposerait une **combinaison à une baisse de la photopériode** dans de **nombreux cas**.
- Des études récentes (ex. DELKER *et al.*, 2017), menées chez *Arabidopsis thaliana*, suggèrent par ailleurs de plus en plus clairement que le **phytochrome** pourrait lui-même **détecter le froid** : ainsi, à éclairement égal mais faible, **le froid favoriserait la forme inactive Pr** par rapport à une température plus élevée.

L'**inactivation du phytochrome** (passage de la forme Pfr à la **forme Pr**) peut donc s'opérer grâce à **deux signaux** (en réalité **complémentaires**) :
- Une **diminution de la photopériode**.
- Une **diminution de la température** moyenne.

β. Une baisse de température détectée de manière indirecte par la diminution d'activité métabolique et photosynthétique qui génère des ROS [signal 2]

- Dans le cadre du **refroidissement** en fin de belle saison, on peut noter que **l'activité métabolique globale diminue**, y compris la production de **photoassimilats**.

- Cela active des **voies cytosoliques** de **production de ROS** (*reactive oxygen species*, espèces réactives d'oxygène) à l'origine de **voies de transduction** informant la cellule d'une **situation de stress**.

γ. Une détection des premiers gels par l'augmentation de l'osmolarité vacuolaire et cytosolique [signal 3]

- Revoir encadré B page 12 : on rappelle que les **premiers gels** touchent d'abord le **milieu extracellulaire**, faisant **diminuer le potentiel hydrique à l'extérieur** des cellules, d'où une **forte sortie d'eau des cellules**. Comme la quantité d'eau intracellulaire diminue, il s'ensuit une **augmentation de l'osmolarité intracellulaire** qui :
  - **Augmente la surfusion**, comme nous l'avons déjà vu,
  - Déclencherait des **voies de transduction** informant le **noyau** du **froid** qui se met en place.

δ. Une détection plus ou moins directe de la température au niveau membranaire : fluidité (avec production de ROS) et perméabilité au Ca^{2+} [signaux 4-5]

- Le froid fait **diminuer la fluidité membranaire** et l'on a démontré que cela active une **voie de transduction produisant des ROS**.
- D'autre part, on constate que le **froid** augmentait l'**influx de Ca^{2+}** dans le **cytosol** ; certains auteurs postulent qu'un **canal Ca^{2+}** serait **directement sensible au froid**. Ce point est encore discuté.

ε. Une production d'acide abscissique (et de monoxyde d'azote) dans les tissus détecteurs de la baisse de température

- Comme la **baisse de la photopériode**, l'acclimatation ferait intervenir une **augmentation de la production d'acide abscissique (ABA)** par les cellules détectrices à l'origine de nombre des **adaptations** constatées dans **d'autres tissus**.
- *La synthèse de **monoxyde d'azote (NO)** (une phytohormone gazeuse) a aussi été constatée au niveau des **feuilles soumise au froid** chez plusieurs espèces.*

ζ. Une modification de l'expression génétique induisant l'endurcissement (modification du transcriptome par des facteurs de transcription + des modifications épigénétiques + l'épissage alternatif)

- Les **réponses constatées** (**modifications moléculaires**, **cellulaires**, **tissulaires**…) lors de ***l'acclimatation au froid*** (= **endurcissement**) et/ou de la **mise en dormance** sont finalement dues à une **modification de l'expression génétique** induite par les différentes **voies de signalisation** citées.
- L'étude de **nombreux mutants** (notamment chez *Arabidopsis thaliana*) a permis de comprendre en partie certaines **voies de signalisation**.
- À l'arrivée, on constate que le **froid** (généralement **couplé à la baisse de photopériode**) induit une **modification du transcriptome**, c'est-à-dire de ***l'ensemble des ARN produits par la cellule à un moment donné*** ; le **protéome** (***ensemble des protéines produites par la cellule à un moment donné***) est donc **modifié** et ce sont ces **nouvelles protéines** qui agissent ensuite.
- Cette **modification du transcriptome** passe essentiellement par les processus suivants :
  - La production, à l'issue des **voies de signalisation cytosoliques mobilisées**, de **facteurs spécifiques de transcription** qui **migrent dans le noyau** et stimulent **l'expression de certains gènes** ou en **inhibent d'autres**.
  - Des **modifications épigénétiques**, notamment relatives à la **méthylation des histones**.
  - Des modifications de **séquences protéiques** par **épissage alternatif**.

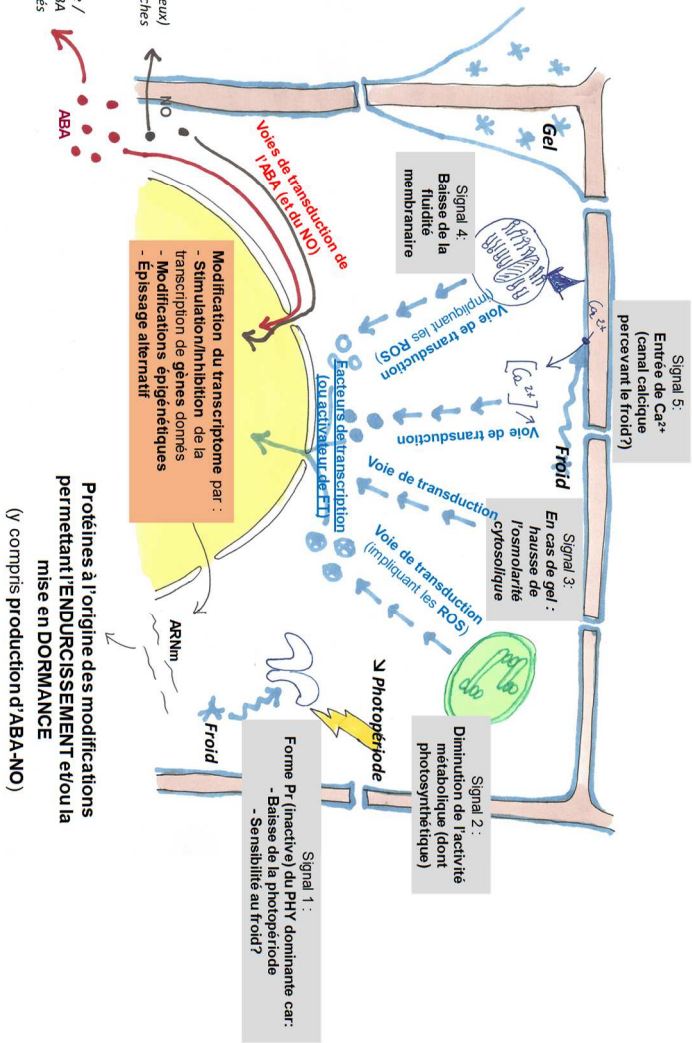


FIGURE 28. Panorama du mode de la perception cellulaire du refroidissement. *Original.*

Bilan (adapté du programme)	✓ Les principales **adaptations** permettant le **passage de la mauvaise saison** sont : - **métabolisme réduit** (**vie ralentie**, **dormance**) - mise en **réserve** ° Dans les **graines** ° Dans les **organes de réserve végétatifs** (**souterrains**) ° Dans les **parenchymes libéro-ligneux** - **modifications protégeant le végétal** durant **l'hiver** (prévenant notamment le **gel**) : ° **Endurcissement** des **organes persistants** (dont **bourgeons**) ° **Abscission foliaire** ° **Obturation** temporaire des tissus conducteurs (**thylles** dans le **xylème**, **callose** dans le **phloème**) ✓ La **perception des saisons** par l'organisme est liée aux **signaux** de **photopériode** (notamment le **phytochrome**) et **température** par des mécanismes variés). ✓ La perception de ces signaux déclenche des **réponses cellulaires** et **tissulaires** qui **synchronisent l'organisme** avec les **saisons.**

III. La reprise de la vie active au retour de la belle saison et la floraison qui la suit

- Lorsque les **conditions favorables** reviennent (photopériode augmentée, température moyenne s'élevant), on assiste à la **reprise de vie active** dont le programme invite à examiner les **principaux aspects**. Cette reprise de l'activité végétative suppose la **levée des dormances**.
- **Plus tard** en saison, la plante subit la **floraison** qui permet la **reproduction sexuée**.

*Pour intégrer tout cela dans le **cycle des saisons**, on peut se reporter de nouveau à la figure 23 (page 19).*

Capacités exigibles	✓ **Mettre en évidence** l'action de la photopériode et des températures dans l'induction de réponses (floraison, [germination ?]). ✓ **Décrire** les étapes de la reprise de l'activité de la plante au printemps à différents niveaux. ✓ **Montrer** que la floraison nécessite des conditions de vie favorables.

***Important** : vous noterez que **beaucoup de schémas** proposés dans la partie II… peuvent **resservir** dans la partie III !*

A. La levée de dormance et le retour à la vie active

1. Chez les graines : une levée de dormance aboutissant à la germination, un développement généralement différé de la descendance

- À l'exception de **quelques espèces** comme les **céréales d'hiver** qui **germent** avant l'hiver et **survivent** sous forment de **plantules résistantes au gel**, la **plupart des graines** passent **l'hiver à l'état dormant** et ne **germent** qu'au **printemps suivant**. Il y a donc un **développement différé de la descendance** (*mot-clef du programme*).

a. Cas de la levée de dormance d'origine tégumentaire

- Une **semence à dormance tégumentaire** peut **germer artificiellement** si l'on ***retire le tégument*** (**décortication**) ou si ***on l'abîme*** (**scarification**).
- La **levée de dormance d'origine tégumentaire** peut s'effectuer **naturellement** par des **processus variés** (revoir la figure 13 – remise en page suivante) qui parfois se combinent :
  - L'**altération mécanique** des enveloppes (alternances de gel/dégel, sécheresse…)
  - La **raréfaction des inhibiteurs** (emportés par ruissellement, ou bien s'évaporant s'ils sont volatils…)
  - Le passage dans le **tube digestif animal**
  - L'action de **micro-organismes ou de champignons du sol**
  - Le passage du **feu** (**semences « pyrrolabiles »**)
  - …

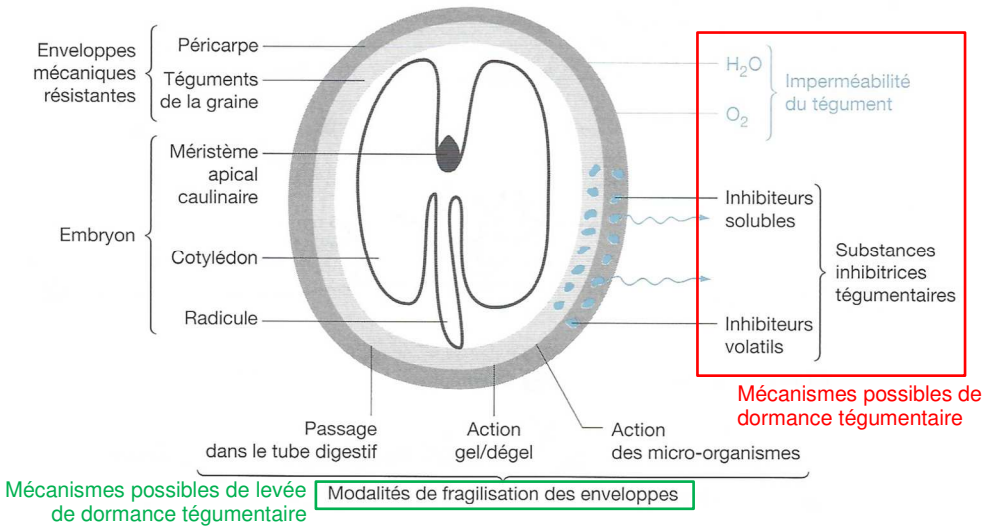


FIGURE [13]. La dormance tégumentaire chez les graines : une vision synthétique.
Le cas illustré est celui d'un caryopse puisqu'il a un péricarpe.
D'après BREUIL (2007). *(!) Péricarpe seulement si caryopse !*

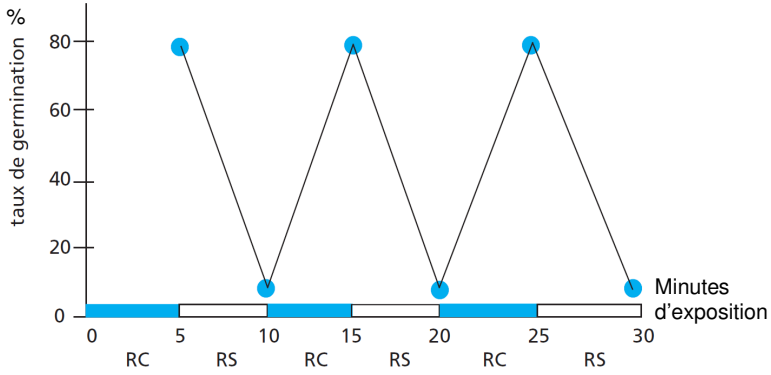
b. Cas de la levée de dormance d'origine embryonnaire

α. Une levée de dormance qui combine des facteurs endogènes et exogènes

- La levée de **dormance embryonnaire** ***ne s'observe pas par simple décortication ou scarification et nécessite des mécanismes moléculaires endogènes*** qui eux-mêmes dépendent de la ***détection de la variation de paramètres externes***, le plus souvent la **lumière** ou le **froid**.
- Les **semences photolabiles** sont ***celles dont la levée de dormance est initiée par une augmentation de la photopériode*** et les **semences psychrolabiles** (du gr. *psukhros*, froid) sont ***celles dont la levée de dormance est initiée par le froid*** – ce qui est le **cas le plus fréquent** sous nos latitudes.

β. Une levée de dormance initiée par l'allongement de la photopériode et sa détection par le phytochrome chez les semences photolabiles

- Chez les **semences photolabiles** (comme la Laitue), on constate que ***l'allongement de la photopériode entraîne la germination***.
- La soumission de **semences photolabiles** à une **alternance de rayonnements rouge** (λ = 666 nm, en anglais *red*) et **rouge sombre** (λ = 730 nm, en anglais *far red* – en **limite du domaine visible**) sur des **cycles consécutifs de cinq minutes** (figure 28) montre que :
  - À la suite d'un cycle dont la **dernière radiation** est **rouge**, **80 % des semences germent** (et 20 % des semences ne germent pas) ;
  - À la suite d'un cycle dont la **dernière radiation** est **rouge sombre**, un **pourcentage négligeable** de **semences germe**, **la majorité ne germant pas**.
- Selon le mécanisme vu plus tôt (II.E.2.a), un **ratio des formes Pr/Pfr du phytochrome** renseigne les **semences** sur **l'allongement de la photopériode**.

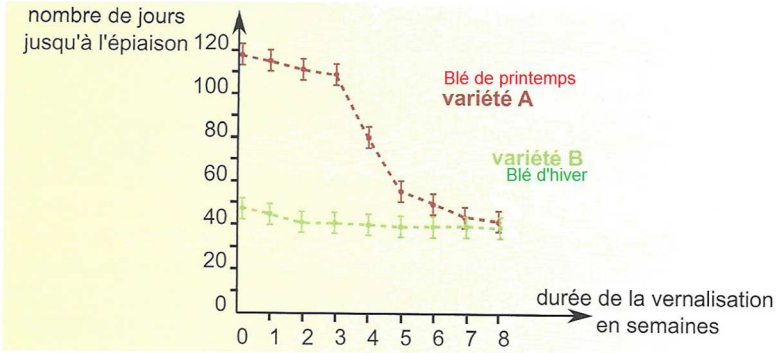


Taux de germination de semences de laitue illuminées alternativement par le rouge clair (RC) et le rouge sombre (RS).

FIGURE 29. Influence des longueurs d'onde dans le rouge sur la germination de semences de Laitue. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

γ. Une levée de dormance initiée par une soumission au froid prolongé (= vernalisation) chez les semences psychrolabiles

- On appelle **vernalisation** une ***période de froid nécessaire pour déclencher le retour d'une structure dormante à la vie active (graine, bourgeon)***. La majorité des semences est ainsi **psychrolabile** et ***nécessite une telle vernalisation*** (figure 30) – dont la **durée** dépend de l'**intensité du froid** (**température**) et de l'**espèce végétale**.
- Certains laboratoires de **semenciers** opèrent d'ailleurs une ***« vernalisation » artificielle des semences*** qu'on nomme **stratification**.



Délai jusqu'à l'épiaison de 2 variétés de blé en fonction de la durée du traitement de vernalisation.

L'erreur standard de la moyenne est de 9 jours pour les 2 variétés.

FIGURE 30. Effet de la vernalisation des caryopses du Blé de printemps (espèce psychrolabile) et du Blé d'hiver (espèce à germination immédiate) sur le développement.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

- La **détection du froid** a lieu pendant la **mauvaise saison** et fait appel aux **mêmes mécanismes de perception** que ceux qui interviennent lors de la **préparation de la mauvaise saison** (II.E.2.b).

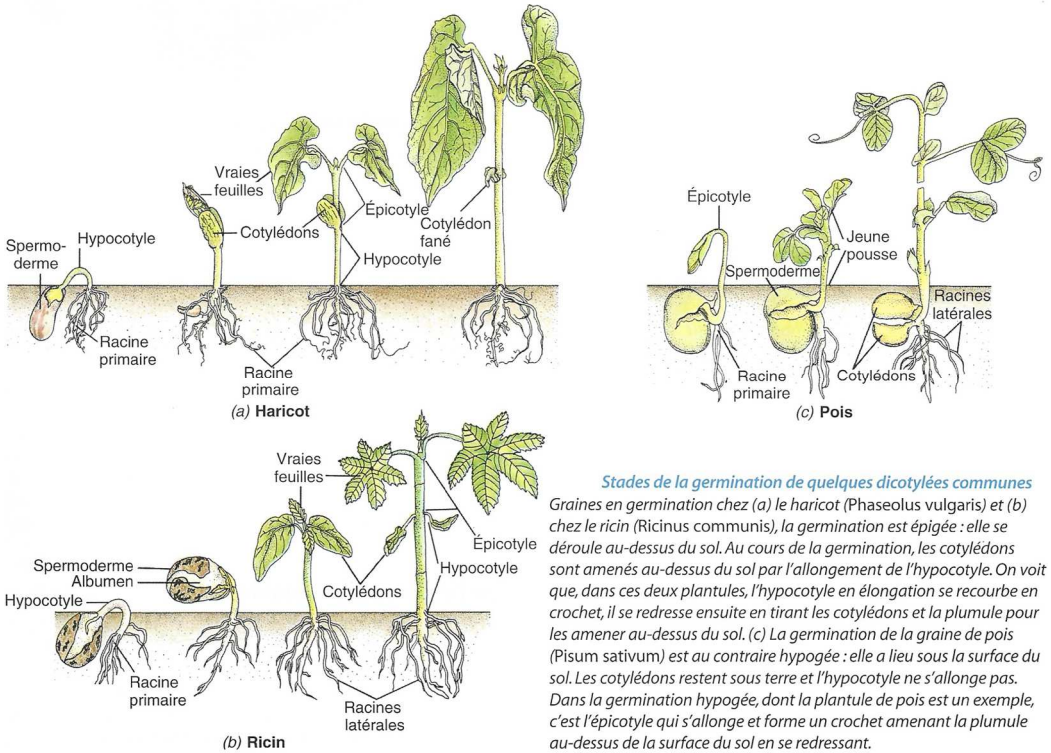
c. Modalités et mécanismes de la germination

- La **germination** intervient une fois la **dormance levée**. Au **sens** le plus **strict**, on parle de **germination** au **sens strict** ***lorsque l'embryon d'une graine commence son développement et perce les téguments*** et, au **sens large**, on inclut la ***formation de la jeune plante*** qui suit.

α. Un rappel : deux types de germination (hypogée et épigée)

- On distingue classiquement **deux types de germination** (figures 31-32) :
  - La **germination épigée** ***lorsque les tissus de réserve qui composent l'essentiel de la graine sortent du sol***. La germination est alors ***assurée essentiellement par l'élongation importante de l'hypocotyle***.
  - La **germination hypogée** ***lorsque les tissus de réserve qui composent l'essentiel de la graine demeurent dans le sol***. La germination est alors ***assurée essentiellement par l'élongation importante de l'épicotyle***.

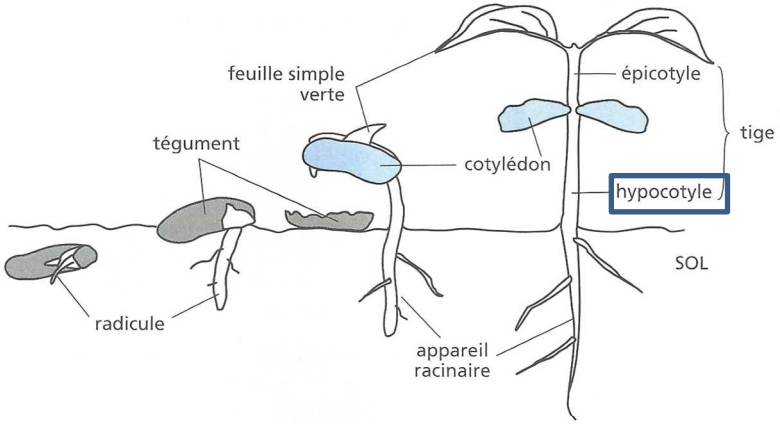
La **germination** fait partie du **développement post-embryonnaire**. Elle en est la **première étape**.



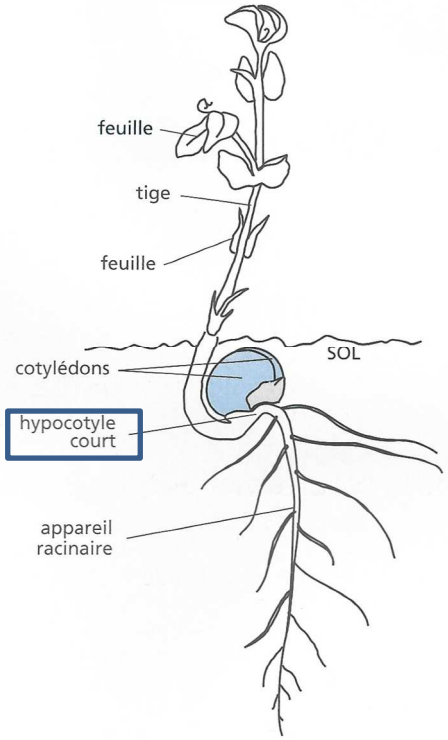
Stades de la germination de quelques dicotylées communes

*Graines en germination chez (a) le haricot (*Phaseolus vulgaris*) et (b) chez le ricin (*Ricinus communis*), la germination est épigée : elle se déroule au-dessus du sol. Au cours de la germination, les cotylédons sont amenés au-dessus du sol par l'allongement de l'hypocotyle. On voit que, dans ces deux plantules, l'hypocotyle en élongation se recourbe en crochet, il se redresse ensuite en tirant les cotylédons et la plumule pour les amener au-dessus du sol. (c) La germination de la graine de pois (*Pisum sativum*) est au contraire hypogée : elle a lieu sous la surface du sol. Les cotylédons restent sous terre et l'hypocotyle ne s'allonge pas. Dans la germination hypogée, dont la plantule de pois est un exemple, c'est l'épicotyle qui s'allonge et forme un crochet amenant la plumule au-dessus de la surface du sol en se redressant.*

FIGURE 31. Germinations épigée et hypogée. D'après RAVEN *et al.* (2007b).



Diverses étapes de la germination épigée du haricot (fabacée).



La germination hypogée du pois (fabacée).

FIGURE 32. Germinations épigée et hypogée (autre vision). D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

β. Un retour à la vie active séquentiel (en trois phases) qui suppose une réhydratation et une reprise du métabolisme

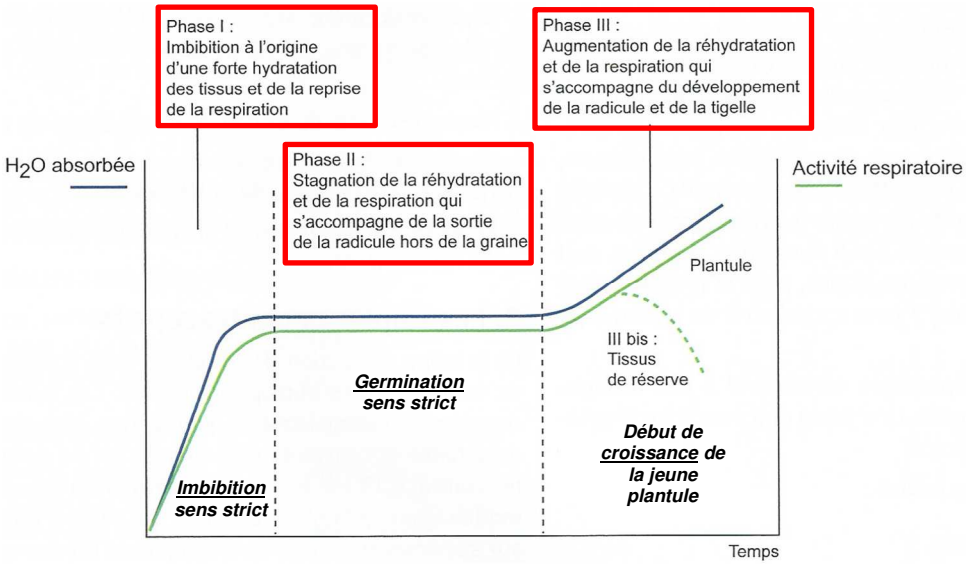
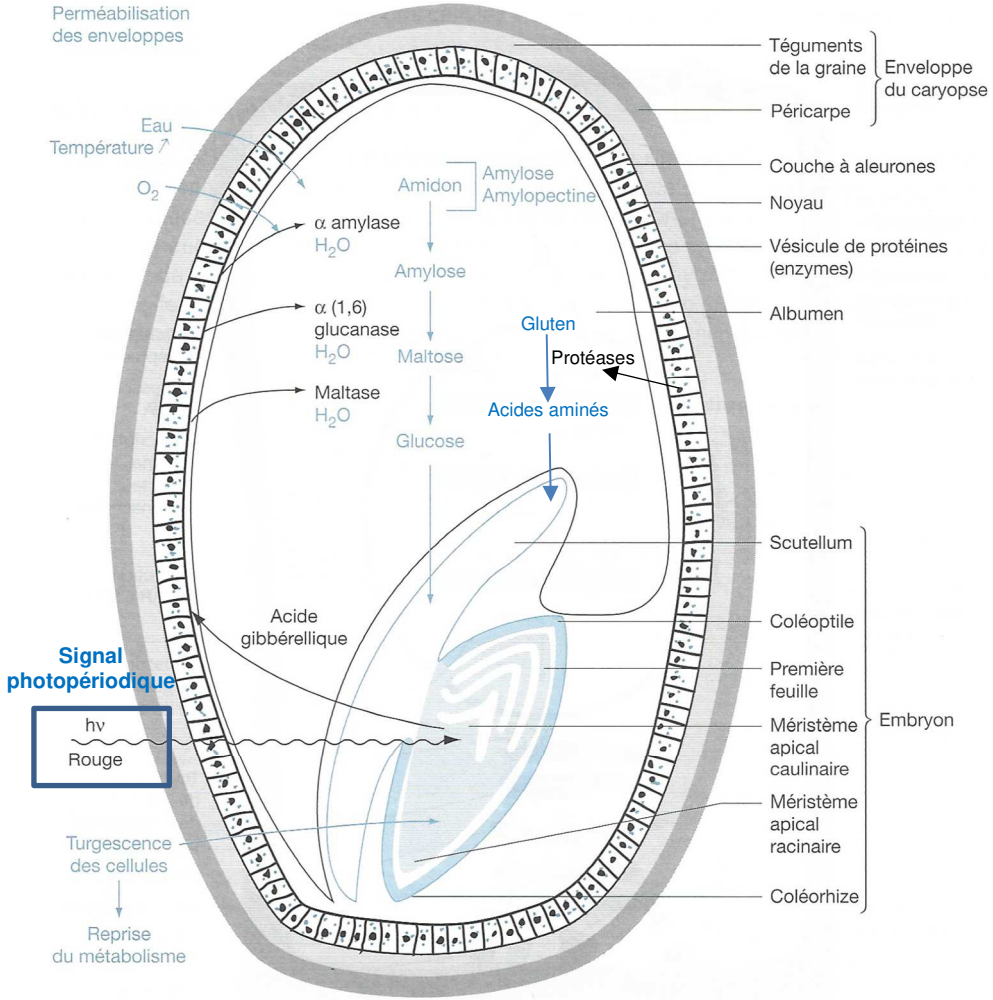


FIGURE 33. Étapes de la reprise de la vie active des graines. D'après RICHARD *et al.* (2015).

- La **germination** se caractérise par deux **processus notoires** (figure 33) :
  - Une ***réhydratation des tissus permise par la levée de dormance*** ; on peut parler d'**imbibition** de la graine.
  - Une ***reprise du métabolisme*** qui se traduit par ***un retour et une augmentation de l'activité respiratoire***.
- On peut noter, dans le détail, que ces **processus** s'effectuent en **trois phases** bien explicitées par la figure 33. *Certains auteurs réservent le nom d'**imbibition** à la seule **phase I**. Et le terme de **germination stricto sensu** à la seule **phase II**.*

γ. Une reprise du métabolisme qui nécessite une mobilisation des réserves sous contrôle gibbérellique : l'exemple des réserves chez une Poacée

- La **mobilisation des réserves** peut **varier** dans ses modalités selon les espèces mais est toujours sous **contrôle** des **gibbérellines** ou **acides gibbérelliques** (en anglais **GA** pour *gibberelic acid*).
- Après **levée de dormance** suite à la perception d'une **augmentation de la photopériode** par le **phytochrome**, on note ainsi les processus suivants (dans un **caryopse de Poacée** possédant des **réserves amylacées** et **protéiques [gluten]**) (figures 34-35) :
  - L'**embryon** produit des **GA**.
  - Le **GA** suscite, **dans l'albumen**, la **production d'enzymes hydrolysant la paroi** – ce qui facilite la **diffusion, dans les cellules alors déstructurées de l'albumen, des enzymes hydrolysant l'amidon** provenant de la couche à aleurones.
  - Les **réserves amylacées** sont ainsi **hydrolysées** et permettent la production de **glucose**. Le **gluten** est dégradé en **acides aminés** par des **protéases**.
  - Les **réserves** sont ainsi **utilisables par l'embryon** dans sa **croissance** et sa **germination** au sens strict.
  - L'**hormone** diffuse dans la **graine**.
  - Le **GA** active la **couche à aleurones** qui produit des **enzymes hydrolytiques** (amylases, maltases…) à partir des **acides aminés** stockés au sein des **grains d'aleurones.**



Action de l'acide gibbérellique sur l'utilisation des réserves dans un caryopse de blé
L'acide gibbérellique libéré par les tissus actifs de l'embryon diffuse vers la couche à aleurones. Les enzymes exocytées par ces vésicules détruisent la paroi et hydrolysent l'amidon en glucose utilisable par l'embryon.

FIGURE 34. Gibbérellines et mobilisation des réserves dans un caryopse de Blé.
D'après BREUIL (2007), complété.

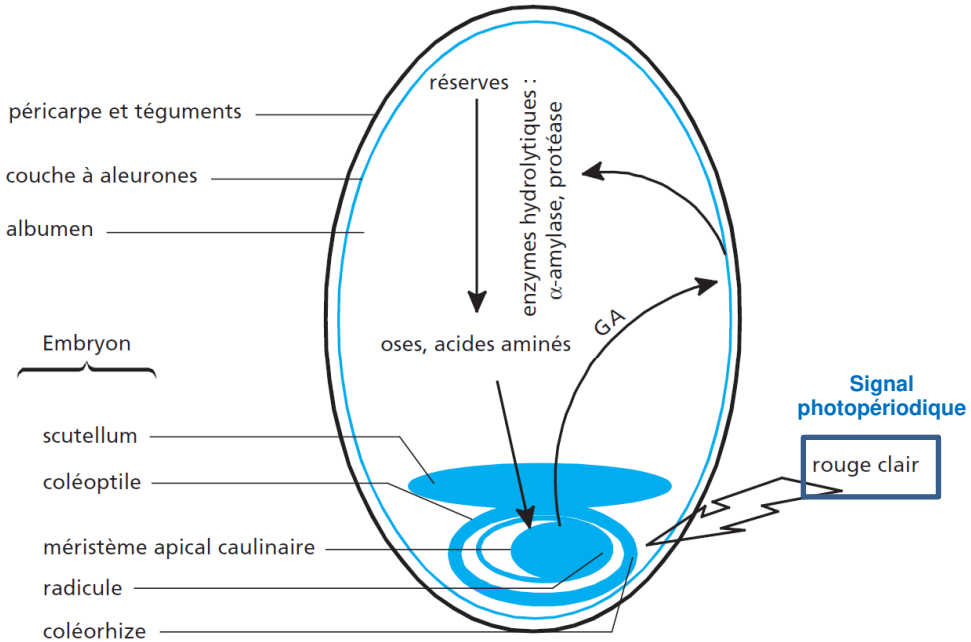
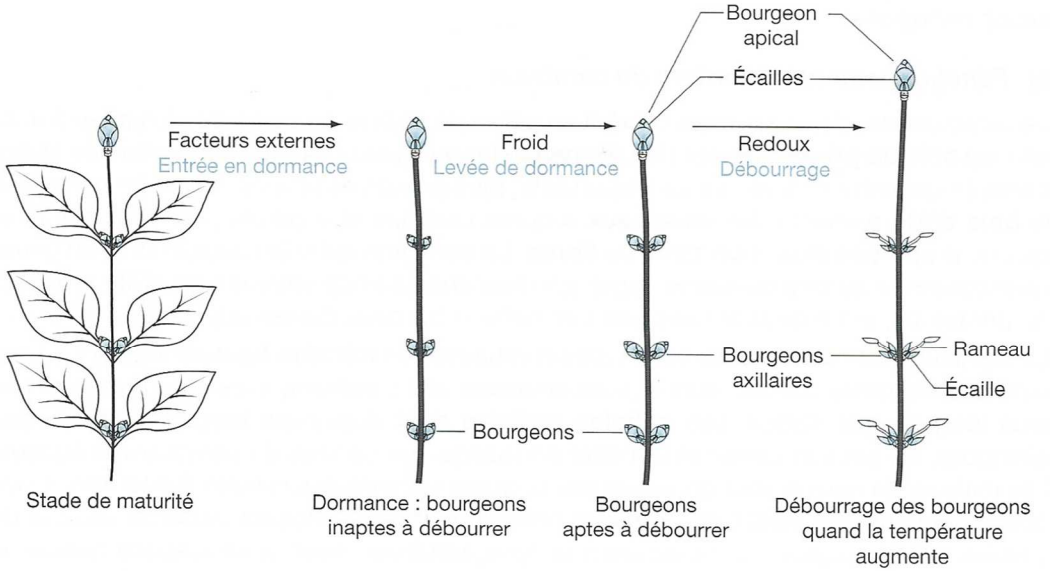


Schéma bilan de la mobilisation des réserves.
Ce schéma montre à la fois des corrélations trophiques et informatives au sein d'un végétal.

FIGURE 35. Gibbérellines et mobilisation des réserves dans un caryopse : une vision simplifiée (facile à refaire !). D'après PEYCRU *et al.* (2010b).



Dormance des bourgeons

Bien que la levée de dormance ait eu lieu durant l'hiver, le débourrage ne se déroule qu'avec l'augmentation de la température et la reprise de la circulation de la sève brute sous l'effet de la poussée racinaire.

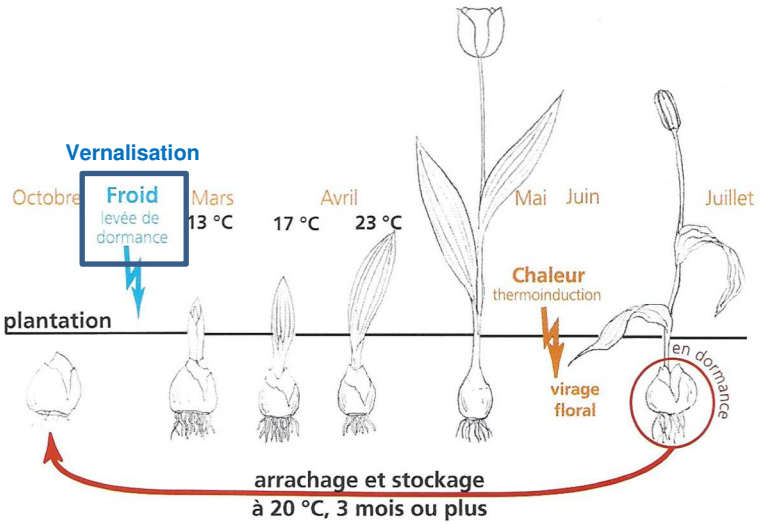
FIGURE 36. La dormance des bourgeons et sa levée : exemple de bourgeon aérien. D'après BREUIL (2007).

2. Chez les bourgeons aériens : une levée de dormance aboutissant au débourrement et à la reprise de l'activité photosynthétique

- On appelle **débourrement** (ou **débourrage**) la ***reprise de la vie végétative d'un bourgeon qui éclot***. Ce terme est particulièrement utilisé pour les **bourgeons aériens**.
- Il y alors mise en place de **nouvelles pousses feuillées** qui peuvent ensuite réaliser la **photosynthèse**.
- La **levée de dormance des bourgeons** (qu'ils soient **aériens** ou dans les **organes souterrains**) (figure 36) est **souvent psychrolabile** (= ***nécessitant une vernalisation***) mais peut être **parfois photolabile**, requérant alors également une voie impliquant le **phytochrome**.
- Dans le cas des **dormances psychrolabiles**, si le froid lève bel et bien la dormance, la **reprise de la vie végétative** n'est possible qu'avec un retour de la **circulation**, apportant notamment les **hydrolysats** des **réserves** des **parenchymes de réserve**.
- Un **contrôle gibbérellique** semble là encore stimuler la **levée de dormance** et la **reprise de la vie active** du bourgeon.

3. Chez les bourgeons des organes souterrains de géophytes : une levée de dormance souvent psychrolabile aboutissant au débourrement

- La « germination » ou plutôt le **débourrement des bourgeons** situés dans les **organes de réserve souterrains** des **géophytes** passe le plus souvent pas une **levée de dormance par vernalisation**.
- Il s'ensuit le **développement de la plante** qui peut alors réaliser la **photosynthèse** puis **fleurir** (figure 37) ; la **floraison**, plus tardive, est alors souvent ***induite par la chaleur*** cette fois (on parle de **thermoinduction**) (cf. B).



températures optimales des différentes étapes du développement d'une variété de tulipe commercialisée (*Tulipa sp.*, Liliacées)

FIGURE 37. Le cycle de vie d'une Tulipe et son contrôle thermique. D'après BREUIL (2007).

4. Bilan sur le contrôle endogène et exogène des levées de dormance (et donc de la reprise de la vie active)

a. Une reprise de la vie active notamment contrôlées par les acides gibbérelliques (= gibbérellines)

- Nous rappelons ce que nous avons dit plus haut (II).
- Dans la plupart des **structures dormantes**, le **contrôle hormonal de la dormance** est lié à une **balance hormonale acide abscissique/acide gibbérellique** (figure 22 – remise pour l'occasion)
  - À l'approche de la mauvaise saison (automne), la **production d'ABA augmente** en réponse à la perception de **facteurs externes**. Cela engendre l'**endurcissement** des structures et l'**entrée en dormance**.

    Ce paragraphe fait référence à la préparation de la mauvaise saison (II).
  - À l'approche de la belle saison (fin de l'hiver), la **production de GA augmente** en réponse à la perception de **facteurs externes**, ce qui suscite la **levée de dormance** puis la **reprise de la vie active**.

On peut donc parler d'une **balance hormonale ABA/GA**, c'est-à-dire que ***c'est la prédominance de l'une ou l'autre de ces hormones qui déclenchera tel ou tel type de réponse***.

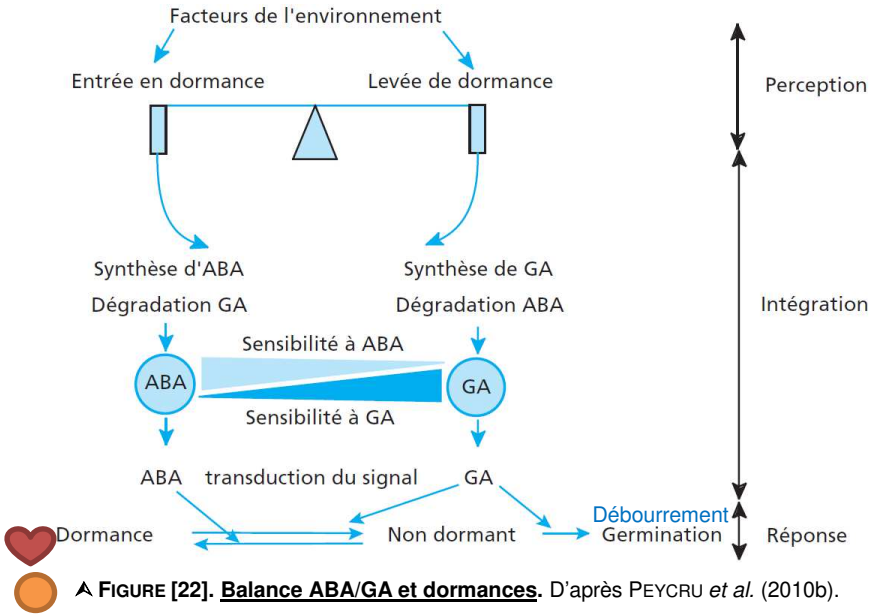


FIGURE [22]. Balance ABA/GA et dormances. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

b. Un contrôle environnemental

- Comme nous l'avons vu, les **signaux initiaux levant les dormances** et déclenchant le **retour de la vie active** sont **environnementaux**.

α. Par la lumière via les phytochromes

- Le **rallongement de la photopériode** induit progressivement, dans les cellules qui sont pourvues du **phytochrome**, une **prédominance de la forme Pfr (active) sur la forme Pr** qui modifie donc **l'expression génétique**, renseignant la cellule sur le **retour des conditions favorables**.

  Revoir dans la partie II le fonctionnement du phytochrome.

β. Par la température

- La température agit à **deux niveaux** ; le premier est particulièrement **important**.

i. Par une période de froid préalable lors de la mauvaise saison : la vernalisation

- Comme nous l'avons vu, le **débourrement de nombreux bourgeons** (y compris dans les **organes souterrains**) et la **germination des semences psychrolabiles** ***nécessitent souvent une période de froid préalable (intervenant lors de la saison défavorable)*** : c'est la **vernalisation**.
- *Les **mécanismes en jeu dans la perception du froid** sont de **même type** que ceux mobilisés lors de la détection du froid à **l'approche de la mauvaise saison** et abordés dans la partie II.*

ii. Par le redoux (= hausse de température moyenne en début de belle saison) et le retour des conditions favorables

- Le **réchauffement ambiant** induit une **augmentation des vitesses de réaction enzymatique** et donc de l'activité qui conduit, dans la cellule, à la **suppression des signaux de stress** produits en période de froid.

- Il se pourrait que des **mécanismes** supplémentaires de **perception directe du redoux** existent mais ils demeurent **discutés**.

B. Une reprise de la vie active qui suppose la reprise de la circulation et la mobilisation des réserves

1. Une reprise de la circulation permise par une désobturation des tissus conducteurs préalablement obturés

- Lorsque **l'appareil végétatif aérien a perduré** lors de **l'hiver** et que les **tissus conducteurs** ont été **obturés** (nombreuses **phanérophytes**, **chaméphytes** et **hémicryptophytes**), on assiste à leur **désobturation** :
  - Les **thylles** **réduisent de volume** et **se résorbent** peu à peu, permettant ainsi le retour de la **circulation xylémienne** (**sève brute**).
  - Les **cals** sont **dissous** par des **enzymes hydrolytiques** (β-1,3-glucanases) qui semblent être produites par les **cellules compagnes**, ce qui permet la remise en place de la **circulation phloémienne** (**sève élaborée**).
- Ces processus sembleraient là encore répondre à des **signaux gibbérelliques**.

2. Une mobilisation des réserves dans la production de métabolites circulant par les sèves

- En attendant que les **jeunes pousses feuillées** fassent de la **photosynthèse** en quantité **suffisamment importante**, les réserves sont **mobilisées** et **mises en circulation** dans la plante.

NB Pour le cas de **l'utilisation des réserves de la graine** lors de la **germination**, ce point a été abordé plus haut.

a. Cas des réserves souterraines (géophytes) : une circulation phloémienne (retour à l'exemple de la Pomme de terre)

α. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes [rappels]

- On peut noter qu'en fonction des **saisons**, une **transition puits-source** des organes s'observe (revoir la figure 17 + figure 38) :
  - À la **reprise de la vie active**, la production de **saccharose** est essentiellement le fait des **tubercules** où l'**amidon** est **consommé** (**organes-sources**) alors que le **jeune appareil caulinaire** regroupe les **organes-puits**. *Peu à peu, les réserves du tubercule s'amenuisent.*
  - À la **belle saison** « **installée** » qui prépare le passage de la mauvaise saison, la production de **saccharose** est essentiellement le fait des **feuilles** par **photosynthèse** (**organes-sources**) et la **consommation** s'opère essentiellement au niveau des **nouveaux tubercules** qui mettent en **réserve** de l'amidon – mais aussi des éventuels **organes reproducteurs** (**organes puits**).

Cet item (en grisé) correspond plutôt au grand II ; nous le reprendrons à cette occasion.

β. Une mobilisation des réserves dont les hydrolysats passent par le phloème

- Lors de la reprise de la vie active, la **circulation** des **hydrolysats de réserves** issus du **tubercule** vers les **jeunes parties vertes** à la **reprise de la vie active** s'effectue également, quoique de **manière ascendante** cette fois, par la **sève élaborée** (figure 38).

Attention, la **circulation de la sève élaborée** n'est donc **pas toujours « descendante »** ! Elle est ***polarisée des organes-sources vers les organes-puits*** … Ici, les **organes-sources** à ce stade de l'année, ce sont les **tubercules** !

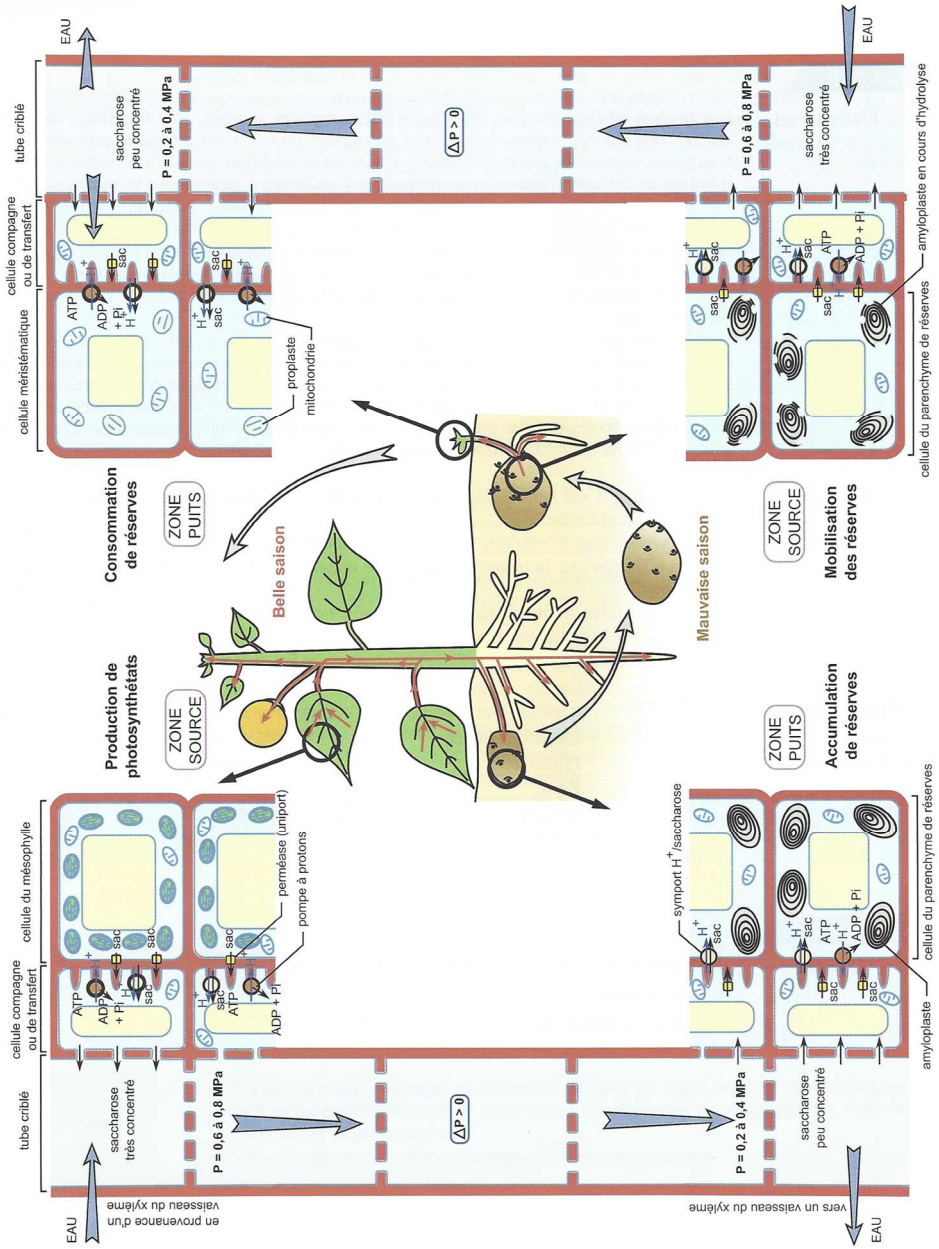


FIGURE 38. La circulation dans la Pomme de terre et les saisons. D'après PEYCRU *et al.* (2014). *Même si c'est la **partie haute** du schéma qui nous intéresse ici, voilà un beau **schéma de synthèse**. On notera bien la **transition source-puits** en cours de belle saison.*

γ. Une mobilisation des réserves qui suppose la dégradation de l'amidon stocké dans les amyloplastes de l'organe de réserve [pour information ?]

- L'**amidon** stocké dans les **amyloplastes** du tubercule est peu à peu **mobilisé**.
- Des **enzymes particulières** sont capables de ***lyser les liaisons α1-4 et α1-6 entre monomères de glucoses***, ce qui permet de produire des **courtes chaînes de glucose**, des **disaccharides** (à savoir du **maltose** = ***2 glucoses alpha liés en α1-4***) et *in fine* des molécules de **glucose simple**, le plus souvent **phosphorylé** (glucose-1-phosphate et glucose-6-phosphate) (figure 39), libéré dans le cytosol.

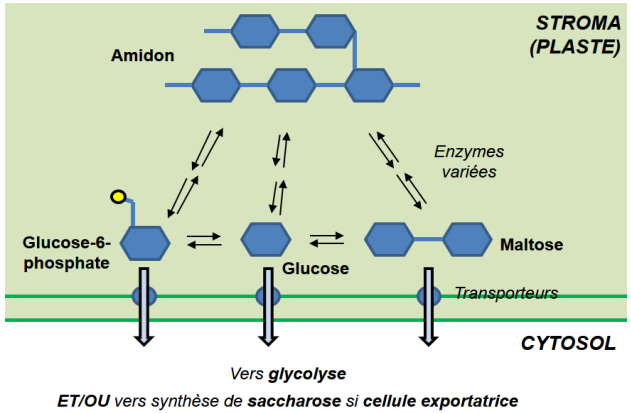


FIGURE 39. **Principe général de mobilisation des réserves d'amidon.** *Schéma original.*

- Les **glucoses phosphorylés** largement produits sont ensuite **convertis en glucose** et **fructose** qui peuvent alors être **dimérisés en saccharose** (figure 40) :

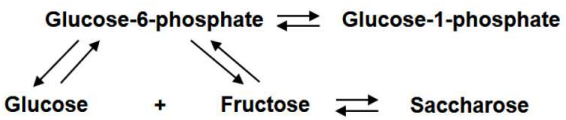
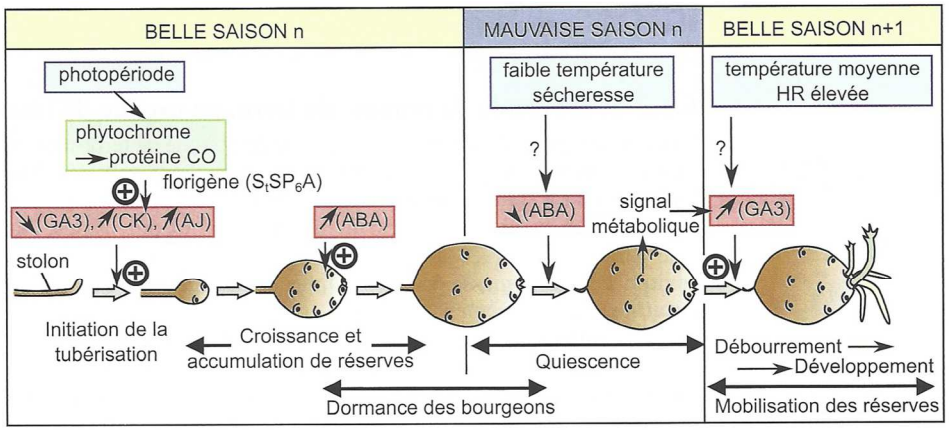


FIGURE 40. **Production cytosolique de saccharose.** *Schéma original.*

δ. Une détubérisation au contrôle complexe, en partie gibbérellique mais demeurant discuté

- Je disais plus haut (pages 16-17) que le **contrôle de la tubérisation** est **complexe** et à mon avis en limite de programme. Il en est de même pour la **détubérisation**.

  Pour information, je vous livre les quelques informations suivantes (figure 19 – remise pour l'occasion) (mon texte fait suite à ce que je dis pages 16-17) :
  - *La **levée de dormance** est **mal comprise** ; des **signaux externes** (on avance souvent la **température**, avec sans doute une **vernalisation**) en seraient à l'origine.*
  - *Elle se traduirait par une **diminution de la quantité d'ABA** puis une **augmentation de la quantité de GA** dans l'organe.*



Quelques aspects du contrôle de l'accumulation
et la mobilisation des réserves chez la pomme de terre.

Entourés en bleu, les paramètres de l'environnement ; en rouge, les principales phyto-hormones impliquées dans ce contrôle (ABA acide abcissique ; AJ : acide jasmonique ; GA3 : gibbérellines).

FIGURE [19]. **La tubérisation des Pommes de terre (belle saison) et de la mobilisation des réserves (après la mauvaise saison), avec leur contrôle endogène et exogène.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).

*Pour ce schéma, vous pouvez tout refaire mais vous contenter de la **mémorisation** de la **tubérisation-détubérisation**, en oubliant le **contrôle**.*

b. Cas des réserves ligneuses (phanérophytes, chaméphytes) : une circulation plutôt xylémienne des hydrolysat de réserves

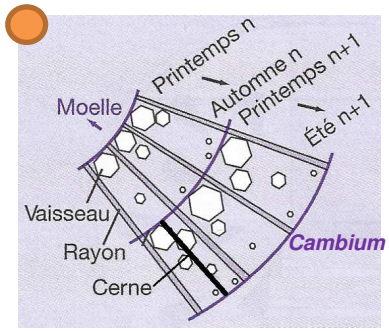


FIGURE [7]. **Bois avec deux années de fonctionnement.** D'après DENŒUD *et al.* (2014), modifié.

- Rappelons que, chez les **plantes ligneuses**, on observe que le **bois** comprend des **cernes** correspondant au **fonctionnement saisonnier du xylème II** (figure 7) :
  - À la **reprise de la vie active (printemps)**, une **quantité importante d'eau et d'ions** migre du **sol** vers les **jeunes rameaux** par des ***vaisseaux de xylème nombreux et volumineux*** (**bois de printemps**). C'est le phénomène de **montée de sève**. Le

saccharose produit à partir de l'**hydrolyse des réserves** des **rayons ligneux** (et libériens) est également véhiculé vers les **jeunes rameaux** par le **xylème**. *Certains arbres produisent d'ailleurs une **sève brute** qui, à ce moment, est très hautement concentrée en saccharose (pensez au sirop d'érable !).*

- Lorsque les **rameaux** sont **en place (été)**, la **circulation xylémienne (eau, sels minéraux)** reste **importante** mais tout de même **réduite par rapport au printemps** : ***les vaisseaux sont moins nombreux et plus petits*** (**bois d'été**). Cette fois-ci, les **rameaux** sont les **organes-sources** alors que les **autres parties** de l'arbre sont les **organes-puits**. Le **saccharose** circule alors par le **phloème**, **une partie** étant utilisée dans le **reconstitution des réserves** (**parenchymes ligneux et libériens**).
- À l'automne, la **circulation** finit par **s'interrompre** de même que le **fonctionnement** du **cambium**.

C. La floraison, un processus intervenant plus tard en saison, également contrôlé par des facteurs endogènes et l'environnement

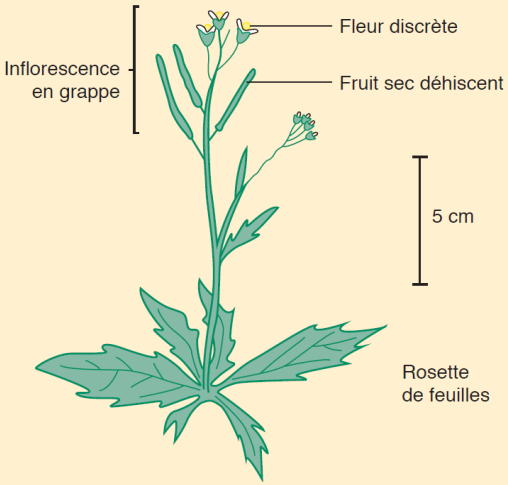
- *Le programme invite enfin à aborder les **conditions dans lesquelles s'effectuent la floraison**, sans que l'on sache toutefois exactement quels contours il faut donner aux **aspects morphogénétiques** impliqués.*

Encadré D A. thaliana, *plante modèle*

Pour information : d'après SEGARRA *et al., 2015*

Arabidopsis thaliana est une plante annuelle de la famille des brassicacées, originaire d'Europe et d'Asie. Ses fleurs blanches sont disposées en grappe de style corymbe. Ses fruits contiennent plusieurs dizaines de graines. *Arabidopsis* présente de nombreuses caractéristiques qui en font le modèle le plus utilisé en génétique des plantes :

- il est de **petite taille** : en laboratoire, on peut cultiver un millier de pieds sur un mètre carré ;
- il peut aussi être cultivé en boîte de Pétri ;
- il produit un **grand nombre de graines** (plusieurs milliers par pied) et est capable de s'autoféconder ;
- son **cycle de développement** est **court** : 6 à 8 semaines de graine à graine ;
- son **génome** est de **petite taille** (157 millions de paires de bases sur 5 paires de chromosomes) ;
- il existe de très **nombreux mutants naturels** : les premières collections datent de la moitié du XXe siècle et on sait produire un grand nombre de mutations ciblées ;
- l'absence d'intérêt économique fait qu'il n'y a pas de frein à la diffusion des informations entre laboratoires.

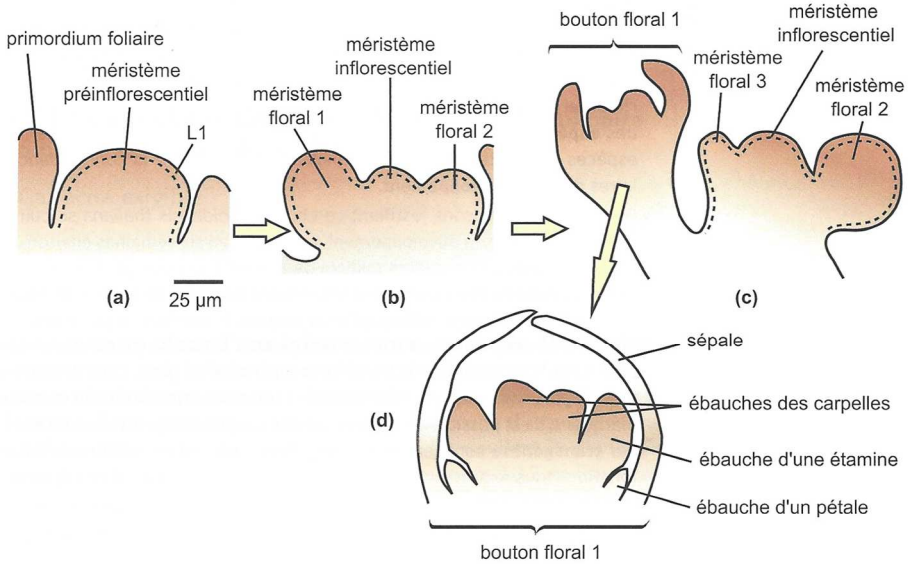


Morphologie d'*Arabidopsis thaliana*

1. La floraison, l'aboutissement d'un processus morphogénétique

- Beaucoup **d'expériences de physiologie végétale** ou d'**études de développement** ont été conduites sur une **petite thérophyte** de la famille des Brassicacées qui sert de modèle à beaucoup d'étude sur la floraison : ***Arabidopsis thaliana*** (Arabette-des-Dames) (encadré D). C'est surtout un **modèle génétique**.
- On peut appeler **morphogenèse florale** ***l'ensemble des processus morphogénétiques permettant, à partir d'un méristème apical caulinaire, de former et différencier une ou plusieurs fleurs***.

a. La transformation d'un méristème apical caulinaire (MAC) en méristème inflorescentiel



La transformation du méristème apical caulinaire lors de la transition de l'état végétatif à l'état reproducteur chez *Arabidopsis* ; coupes longitudinales à divers stades.
(a) Méristème préinflorescentiel ; **(b et c)** méristème inflorescentiel ; **(d)** détail d'un bouton floral. Le degré de coloration est proportionnel à l'activité mitotique.

FIGURE 41. Mise en place du méristème inflorescentiel et d'un bouton floral.
D'après PEYCRU *et al.* (2014)

- On appelle **méristème inflorescentiel** un ***méristème dont le développement aboutit à la mise en place d'une ou plusieurs fleurs (inflorescences)*** (figure 41).
- Il se forme à partir d'un **méristème apical caulinaire (MAC)** – plus rarement d'un **méristème axillaire** – par **modification des fréquences de divisions** et des **plans de divisions**.
- La ***transition entre méristème caulinaire et méristème inflorescentiel*** se traduit par un **bombement relatif** ; on parle de **méristème préinflorescentiel** pour désigner ce stade. L'apparition de ***boursouflures multiples, correspondant chacune à un futur bouton floral,*** correspond au **méristème inflorescentiel** ; chaque ***méristème à l'origine d'un bouton floral*** peut être appelé **méristème floral**.

b. Un méristème inflorescentiel qui met en place des boutons floraux

- Au sein du **méristème inflorescentiel**, chaque **méristème floral** est à l'origine d'un **bouton floral** (figure 41). Il peut arriver qu'un bouton floral soit mis en place.
- Les **boutons floraux** d'une **même inflorescence** peuvent être mis en place **ensemble (au même moment)** ou bien de manière **séquentielle**, peu à peu (cas d'*A. thaliana*).
- Les **processus morphogénétiques classiques (mérèse, auxèse, différenciation)** assurent la mise en place des différentes **pièces florales** (typiquement : sépales, pétales, étamines, gynécée).
  *NB Les **sépales** constituent la **protection externe** engainante du bouton.*

c. L'épanouissement des boutons floraux en fleurs : la floraison au sens strict

- ***Le bouton floral finit par s'épanouir, c'est-à-dire acquérir une structure de fleur par une finalisation du développement et un étalement des pièces stériles et fertiles*** : c'est la **floraison** au sens strict (figure 42).

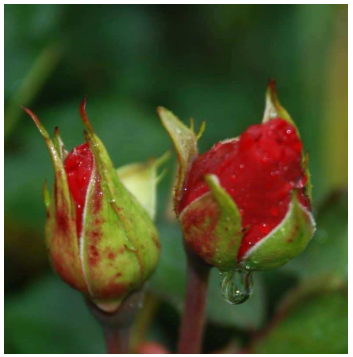
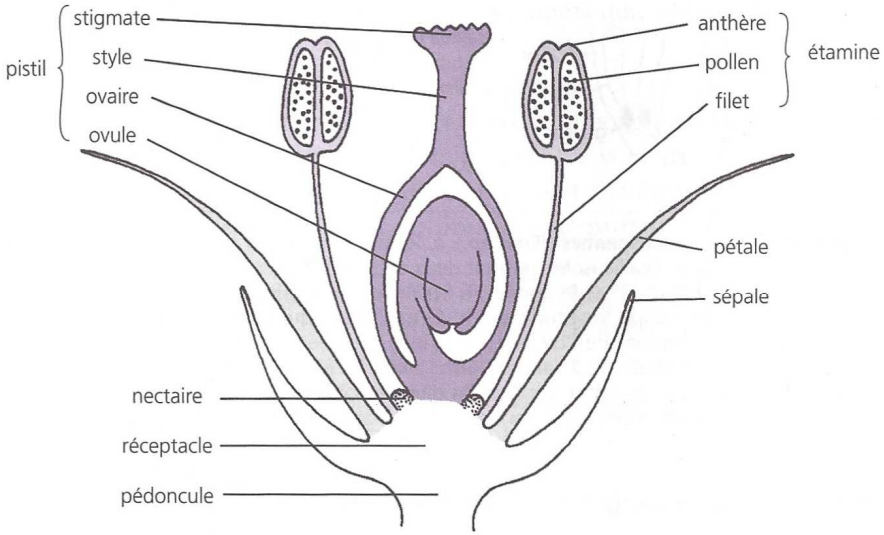


FIGURE 42. Deux boutons floraux en cours de floraison.
Celui de droite est plus avancé que celui de gauche.
https://pixnio.com/fr/flore-plantes/fleurs-fr/roses-fleur-photos/feuille-nature-bouton-floral-rosee-goutte-deau-macro (consultation mars 2018)

- La **fleur** possède alors toutes ses **structures caractéristiques** (c'est l'occasion de les rappeler à la figure 43).
- Elle peut donc subir la **pollinisation** qui permettra la poursuite de la **reproduction sexuée** (double fécondation, développement de la graine et du fruit…).

Revoir la reproduction végétale (chapitre 14)



Organisation générale de la fleur d'angiosperme, ici en coupe longitudinale.

FIGURE 43. Une fleur hermaphrodite syncarpe à carpelles soudés en ovaire unique.
D'après DUCREUX (2002), modifié.

2. La mise à fleur, un processus par étapes et gouverné des gènes du développement

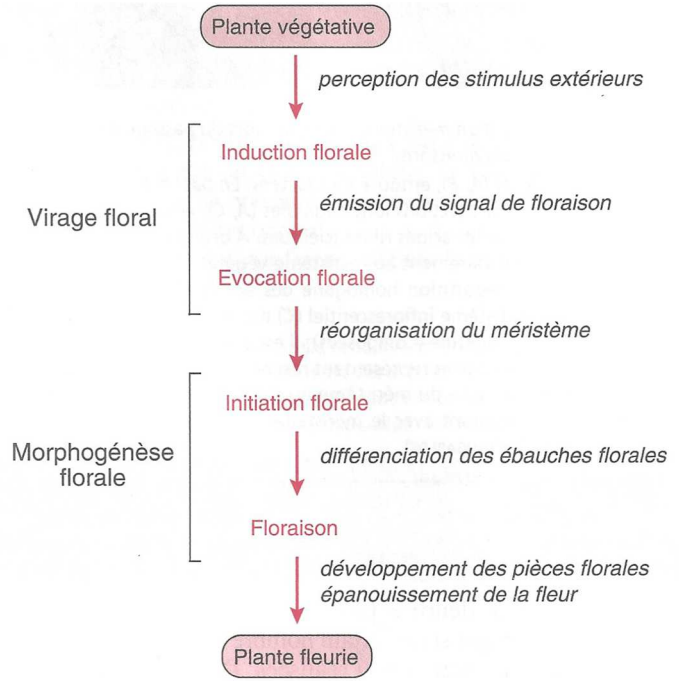
a. Les étapes de la mise à fleur : induction florale, évocation florale, initiation florale, floraison

- Le processus de **mise à fleur** est souvent classiquement décomposé en **quatre étapes** par la plupart des auteurs, même si des nuances sur le recouvrement exact de tel ou tel terme peuvent subsister (figure 44) :

Virage floral (1)
- L'**induction florale** : ***perception de signaux environnementaux et production (en réponse aux stimuli externes) de signaux internes initiateurs de la mise à fleur***. C'est un **processus purement moléculaire** mais sans visibilité morphogénétique (= pas de réorganisation visible du méristème).
- L'**évocation florale** : ***perception par les cellules du méristème caulinaire des signaux internes initiateurs de floraison et modification de l'expression génétique, avec notamment l'activation de gènes du développement floral***. Normalement, le processus demeure encore peu visible morphogénétiquement et demeure surtout **moléculaire***, sauf à la **fin du processus** où on peut constater un ***bombement du MAC*** (on parle alors de **méristème pré-inflorescentiel**).

Morphogenèse florale (2)
- L'**initiation florale** : ***modification du méristème apical caulinaire en méristème inflorescentiel, avec apparition des ébauches florales*** (revoir 1.a). Les **fonctionnement morphogénétique** (mérèse, auxèse, différenciation) et **l'organisation du méristème** sont **modifiés**.
- La **floraison au sens large** : ***développement des pièces florales en bouton, puis épanouissement des pièces florale***. Il y a donc deux sous-étapes :
  - Le ***développement des pièces florales en boutons*** (revoir 1.b).
  - L'***épanouissement des boutons*** ou **floraison** au sens strict (1.c)

(1) **Virage floral** : désigne plutôt le temps du ***déterminisme moléculaire environnemental et endogène***.
(2) **Morphogenèse florale** : désigne le temps de ***l'activité morphogénétique aboutissant à la fleur et son épanouissement***.



Les différentes étapes du passage à l'état reproducteur chez une Angiosperme.

FIGURE 44. Étapes de la mise à fleur. D'après HELLER *et al.* (2000).

b. Un processus qui conduit à la perte de l'activité de développement indéfini du méristème caulinaire

- Après **induction florale**, le **méristème devenant inflorescentiel** cesse de présenter caractère de **~~développement indéfini~~** et devient **déterminé** à donner une **inflorescence** de manière **irréversible**.
- Dans la **fleur totalement épanouie**, il n'y a **plus de vraie zone méristématique**.

- *En revanche, la formation de **nouvelles zones de divisions cellulaires** (**embryon principal** et **embryon accessoire**) suivra la **double fécondation** après la **pollinisation**.*
- *On note aussi que les **enveloppes de l'ovaire** (donnant le **péricarpe**, **paroi du fruit**) et de l'**ovule** (donnant le **spermoderme**, **ensemble des téguments de la graine**) reprend toutefois une **activité méristématique**.*

Revoir la reproduction végétale (chapitre 14)

c. Un processus gouverné par des gènes du développement [*limite programme ?*]

Une petite phrase à la fin du § 3.3.2. du programme (pourtant consacré au contrôle du développement animal !) peut laisser penser qu'il est bon d'avoir entendu parler de ce point. Je reste sur une vision très simple.

- Lors de l'**initiation florale**, de multiples **gènes du développement** sont **activés**, y compris des **gènes homéotiques** qui donnent une **information de position** sur les **pièces florales**. L'expression de ces gènes contrôle la **morphogenèse florale**.

Rappel : on appelle **gène homéotique** un ***gène codant une information de position et dont l'activation assure la mise en place, au bon endroit (et au bon moment) lors du développement, d'une structure donnée chez un organisme***. C'est un cas particulier de **gène du développement**.

- *Il ne s'agit pas ici d'expliciter la multitude des gènes identifiés, notamment au travers de l'étude de nombreux mutants chez* A. thaliana.

- On citera toutefois le **modèle ABCDE** qui correspond à un ***ensemble de gènes relativement conservé chez les Angiospermes qui explique la mise en place des principales structures florales*** (il peut être largement complexifié).
- Ces gènes ***s'expriment à différents niveaux du méristème floral et gouvernent ainsi la mise en place des pièces florales***. La figure 45 et le texte qui l'accompagne me semble livrer un minimum d'information à ce sujet.

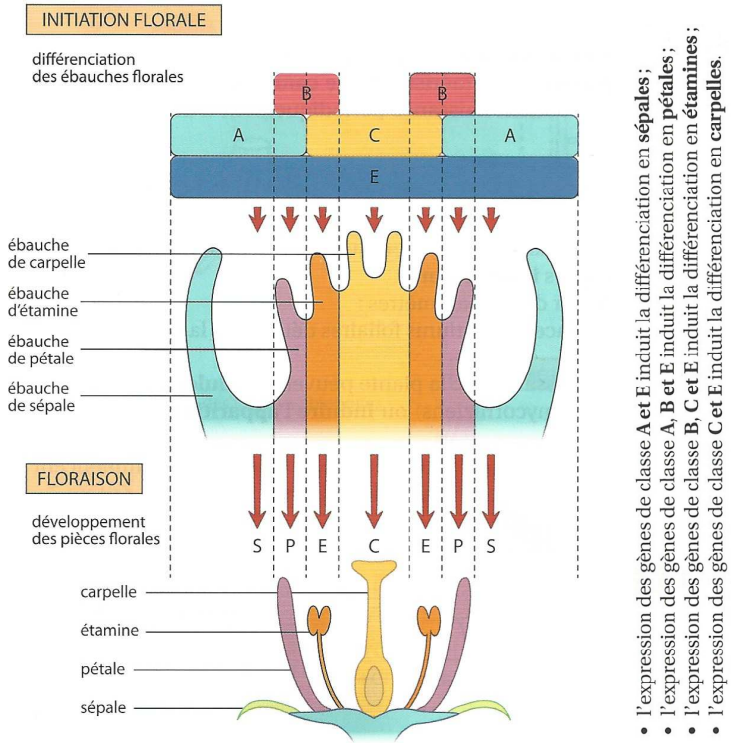


FIGURE 45. Contrôle par les gènes ABCDE de la différenciation des pièces florales. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017). [*Limite programme ?*]

3. La floraison, un processus initié par des signaux environnementaux et endogènes : l'induction florale

a. La perception de signaux environnementaux, indicateurs de conditions favorables, par des cellules-compagnes foliaires

- Plusieurs **types de signaux** peuvent être **perçus par la plante** et il apparaît que, la plupart du temps, c'est une **conjonction de facteurs multiples** qui explique le **déclenchement de la floraison**.
- Tous ces indicateurs perçus par le végétal permettent à la floraison de s'effectuer dans des **conditions environnementales favorables**.

α. Le rôle de la température

i. Une nécessaire vernalisation fréquente

- La **floraison de nombreuses plantes** est conditionnée, à l'image de la **reprise de la vie végétative (germination, débourrement)**, à une **période de froid pendant l'hiver**.
- *Il faut toutefois noter que, dans bien des cas, c'est la* ***reprise de la vie végétative*** *qui est* ***conditionnée par la vernalisation*** *et que la floraison intervient plus tard de manière naturelle.* C'est alors le fait qu'un **certain niveau de développement** soit **atteint** qui conditionnera la **mise à fleur**.

ii. La possibilité d'un thermopériodisme et d'une thermoinduction

- La **mise à fleur de certaines plantes** peut aussi être conditionnée à la **présence** et la **persistance** d'un certain niveau de **température** dans l'environnement.
- On parle de **thermopériodisme** pour désigner un ***phénomène biologique régi par une succession de températures différentes au cours de l'année***. Le thermopériodisme ***fait généralement doublement appel à une vernalisation l'hiver et à un thermoinduction en saison favorable*** (revoir l'exemple de la Tulipe, figure 37 de la page 28). La **thermoinduction** désigne l'existence d'une ***température induisant un phénomène biologique*** (en l'occurrence une **température suffisamment élevée** induisant la **floraison**).

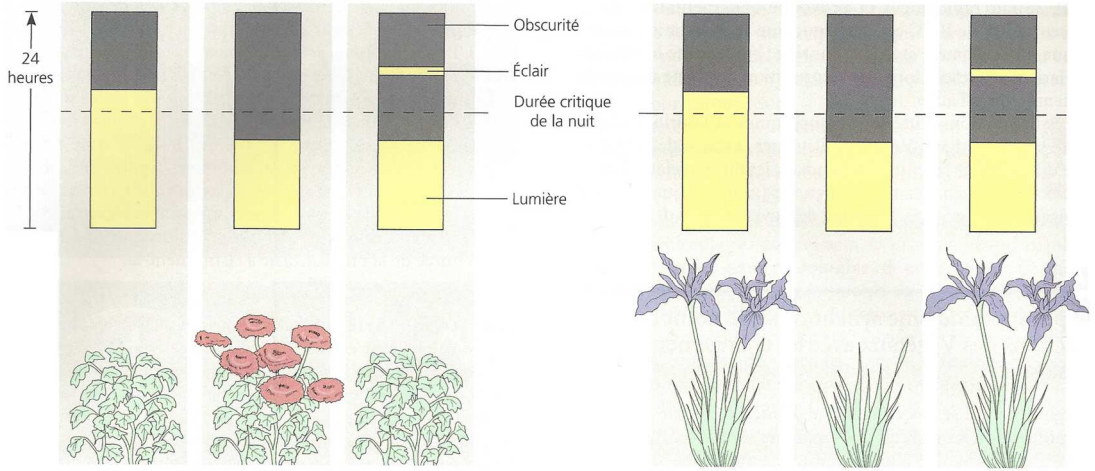
β. Le photopériodisme

i. Une détection du rallongement de la photopériode par le phytochrome dans les cellules-compagnes du phloème des feuilles

- Comme pour d'autres processus, on a montré que le **signal photopériodique** influençait la **floraison**. Il s'agit encore d'une détection par le **ratio des formes Pr/Pfr du phytochrome** de l'allongement de la **photopériode**.
- Il semblerait que cette **détection** intervienne, dans le cas de la **floraison**, plutôt au niveau des **cellules foliaires**, plus précisément dans les **cellules-compagnes du phloème** des feuilles.
- En réalité, c'est plutôt la **nyctipériode**, c'est-à-dire ***le ratio de nuit (heures d'obscurité) sur l'ensemble de la journée***, qui semble **fondamentale dans la floraison**, comme le montre les expériences expliquées au point ii.

ii. Des plantes de jours courts et des plantes de jours longs : l'importance de la nyctipériode dans la mise à fleur

- Des **expériences** montrent qu'on peut sérier grossièrement beaucoup d'Angiospermes en **deux grands types** (figure 46) :
  - Les **plantes de jours longs (JL)** (ou de **nuits courtes**) : ce sont des ***plantes qui fleurissent lorsque la nyctipériode est inférieure à une valeur seuil (durée critique de la nuit)***. Ce sont des plantes fleurissant **lorsque les jours rallongent**, donc plutôt **printanières**.
  - Les **plantes de jours courts (JC)** (ou de **nuits longues**) : ce sont des ***plantes qui fleurissent lorsque la nyctipériode est supérieure à une valeur seuil (durée critique de la nuit)***. Ce sont des plantes fleurissant **lorsque les jours raccourcissent**, donc plutôt **estivales** ou **automnales**.



(a) Plante de jour court (ou de nuit longue). La floraison se produit quand la période d'obscurité dépasse une durée critique. Si l'on interrompt la période d'obscurité par un éclair, on empêche la floraison.
Floraison tardive

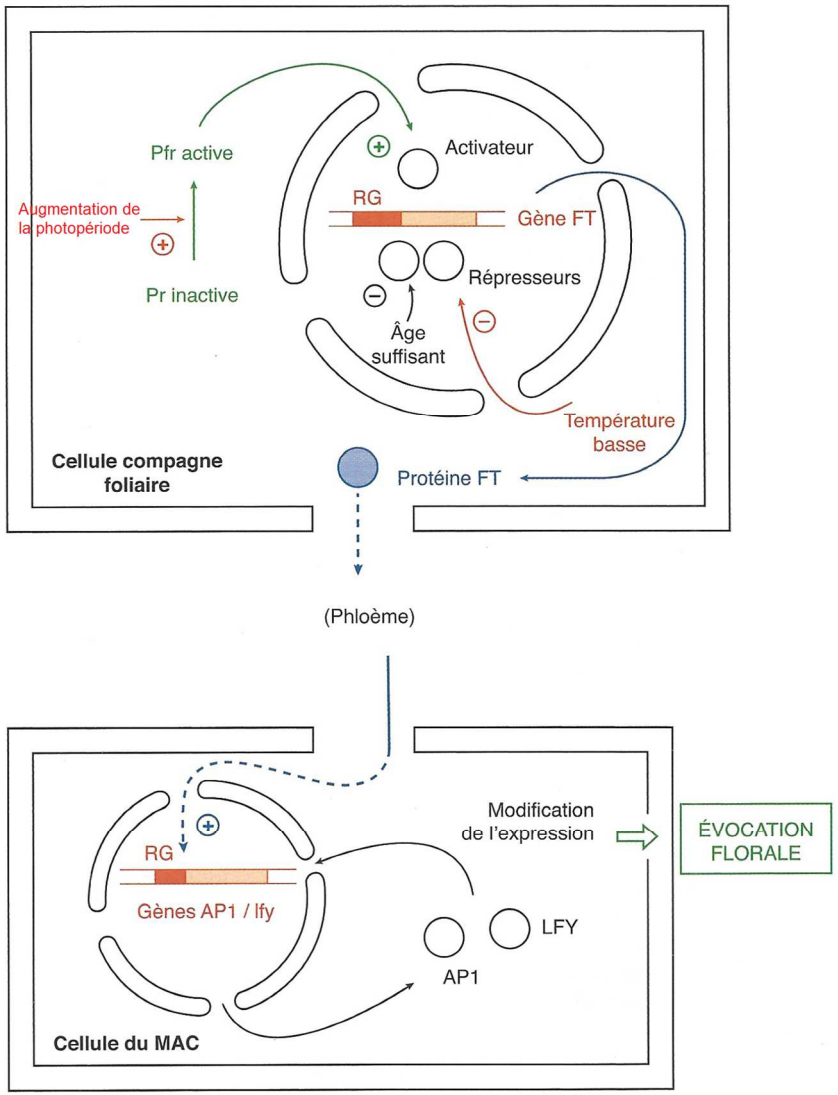
(b) Plante de jour long (ou de nuit courte). La floraison ne se produit que quand la période d'obscurité est inférieure à une durée critique. On peut raccourcir artificiellement la période d'obscurité par un éclair.
Floraison précoce

FIGURE 46. Plantes de JC et JL. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- On notera que le signal dominant est bien celui de la ***durée de la nuit*** (**nyctipériode**) : si l'on soumet la **plante** à un ou des **éclairements brefs de lumière blanche (ou rouge clair) en court de nuit**, la **nyctipériode** est alors interprétée comme **courte**.

b. La production d'une protéine inductrice qui circule par la sève élaborée jusqu'aux cellules du MAC : le florigène (protéine FT)

- La **conjonction de signaux** généralement **pluriels** induit, au niveau des **cellules-compagnes foliaires**, à la **production** d'une ***substance circulante inductrice de la floraison*** : longtemps baptisée **florigène** lorsqu'on ne l'avait pas identifiée, cette petite protéine de 20 kDa est aujourd'hui appelée **protéine FT** (*Flowering locus T*).
- La **protéine FT** circule dans le **phloème** et atteint ainsi les **cellules méristématiques** du **MAC** où elles **achèvent l'induction florale**, induisant les **gènes du développement floral**. L'**évocation florale** peut alors **commencer**.
- La figure 47 présente une vision simplifiée de ces phénomènes.



Les différents facteurs contrôlent l'expression du gène FT *via* des facteurs de transcription (RG : région régulatrice). Une photopériode adéquate induit la synthèse d'activateurs de la transcription. Ceux-ci ne déclenchent l'expression de FT que si l'inhibition provoquée par des répresseurs a été levée par la vernalisation et un degré de développement végétatif suffisant. La protéine FT est transportée vers le MAC par la sève élaborée. Les gènes *AP1* et *lfy* codent des protéines dont la présence provoque la transition du MAC vers le méristème reproducteur.

FIGURE 47. Vue d'ensemble de l'induction florale.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Bilan (adapté du programme)	✓ Les principaux **événements** permettant le **retour de la vie active** sont : - la **germination** des **graines**, aboutissant à la **mise en place** d'une **jeune plante adulte**, - le **débourrement** des **bourgeons aériens**, ou des bourgeons portés par les **organes de réserve souterrains**, aboutissant à la mise en place de **nouvelles pousses feuillées**, - la **désobturation** des **vaisseaux** et **tubes criblés**, permettant la **remise en circulation** des **sèves**. ✓ Ces processus supposent : - la **levée des dormances** - la **mobilisation des réserves** et leur **circulation** jusqu'aux **organes en développement**. ✓ **Plus tard** en saison, on assiste à la **floraison**, aboutissement d'une **mise à fleur** par **étapes**. On distingue des **plantes de jours longs** et des **plantes de jours courts**. ✓ La **perception des saisons** par l'organisme est liée aux **signaux** de **photopériode** (notamment le **phytochrome**) et **température** par des mécanismes variés). ✓ La perception de ces signaux déclenche des **réponses cellulaires** et **tissulaires** qui **synchronisent l'organisme** avec les **saisons.**

Bilan

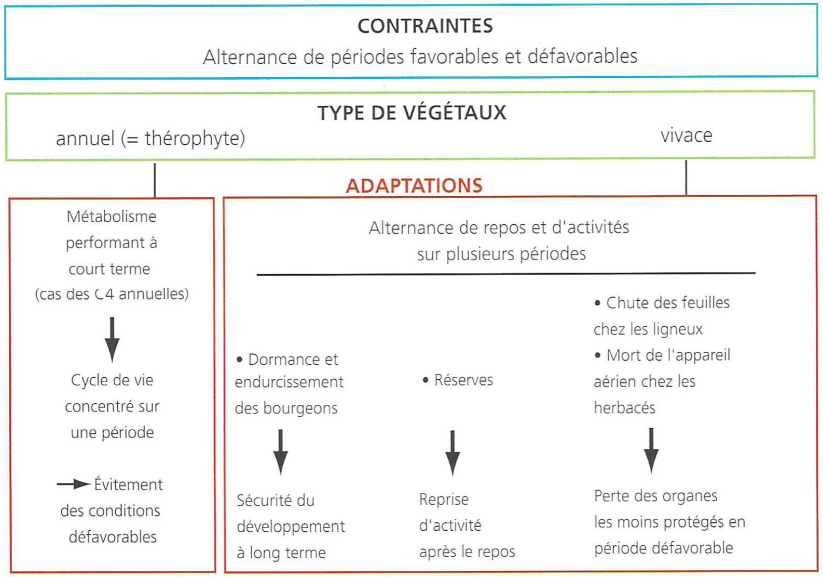


FIGURE 48. Contraintes saisonnières et adaptations des Angiospermes.
D'après MEYER *et al.* (2008).

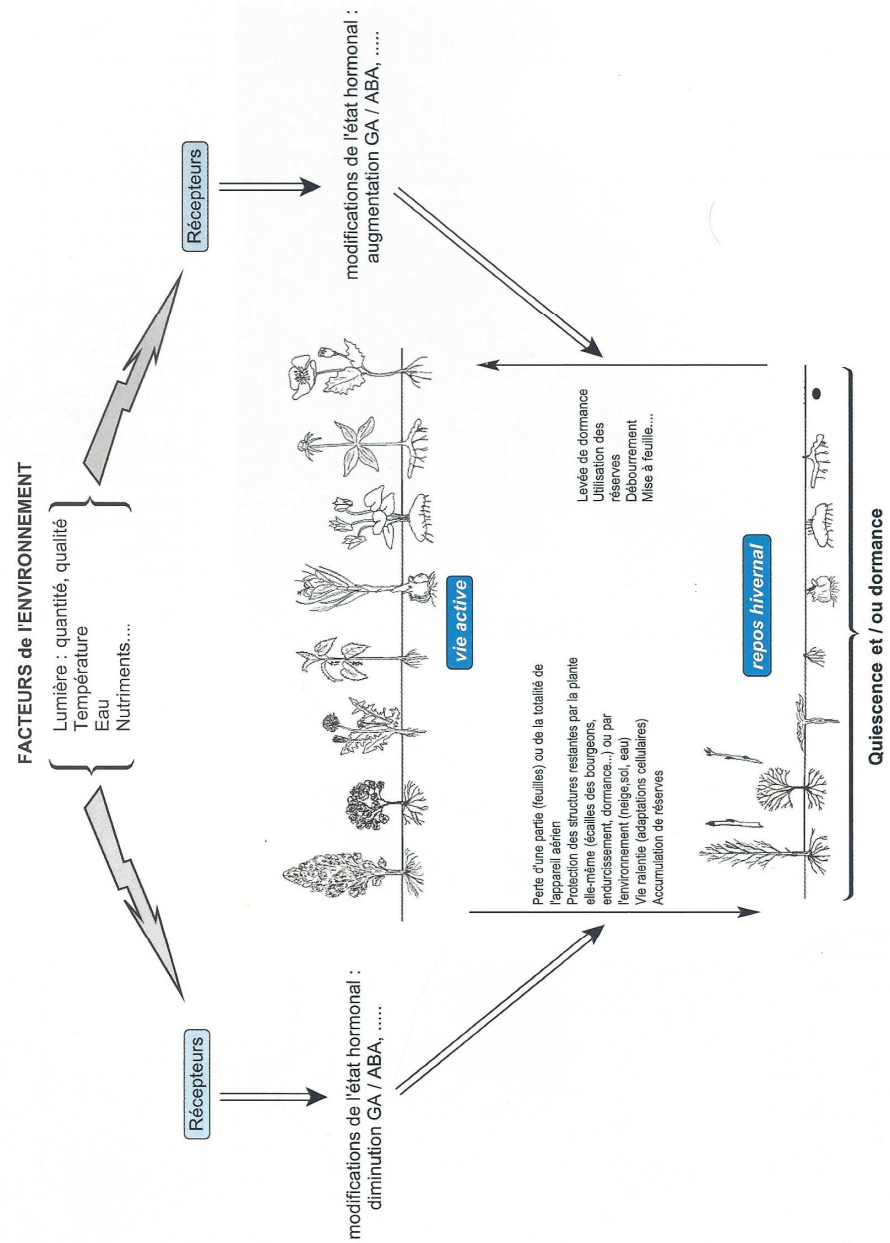


FIGURE 49. Saisons et Angiospermes.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

*Il y a là-dedans des **révisions** de TP ou d'autres chapitres !*

- *Schémas d'ensemble*

° **Cycles des Angiospermes** : annuelles / bisannuelles / vivaces (schémas simplifiables)
° **Types biologiques** (= classification de RAUNKIAER)
° **Rythmes saisonniers et vie des Angiospermes** = schéma majeur !

- *Organes de résistance*

° **Graines albuminées** et **exalbuminées**
(!) Ne pas oublier d'en connaître les 5 caractéristiques et de savoir les diagnoser ou les dessiner plus précisément en TP.
° **Organes de réserves végétatifs** (= souterrains)
*(!) Maîtriser les **échantillons de TP***
*(!) Ajoutez dans vos fiches de cours les **schémas en figurés conventionnels** des grands types d'organe vus en TP. On y notera l'expansion des **parenchymes primaires** ou des **rayons ligneux** / **libériens**.*
*(!) Le **tableau**, réduit aux **exemples en rouge**, peut être judicieusement ajouté aux fiches.*
° Structure d'un **bourgeon** (choisir un **bourgeon écailleux**, comme dans ce cours)

- *Réserves*

[° **Amidon**… si vous ne vous en souvenez plus]
[° **Triglycéride**… pareil, si vous ne vous en souvenez plus]

- *Préparation/passage de la mauvaise saison*

Certains schémas dans cette partie peuvent aussi servir à illustrer le retour à la vie active !

° **Dormance tégumentaire** des graines (et modes de levée)
° **Adaptations** dans les **bourgeons écailleux**
° **Sénescence et abscission foliaire** (choisir la figure 16)
° Circulation de la **sève élaborée** dans la **Pomme de terre** : vous pouvez faire directement le **schéma-bilan** (figure 38)
° **Tubérisation** et saisons (contrôle facultatif)
° **Thylle** dans le **xylème** (peut être simplifié en 2D)
° **Cal** dans le **phloème**

- *Déterminisme*

Ces schémas peuvent aussi servir à traiter le retour à la vie active !

° **Balance ABA/GA** et **dormances**
[° **Photopériode** et principaux **événements saisonniers** – *vous pouvez simplement faire une impression d'écran*]
° **Phytochrome** (schéma encadré) – être capable de tout expliquer !
° **Perception cellulaire** du **refroidissement**

- *Sortie de la mauvaise saison (reprise de la vie active)*

*Je ne reliste pas les **schémas déjà listés** pour la mauvaise saison.*
Beaucoup de schémas repris dans la partie III servent aussi à illustrer la partie II.

[° **Germination épigée** / **hypogée**… si vous ne vous en souvenez plus]
° **Mobilisation des réserves** de la **graine** (figure simplifiée)
[° Organisation du bois… si vous ne vous en souvenez plus]

- *Floraison*

° **Morphogenèse florale** [limite programme ?]
[° Fleur typique… si vous ne vous en souvenez plus]
° **Étapes** de la **mise à fleur**
[° **Gènes ABCDE**… limite programme !]
° **Fleurs de JC/JL** (clairement au programme)
° Schéma simplifié de **l'induction florale**

- *Schémas-bilans*

Rond orange : figure à refaire quasiment telle quelle
Rond vert : figure à **simplifier**, au moins dans le trait
💗 **Incontournables** pour survivre 😊

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** :
° **Reconnaître** / **dessiner** / **schématiser** les organes de résistance des Angiospermes
° **Réaliser** des coupes dans ces organes (+ schémas en **figurés conventionnels** de Radis, Carotte, etc.)
° **Mettre en évidence** la nature des réserves de ces organes
° **Exploiter** des documents en lien avec le passage de la mauvaise saison, sa sortie ou encore la floraison

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM & R. L. JONES (dir.) (2015). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants.* Wiley, New York, USA – Blackwell, Oxford, UK, 2e edition (1e edition 2002).

CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).

CAMEFORT, H. & H. BOUÉ (1980). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Brophytes. Ptéridophytes. Spermaphytes.* Doin, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale.* Dunod, Paris.

CLESSE, B. (2006). *Glossaire botanique illustré.* Entente nationale pour la Protection de la Nature, Bruxelles (B).

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DUCREUX, G. (2002). *Introduction à la botanique.* Belin, Paris.

DUCO, A. (dir.), C. BONNET, P. BRINGER, C. BUSSIÈRE, F. CARIOU, M. CHARLES, A. CLAMENS, J.-P. ESTEBAN, M. GALLIZIA, D. GRANDOUILLET, S. KROGMANN, C. LENNE, J.-F. MOYEN, C. MULNET, D. MULNET, M. NAESSENS & F. SCHMITT, 2001. *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Première S.* Belin, Paris.

GALIANA, D., C. LE ROUX & I. MONCHÂTRE (coord. T.-M. BOTREAU) (2015). *Biologie-Écologie Module M72. Bac technologique STAV. La gestion du vivant et des ressources.* Éducagri, Dijon.

GUIGNARD, J.-L. & F. DUPONT (2004). *Botanique. Systématique moléculaire.* Masson, Issy-les-Moulineaux (92), 13e édition (1e édition 1974).

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

HELLER, R., R. ESNAULT & C. LANCE (1998). *Physiologie végétale. 1. Nutrition.* Belin, Paris, 6e édition.

HELLER, R., R. ESNAULT & C. LANCE (2000). *Physiologie végétale. 2. Développement.* Belin, Paris, 6e édition.

KLEIMAN, C. (2001). *La reproduction des Angiospermes.* Belin, Paris.

LABERCHE, J.-C. (2004). *Biologie végétale.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), A. ANDRÉ, C. BRUNET, J.-Y. DUPONT, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSERAND, G. LÉVÊQUE, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2012). *Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement spécifique.* Bordas, Paris.

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.), F. MOREAU, R. PRAT, C. MAUREL & H. SENTENAC (2009*a*). *Biologie végétale. Nutrition et métabolisme.* Dunod, Paris.

MOROT-GAUDRY, J.-F., R. PRAT (dir.), I. BOHN-COURSEAU, M. JULLIEN, F. PARCY, C. PERROT-RECHENMANN, M. REISDORF-CREN, L. RICHARD & A. SAVOURÉ (2009*b*). *Biologie végétale. Croissance et développement.* Dunod, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007*a*). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.

RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN (2007*b*). *Biologie végétale.* De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont, révision C. Evrard.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

ROBERT, D. & J.-C. ROLAND (1998*a*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **1**. Organisation cellulaire.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1989).

ROBERT, D., C. DUMAS & C. BAJON (1998*b*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **3**. La reproduction.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1994).

ROBERT, D. & A.-M. CATESSON (2000). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **2**. Organisation végétative.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1990).

ROLAND, J-C., F. ROLAND, H. EL MAAROUF-BOUTEAU & F. BOUTEAU (2008). *Atlas. Biologie végétale. **2**. Organisation des plantes à fleurs.* Dunod, Paris, 9e édition (1e édition 1977).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

TAIZ, L. & E. ZEIGER (dir.) (2010). *Plant physiology.* Sinauer Associates, Sunderland (Massachussetts, USA), 5e édition (1e édition 1991).

VINCENT, P. (1964). *Sciences naturelles. Classe de 2eM'.* Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1962). *Sciences naturelles. Classe de 1reM'.* Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1968). *Sciences naturelles. Classe de 1eD.* Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1974). *Sciences naturelles. Classe de Terminale D.* Vuibert, Paris.

VOET, D. & J. G. VOET (2005). *Biochimie.* De Boeck, Bruxelles (B), 2e édition française [3e édition américaine, John Wiley and sons, New York, USA, 2004. Traduction G. ROUSSEAU & L. DOMENJOUD].

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. La mauvaise saison, une période défavorable à l'activité qui suppose un passage sous forme d'organes de résistance 2
A. Les rythmes saisonniers, une contrainte environnementale à laquelle doivent faire face les Angiospermes 2
1. Le problème de l'hiver : faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau 2
2. La saison favorable : forte photopériode, températures douces à élevés, disponibilité en eau (sauf sécheresse !) 2
B. Des cycles de vie impactés par le cycle des saisons qui autorisent plusieurs modalités de passage de la mauvaise saison 2
1. Trois types de cycle de développement : plantes annuelles, bisannuelles et vivaces (= pérennes = pluriannuelles) 3
2. Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904) 3
a. Les phanérophytes (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur) 3
b. Les chaméphytes (buissons à bourgeons près du sol) 3
c. Les hémicryptophytes (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol) 3
d. Les géophytes (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants 3
e. Les thérophytes, plantes passant l'hiver seulement sous forme de graines 3
3. Dans tous les cas : une temporalité du développement et du fonctionnement dictée par les rythmes saisonniers 4
a. Une saison favorable caractérisée par l'activité végétative, photosynthétique, reproductive et de mise en réserve 4
b. Un déclin des conditions favorables caractérisé par un endurcissement des structures persistantes, une mise en réserve qui peut se poursuivre et l'abscission foliaire chez beaucoup d'espèces ligneuses 4
c. Une saison défavorable caractérisée par une quasi-cessation de l'activité physiologique et du développement 4
d. Un retour des conditions favorables caractérisé par une reprise du développement et une mobilisation des réserves 4
C. Un passage de la mauvaise saison permis par des organes de résistance 5
1. Les organes de réserve 5
a. Les semences (présentes chez tous les types biologiques) 5
α. Notions de semence et de graine 5
β. Deux grands types de graines en fonction de la localisation des réserves : graines albuminées *vs.* exalbuminées 5
b. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes 6
c. Le parenchyme du bois (et du liber), une réserve importante chez les espèces ligneuses (phanérophytes, chaméphytes) 7
2. Les bourgeons aériens, lieux de dormance et de protection des méristèmes caulinaires 7
D. Les principaux types de réserves organiques chez les Angiospermes 8
1. Le stockage des polysaccharides : l'exemple de l'amidon dans les amyloplastes 8
2. Le stockage vacuolaire de saccharose ou d'oses 9
3. Le stockage des lipides : l'exemple des triglycérides 9
a. Nature biochimique et formation 9
b. Des molécules hydrophobes à rôle de réserve et à localisation cytosolique (ou plastidiale) 9
4. Le stockage des protéines : l'exemple du gluten (Angiospermes Poacées) 10
a. Le gluten, une partie de la fraction protéique de l'albumen des Poacées 10
b. Mise en réserve et mobilisation du gluten 10

II. La préparation au passage de la mauvaise saison lors de la belle saison 11
A. La protection et la mise en dormance (réduction du métabolisme) des structures contenant les méristèmes 11
1. Vie ralentie, dormance, quiescence : un peu de vocabulaire sur la vie ralentie 11
2. Protection et dormance des méristèmes dans les graines 11
a. Les graines, des organes riches en réserves, accueillant un embryon et protégés par un tégument 11
b. Les graines, des organes subissant une déshydratation qui conduit à la diminution importante de l'activité métabolique 11
c. Les graines, des organes entrant en dormance 11
3. Protection et dormance des méristèmes caulinaires dans les bourgeons aériens 12
a. Les bourgeons, des organes qui peuvent perdurer pendant l'hiver 12
b. Les bourgeons, des organes présentant des adaptations macroscopiques : téguments protecteurs et hydrophobes, bourre… 12
c. Les bourgeons, des organes présentant des adaptations cellulaires et moléculaires : déshydratation et surfusion, augmentation des insaturations phospholipidiques, protéines anti-gel 13
d. Des organes entrant en dormance 13
4. Des adaptations cellulaires et biochimiques semblables chez les hémicryptophytes 13
B. L'abscission des feuilles (phanérophytes et chaméphytes caducifoliées) 13
1. Une caractéristique de la plupart des plantes ligneuses 13
2. Sénescence et abscission foliaires : mécanismes cellulaires 13
3. Un processus contrôlé par l'éthylène et généralement déclenché par la baisse de photopériode (détectée par le phytochrome) 13
C. La mise en réserve : l'exemple de la mise en réserve d'amidon dans le parenchyme de tubercule de Pomme de terre (une géophyte) 15
1. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes 15
2. Une circulation de saccharose par la sève élaborée permettant la mise en réserve au niveau souterrain 15
3. Une tubérisation progressive, sous contrôle phytohormonal déclenché par la photopériode et aboutissant à une mise en dormance 16
D. L'obturation des tissus conducteurs (phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes) 17
1. Une obturation des vaisseaux de xylème par des excroissances parenchymateuses : les thylles 17
2. Une obturation des tubes criblés du phloème par des cals (formés de callose) 17
E. Un contrôle phytohormonal et environnemental de la préparation de la mauvaise saison 18
1. Des mises en dormances largement contrôlées par l'acide abscissique 18
2. Des modifications des structures initiées par la perception de signaux environnementaux, notamment la photopériode et la température 19
a. La baisse de la photopériode, un signal perçu par le phytochrome 19
α. La photopériode, un marqueur de la saisonnalité dans laquelle s'inscrit le cycle de vie des Angiospermes 19
β. La photopériode, une donnée environnementale captée par le phytochrome 19
i. Le phytochrome, une chromoprotéine notamment exprimée au niveau méristématique 19
ii. Le phytochrome, une chromoprotéine photoconvertible qui existe sous deux formes, Pr et Pfr, contrôlées par la nature des radiations reçues 21

iii. Le phytochrome activé (forme Pfr), une structure migrant dans le noyau où elle active ou inactive l'expression de gènes cibles (+ activité kinase cytosolique) 21
iv. Le ratio Pr/Pfr, une indication moléculaire de la photopériode 21
b. La baisse de température, une donnée dont les modes de perception sont multiples, complexes, interconnectés et demeurent discutés 21
α. Une baisse de la température moyenne perçue en lien avec la photopériode, et probablement directement détectée par le phytochrome lui-même [signal 1] 21
β. Une baisse de température détectée de manière indirecte par la diminution d'activité métabolique et photosynthétique qui génère des ROS [signal 2] 21
γ. Une détection des premiers gels par l'augmentation de l'osmolarité vacuolaire et cytosolique [signal 3] 22
δ. Une détection plus ou moins directe de la température au niveau membranaire : fluidité (avec production de ROS) et perméabilité au Ca^{2+} [signaux 4-5] 22
ε. Une production d'acide abscissique (et de monoxyde d'azote) dans les tissus détecteurs de la baisse de température 22
ζ. Une modification de l'expression génétique induisant l'endurcissement (modification du transcriptome par des facteurs de transcription + des modifications épigénétiques + l'épissage alternatif) 22

III. La reprise de la vie active au retour de la belle saison et la floraison qui la suit 23
A. La levée de dormances et le retour à la vie active 23
1. Chez les graines : une levée de dormance aboutissant à la germination, un développement généralement différé de la descendance 23
a. Cas de la levée de dormance d'origine tégumentaire 23
b. Cas de la levée de dormance d'origine embryonnaire 24
α. Une levée de dormance qui combine des facteurs endogènes et exogènes 24
β. Une levée de dormance initiée par l'allongement de la photopériode et sa détection par le phytochrome chez les semences photolabiles 24
γ. Une levée de dormance initiée par une soumission au froid prolongé (= vernalisation) chez les semences psychrolabiles 24
c. Modalités et mécanismes de la germination 25
α. Un rappel : deux types de germination (hypogée et épigée) 25
β. Un retour à la vie active séquentiel (en trois phases) qui suppose une réhydratation et une reprise du métabolisme 26
γ. Une reprise du métabolisme qui nécessite une mobilisation des réserves sous contrôle gibbérellique : l'exemple des réserves chez une Poacée 26
2. Chez les bourgeons aériens : une levée de dormance aboutissant au débourrement et à la reprise de l'activité photosynthétique 27
3. Chez les bourgeons des organes souterrains de géophytes : une levée de dormance souvent psychrolabile aboutissant au débourrement 27
4. Bilan sur le contrôle endogène et exogène des levées de dormance (et donc de la reprise de la vie active) 28
a. Une reprise de la vie active notamment contrôlées par les acides gibbérelliques (= gibbérellines) 28
b. Un contrôle environnemental 28
α. Par la lumière via les phytochromes 28
β. Par la température 28
i. Par une période de froid préalable lors de la mauvaise saison : la vernalisation 28
ii. Par le redoux (= hausse de température moyenne en début de belle saison) et le retour des conditions favorables 28
B. Une reprise de la vie active qui suppose la reprise de la circulation et la mobilisation des réserves 29
1. Une reprise de la circulation permise par une désobturation des tissus conducteurs préalablement obturés 29
2. Une mobilisation des réserves dans la production de métabolites circulant par les sèves 29
a. Cas des réserves souterraines (géophytes) : une circulation phloémienne (retour à l'exemple de la Pomme de terre) 29
α. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes [rappels] 29
β. Une mobilisation des réserves dont les hydrolysats passent par le phloème 29
γ. Une mobilisation des réserves qui suppose la dégradation de l'amidon stocké dans les amyloplastes de l'organe de réserve [pour information ?] 30
δ. Une détubérisation au contrôle complexe, en partie gibbérellique mais demeurant discuté 30
b. Cas des réserves ligneuses (phanérophytes, chaméphytes) : une circulation plutôt xylémienne des hydrolysat de réserves 30
C. La floraison, un processus intervenant plus tard en saison, également contrôlé par des facteurs endogènes et l'environnement 31
1. La floraison, l'aboutissement d'un processus morphogénétique 31
a. La transformation d'un méristème apical caulinaire (MAC) en méristème inflorescentiel 31
b. Un méristème inflorescentiel qui met en place des boutons floraux 32
c. L'épanouissement des boutons floraux en fleurs : la floraison au sens strict 32
2. La mise à fleur, un processus par étapes et gouverné des gènes du développement 32
a. Les étapes de la mise à fleur : induction florale, évocation florale, initiation florale, floraison 32
b. Un processus qui conduit à la perte de l'activité de développement indéfini du méristème caulinaire 33
c. Un processus gouverné par des gènes du développement [*limite programme ?*] 33
3. La floraison, un processus initié par des signaux environnementaux et endogènes : l'induction florale 34
a. La perception de signaux environnementaux, indicateurs de conditions favorables, par des cellules-compagnes foliaires 34
α. Le rôle de la température 34
i. Une nécessaire vernalisation fréquente 34
ii. La possibilité d'un thermopériodisme et d'une thermoinduction 34
β. Le photopériodisme 34
i. Une détection du rallongement de la photopériode par le phytochrome dans les cellules-compagnes du phloème des feuilles 34
ii. Des plantes de jours courts et des plantes de jours longs : l'importance de la nyctipériode dans la mise à fleur 34
b. La production d'une protéine inductrice qui circule par la sève élaborée jusqu'aux cellules du MAC : le florigène (protéine FT) 34

Bilan 36
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 37
Références 38
Plan du chapitre 39
Plan simplifié 41
Plan très simplifié 42

Plan simplifié

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. La mauvaise saison, une période défavorable à l'activité qui suppose un passage sous forme d'organes de résistance 2
A. Les rythmes saisonniers, une contrainte environnementale à laquelle doivent faire face les Angiospermes 2
1. Le problème de l'hiver : faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau 2
2. La saison favorable : forte photopériode, températures douces à élevés, disponibilité en eau (sauf sécheresse !) 2
B. Des cycles de vie impactés par le cycle des saisons qui autorisent plusieurs modalités de passage de la mauvaise saison 2
1. Trois types de cycle de développement : plantes annuelles, bisannuelles et vivaces (= pérennes = pluriannuelles) 3
2. Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904) 3
3. Dans tous les cas : une temporalité du développement et du fonctionnement dictée par les rythmes saisonniers 4
C. Un passage de la mauvaise saison permis par des organes de résistance 5
1. Les organes de réserve 5
2. Les bourgeons aériens, lieux de dormance et de protection des méristèmes caulinaires 7
D. Les principaux types de réserves organiques chez les Angiospermes 8
1. Le stockage des polysaccharides : l'exemple de l'amidon dans les amyloplastes 8
2. Le stockage vacuolaire de saccharose ou d'oses 9
3. Le stockage des lipides : l'exemple des triglycérides 9
4. Le stockage des protéines : l'exemple du gluten (Angiospermes Poacées) 10

II. La préparation au passage de la mauvaise saison lors de la belle saison 11
A. La protection et la mise en dormance (réduction du métabolisme) des structures contenant les méristèmes 11
1. Vie ralentie, dormance, quiescence : un peu de vocabulaire sur la vie ralentie 11
2. Protection et dormance des méristèmes dans les graines 11
3. Protection et dormance des méristèmes caulinaires dans les bourgeons aériens 12
4. Des adaptations cellulaires et biochimiques semblables chez les hémicryptophytes 13
B. L'abscission des feuilles (phanérophytes et chaméphytes caducifoliées) 13
1. Une caractéristique de la plupart des plantes ligneuses 13
2. Sénescence et abscission foliaires : mécanismes cellulaires 13
3. Un processus contrôlé par l'éthylène et généralement déclenché par la baisse de photopériode (détectée par le phytochrome) 13
C. La mise en réserve : l'exemple de la mise en réserve d'amidon dans le parenchyme de tubercule de Pomme de terre (une géophyte) 15
1. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes 15
2. Une circulation de saccharose par la sève élaborée permettant la mise en réserve au niveau souterrain 15
3. Une tubérisation progressive, sous contrôle phytohormonal déclenché par la photopériode et aboutissant à une mise en dormance 16
D. L'obturation des tissus conducteurs (phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes) 17
1. Une obturation des vaisseaux de xylème par des excroissances parenchymateuses : les thylles 17
2. Une obturation des tubes criblés du phloème par des cals (formés de callose) 17
E. Un contrôle phytohormonal et environnemental de la préparation de la mauvaise saison 18
1. Des mises en dormances largement contrôlées par l'acide abscissique 18
2. Des modifications des structures initiées par la perception de signaux environnementaux, notamment la photopériode et la température 19

III. La reprise de la vie active au retour de la belle saison et la floraison qui la suit 23
A. La levée de dormances et le retour à la vie active 23
1. Chez les graines : une levée de dormance aboutissant à la germination, un développement généralement différé de la descendance 23
2. Chez les bourgeons aériens : une levée de dormance aboutissant au débourrement et à la reprise de l'activité photosynthétique 27
3. Chez les bourgeons des organes souterrains de géophytes : une levée de dormance souvent psychrolabile aboutissant au débourrement 27
4. Bilan sur le contrôle endogène et exogène des levées de dormance (et donc de la reprise de la vie active) 28
B. Une reprise de la vie active qui suppose la reprise de la circulation et la mobilisation des réserves 29
1. Une reprise de la circulation permise par une désobturation des tissus conducteurs préalablement obturés 29
2. Une mobilisation des réserves dans la production de métabolites circulant par les sèves 29
C. La floraison, un processus intervenant plus tard en saison, également contrôlé par des facteurs endogènes et l'environnement 31
1. La floraison, l'aboutissement d'un processus morphogénétique 31
2. La mise à fleur, un processus par étapes et gouverné des gènes du développement 32
3. La floraison, un processus initié par des signaux environnementaux et endogènes : l'induction florale 34

Bilan 36
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 37
Références 38
Plan du chapitre 39
Plan simplifié 41
Plan très simplifié 42

Plan très simplifié

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. La mauvaise saison, une période défavorable à l'activité qui suppose un passage sous forme d'organes de résistance 2
- **A. Les rythmes saisonniers, une contrainte environnementale à laquelle doivent faire face les Angiospermes** 2
- **B. Des cycles de vie impactés par le cycle des saisons qui autorisent plusieurs modalités de passage de la mauvaise saison** 2
- **C. Un passage de la mauvaise saison permis par des organes de résistance** 5
- **D. Les principaux types de réserves organiques chez les Angiospermes** 8

II. La préparation au passage de la mauvaise saison lors de la belle saison 11
- **A. La protection et la mise en dormance (réduction du métabolisme) des structures contenant les méristèmes** 11
- **B. L'abscission des feuilles (phanérophytes et chaméphytes caducifoliées)** 13
- **C. La mise en réserve : l'exemple de la mise en réserve d'amidon dans le parenchyme de tubercule de Pomme de terre (une géophyte)** 15
- **D. L'obturation des tissus conducteurs (phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes)** 17
- **E. Un contrôle phytohormonal et environnemental de la préparation de la mauvaise saison** 18

III. La reprise de la vie active au retour de la belle saison et la floraison qui la suit 23
- **A. La levée de dormances et le retour à la vie active** 23
- **B. Une reprise de la vie active qui suppose la reprise de la circulation et la mobilisation des réserves** 29
- **C. La floraison, un processus intervenant plus tard en saison, également contrôlé par des facteurs endogènes et l'environnement** 31

Bilan 36
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 37
Références 38
Plan du chapitre 39
Plan simplifié 41
Plan très simplifié 42

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en février-mars 2018 • Dernière actualisation : janvier 2021.
Remerciements : Joseph SEGARRA (TB2, Lycée Pierre-Gilles de Gennes – ENCPB, Paris 13) pour ses tableaux.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.