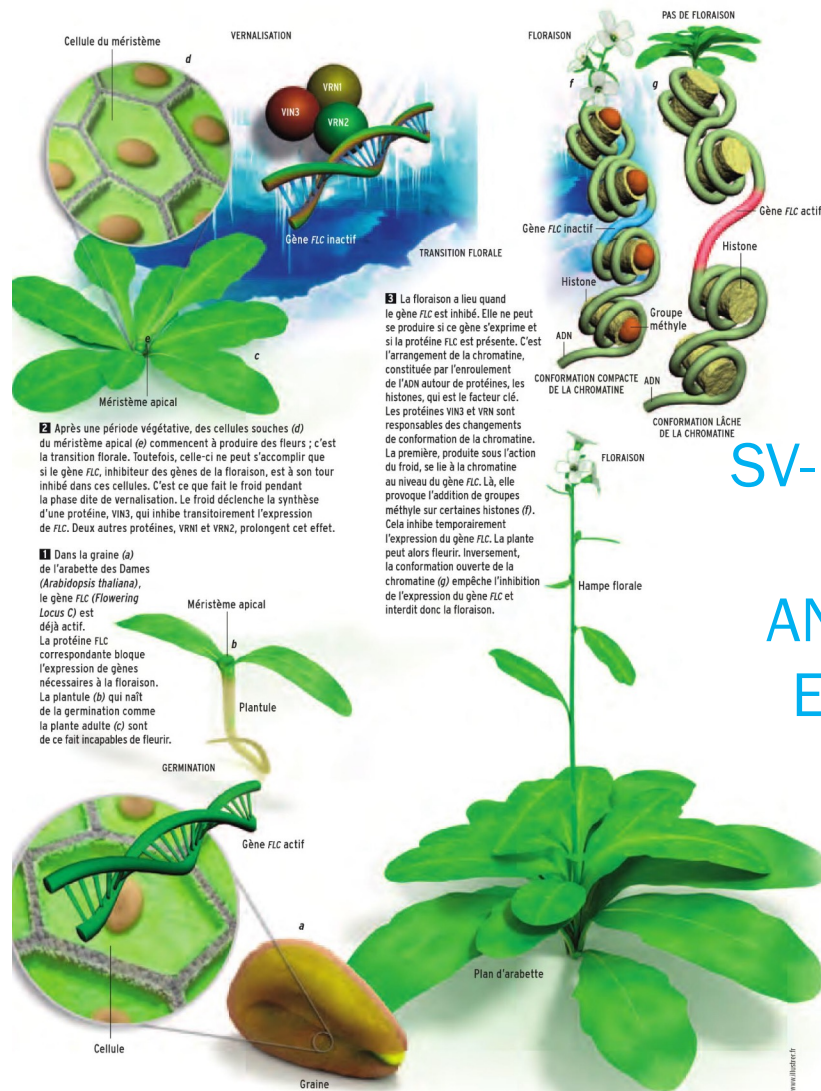
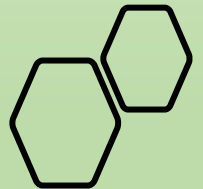


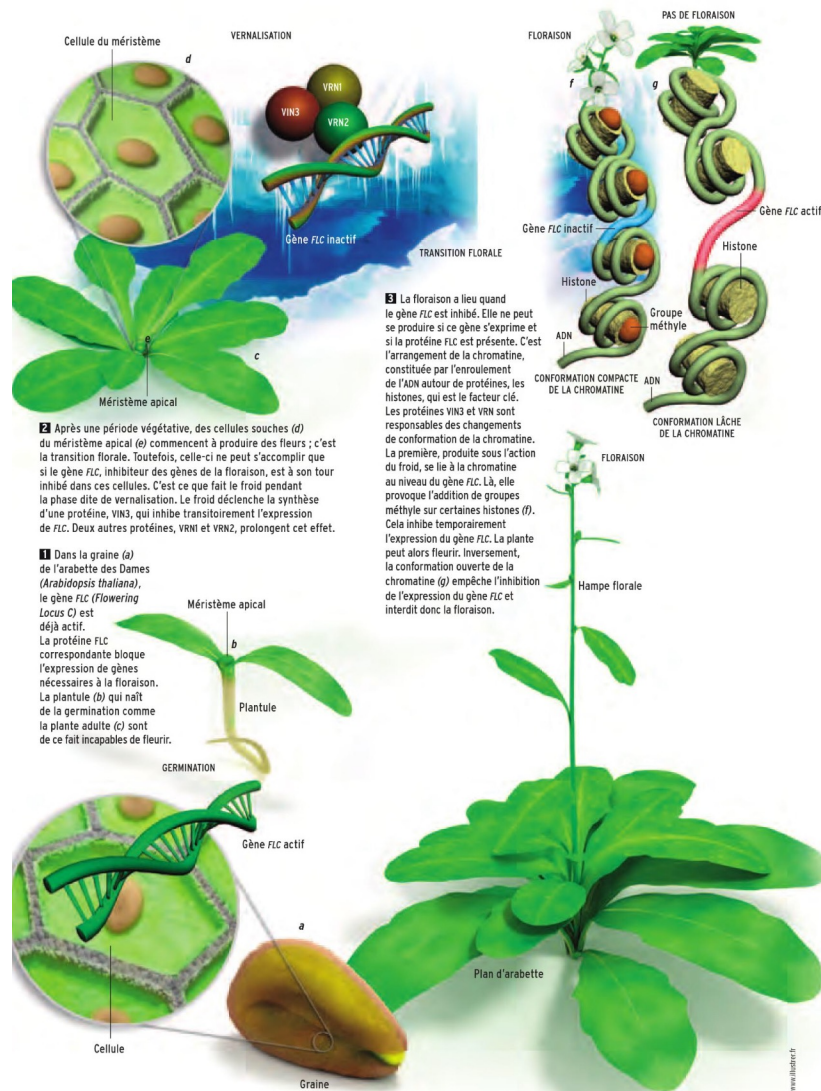


SV-B-3 -LE DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DES ANGIOSPERMES : ADAPTATIONS ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE

SV-3-2 : DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR

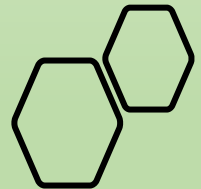
En quoi les spécificités du développement végétatif et reproducteur des Angiospermes en lien avec leur mode de vie fixé et l'intégration de signaux environnementaux peuvent être à l'origine de leur si grande répartition ?





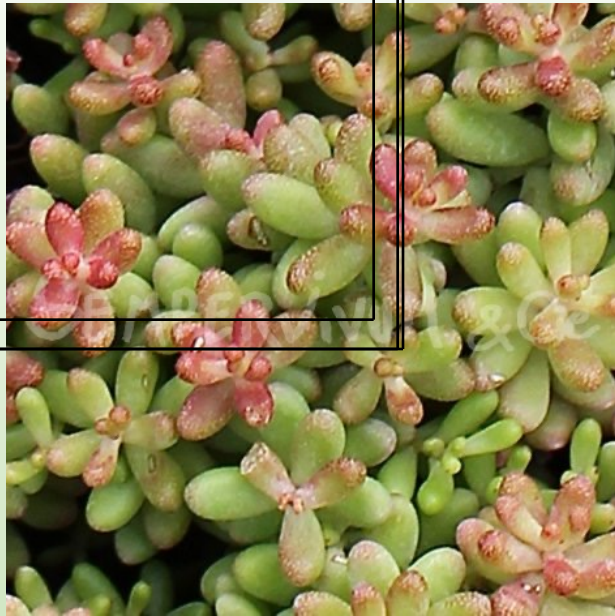
**Les Angiospermes
des organismes
adaptés à leur vie
fixée en milieu
terrestre**

La pression de sélection exercée par les facteurs abiotiques et biotique conduit à une sélection de caractère les plus adaptés à la vie dans un environnement donné. On parle alors d'**adaptation des Angiospermes**.





Nous ne pouvons pas afficher l'image.



Sedum album
Crassulacée



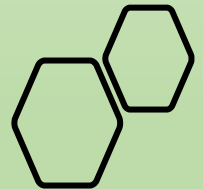
Euphorbia obesa
Euphorbiacée



Tephrocactus geometricus
Cactacée

La **convergence évolutive** (ou **évolution convergente**) est le résultat de mécanismes évolutifs ayant conduit des espèces, soumises aux **mêmes contraintes environnementales** (niches écologiques similaires), à adopter indépendamment plusieurs **traits physiologiques, morphologiques**, (parfois comportementaux semblables= pas trop pour les Angiospermes).

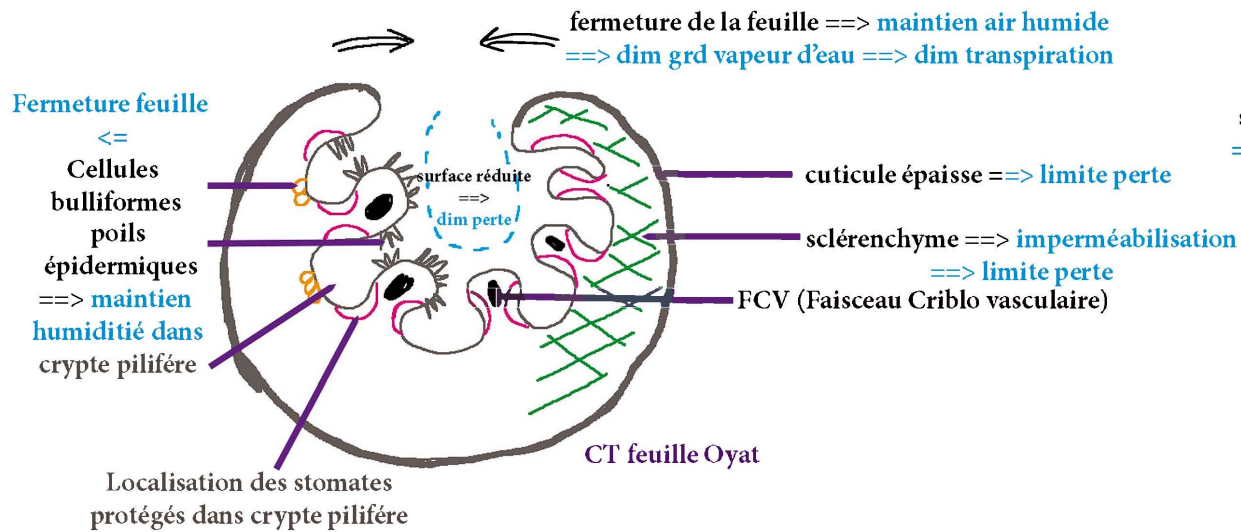
*Dans les plantes aquatiques on observe aussi des convergences évolutives mais qui peuvent être due à des **régressions évolutives** comme par exemple l'**absence de cuticule lipidique** sur les tiges et feuille, le **faible développement des tissus de soutien** et des **faisceaux cribro-vasculaire**. (Cf exemple vu en TP)*



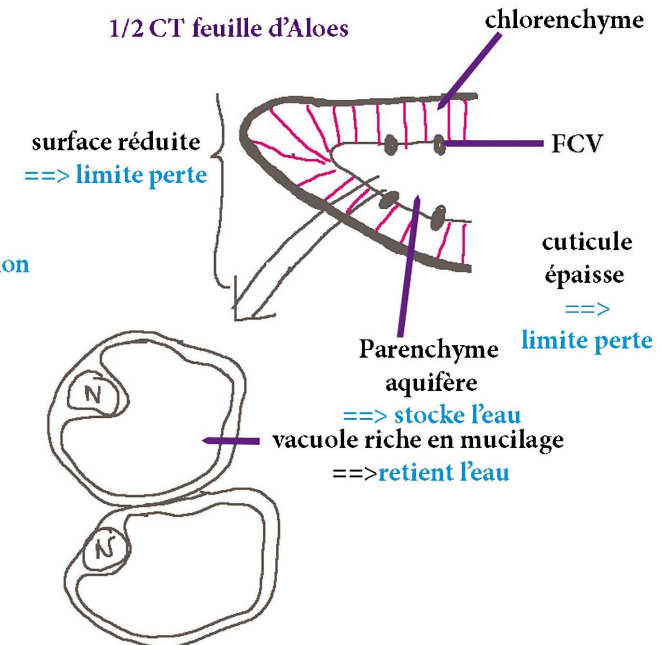
L'adaptation des végétaux au milieu sec

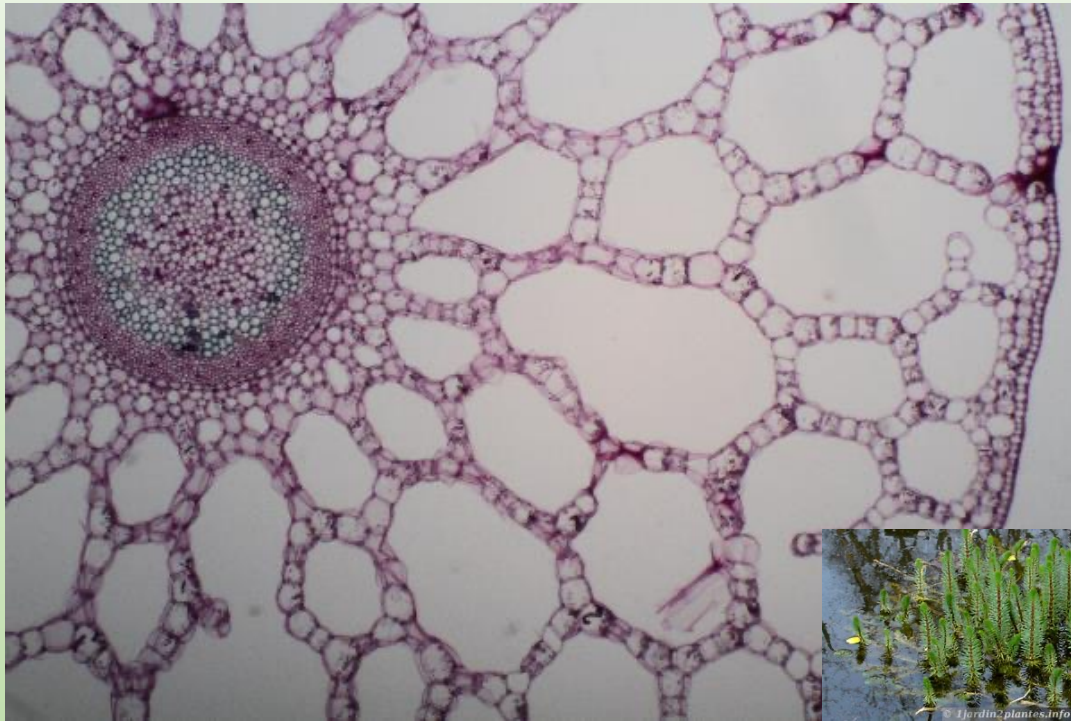
Un exemple de Convergence évolutive

limiter les pertes en eau



stocker l'eau





Remobilisation des acquis de TP (ex pesse d'eau):

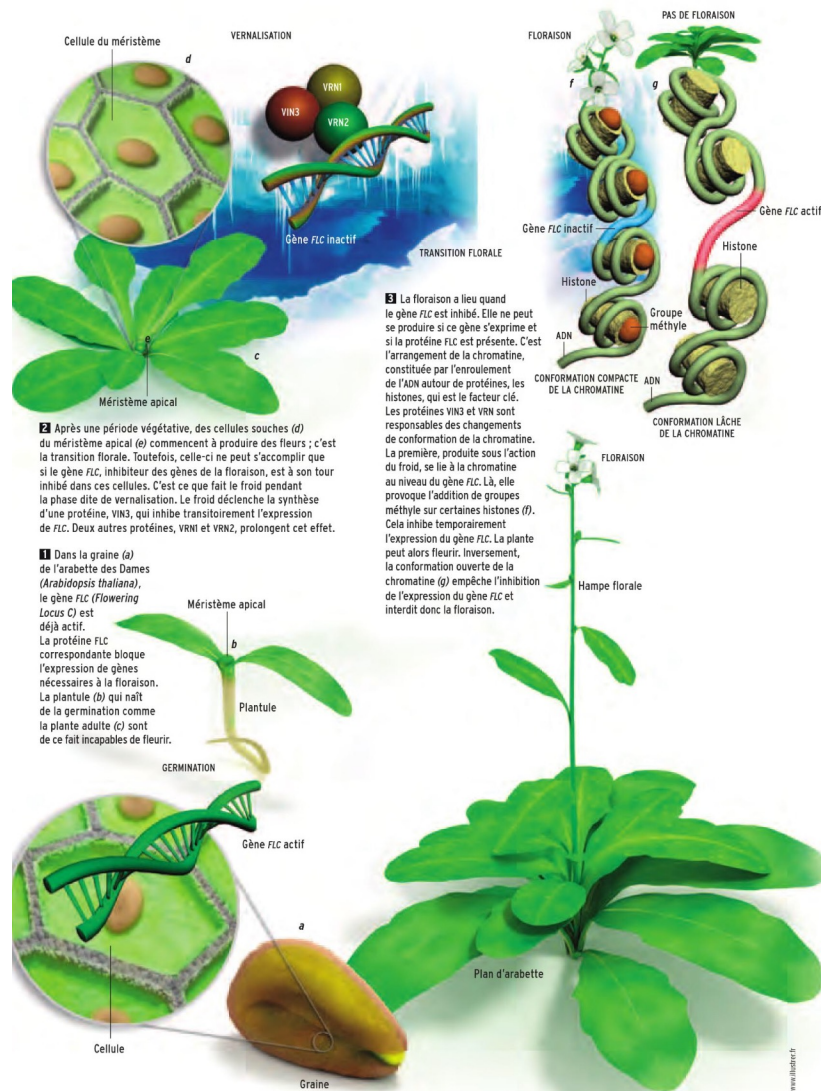
Mettre légendes structuro fonctionnelles :

Epiderme sans cuticule ni stomate → ne limite pas les pertes d'eau, pas d'échanges gazeux

Parenchyme aérifère → réserve de gaz et circulation des gaz → nécessaires aux échanges

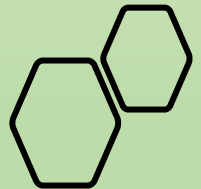
Cortex développé sans tissus de soutien, parenchyme aérifère → rôle de soutien et flottabilité

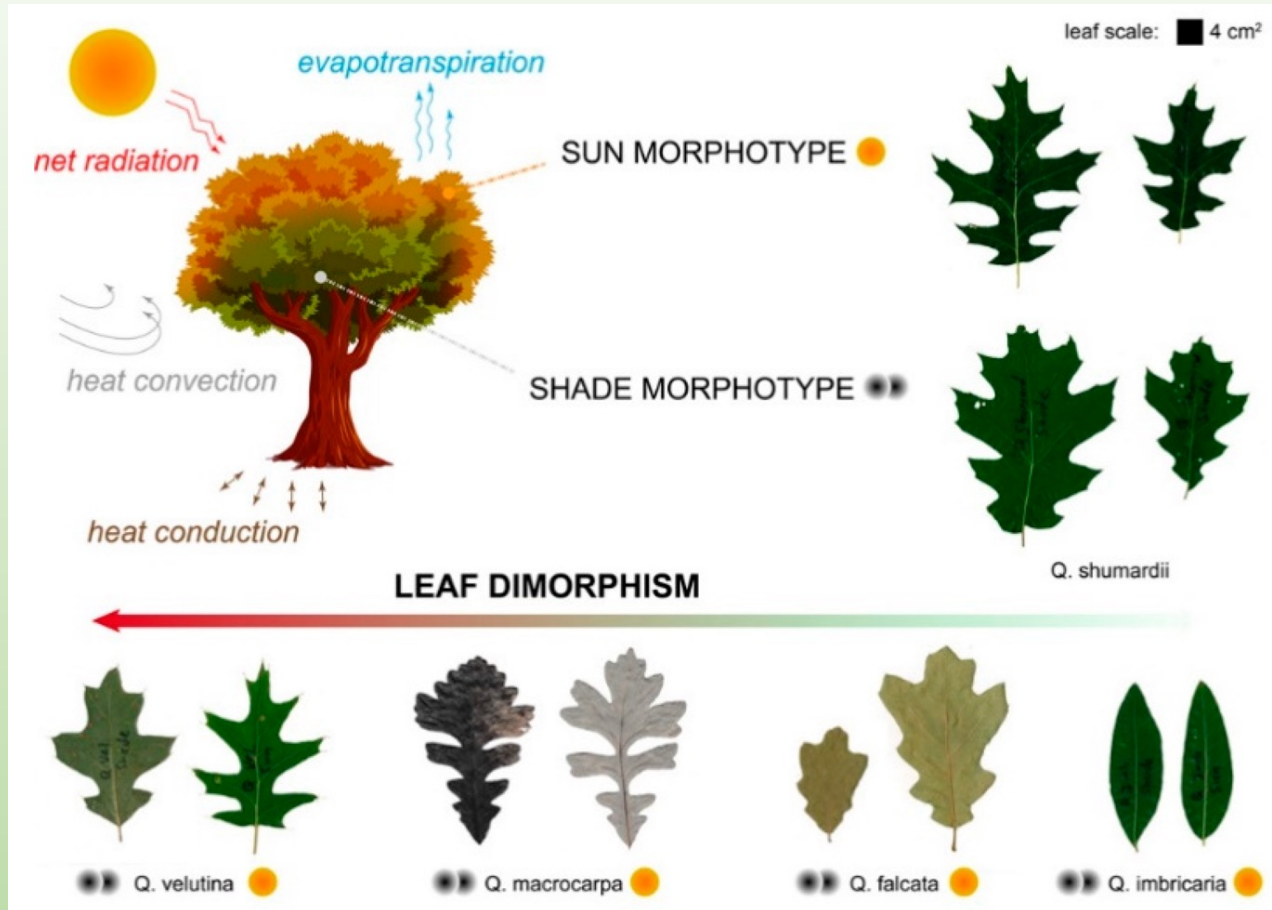
Cylindre central peu développé → absorption sur tout l'organisme



L'accommodation
une modulation
phénotypique lors
du développement

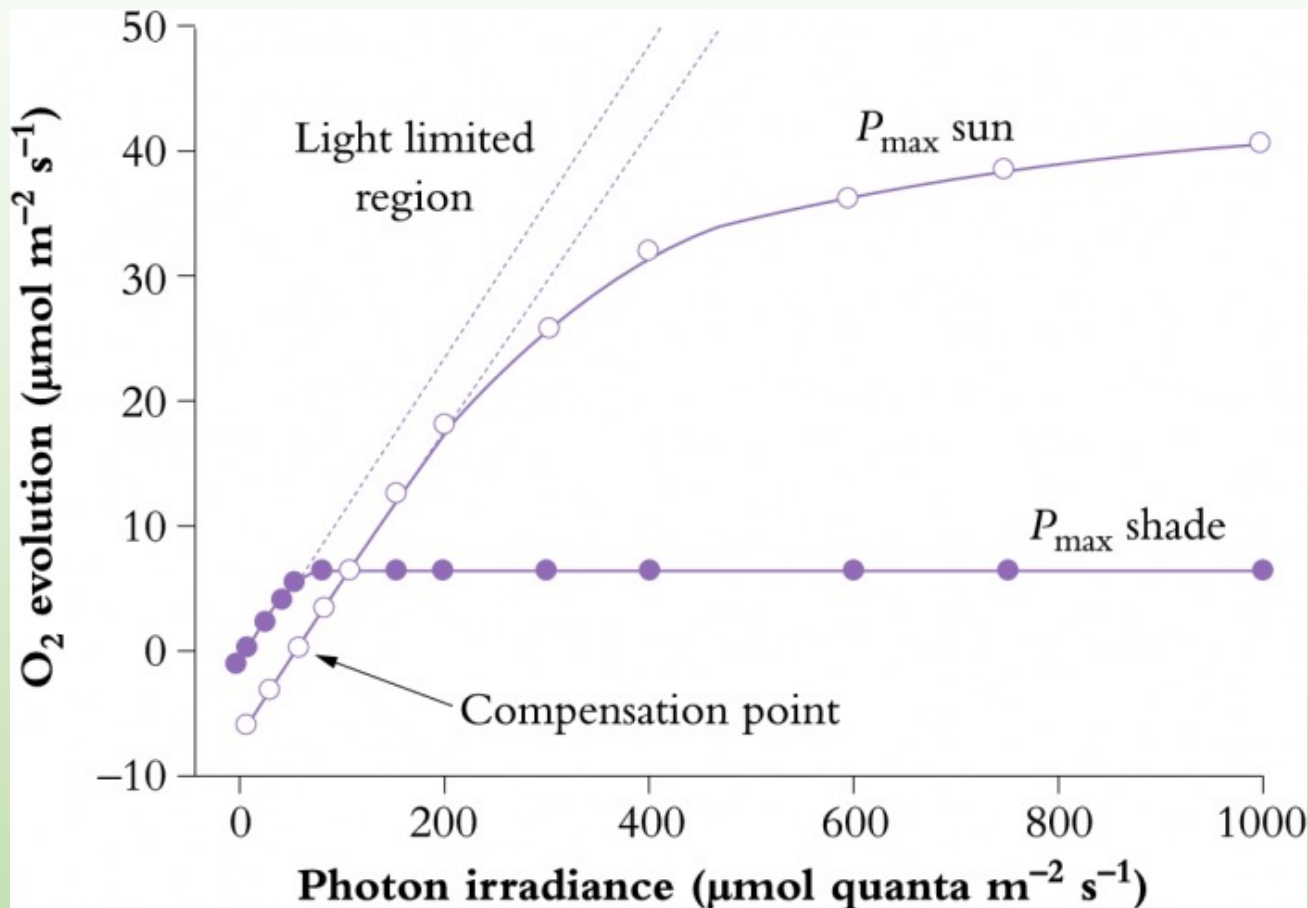
Lors du développement ou de la croissance des Angiospermes, il y a mise en place de nouveaux organes. En fonction des caractéristiques du milieu lors de cette mise en place on observe des **accommodations phénotypiques sans changement génétique**. Ceci est permis par la **plasticité** (ou flexibilité) du développement des organismes.





Sur un même arbre, donc avec le même génotype, certaines feuilles au niveau du houppier (Cf sortie) au sommet de la canopée sont fortement éclairé (plus de forte température et plus de photons) tandis que d'autres plus basse reçoivent moins de lumière.

In Biomimetic Groundwork for Thermal Exchange Structures Inspired by Plant Leaf Design – A.I.K.S. Rupp et P. Gruber



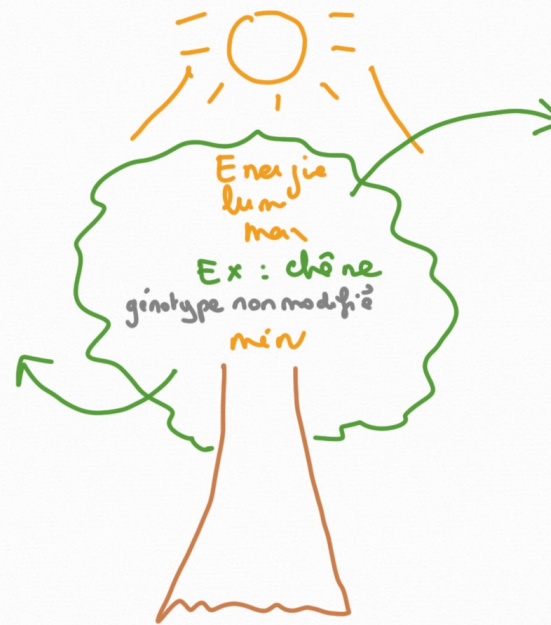
Mesure de la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse.

Light limited region : c'est la pente (coefficient directeur) de la partie linéaire initiale de la courbe, cela correspond au rendement de l'absorption des photons (ou rendement quantique foliaire). Dans cette gamme d'éclairement, la lumière est limitante.

Compensation point : valeur de l'éclairement pour laquelle la photosynthèse nette est nulle ; la photosynthèse compense juste la respiration

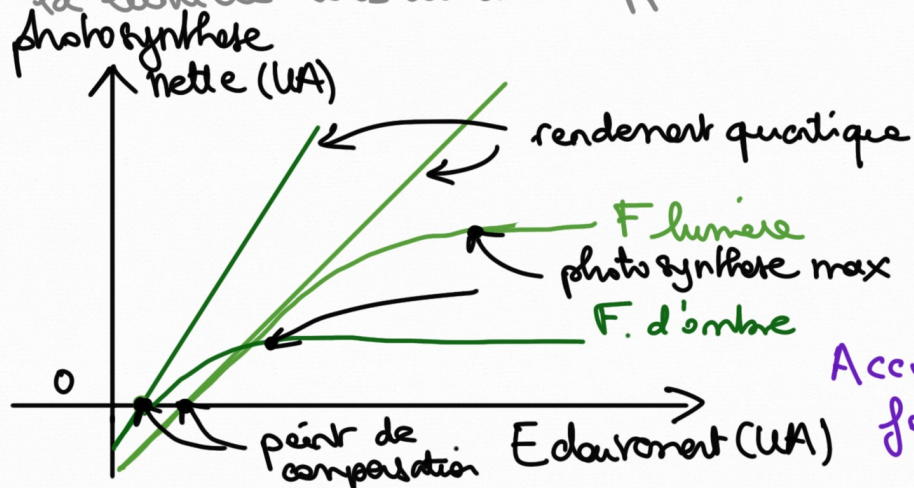
P_{max} : Photosynthèse présente une intensité maximale. Au-delà, la capacité d'absorption des photons dépasse la capacité de leur utilisation. Les réactions d'assimilation du CO_2 deviennent limitantes.

feuilles d'ombre

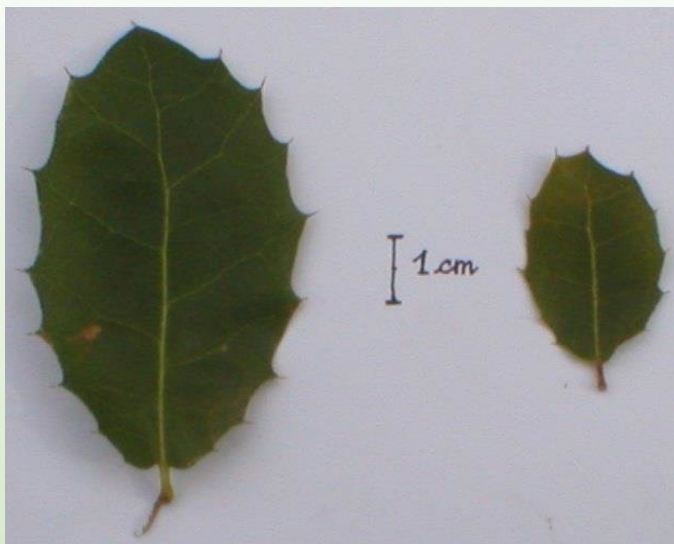


feuilles de Lum.

Accommodation : une modulation phénotypique (ici forme, taille, contenu de la feuille) en fonction de l'accès à la lumière lors du développement

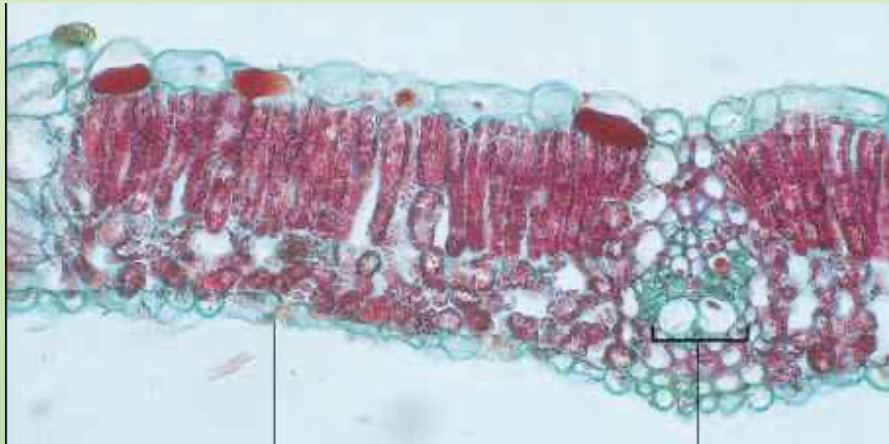


Accommodation fonctionnelle



Feuille d'ombre (à gauche) et feuille de lumière (à droite) du chêne kermès. Le rapport de surface est moyennement de l'ordre de 4. La feuille d'ombre est d'un vert plus foncé car contenant une proportion plus importante de chlorophylle b et par voie de conséquence de collecteur de lumière LHC II, qui aide à intercepter plus de lumière et accroît de ce fait l'activité du photosystème PS II sous de faibles radiances

In forme des arbustes broutage - Choukry Kazi Tani – Abou Bakr Belkaid University of Tlemcen

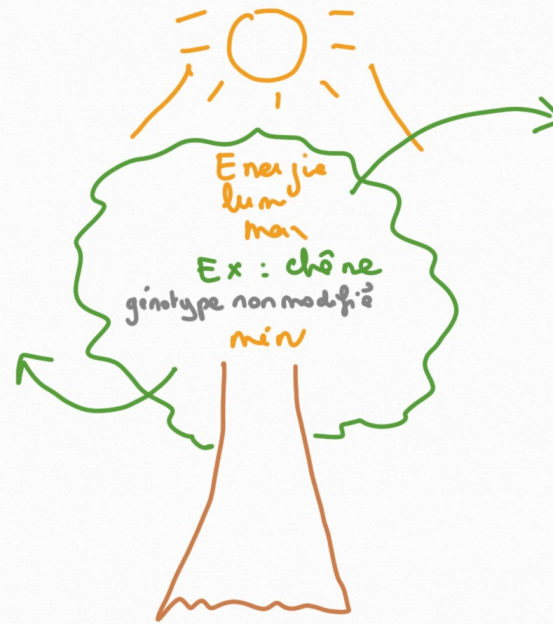


Coupe transversale de feuille de lumière d'érable



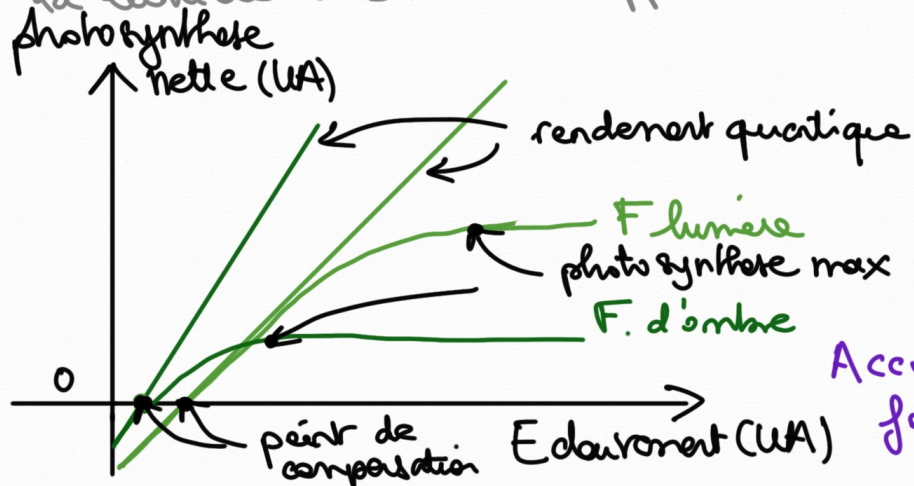
Coupe transversale de feuille d'ombre d'érable

feuilles d'ombre



feuilles de Lum.

Accommodation : une modulation phénotypique (ici forme, taille, contenu de la feuille) en fonction de l'accès à la lumière lors du développement



Accommodation fonctionnelle



Port du chêne en plaine sans compétition
pour la lumière

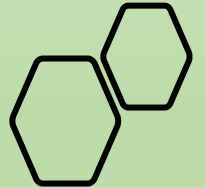
Quand les feuilles d'un arbre ne dépassent pas ou peu le point de compensation, l'arbre abandonne progressivement ces branches les plus basses.

Port du chêne en forêt, avec
seulement un houppier terminal





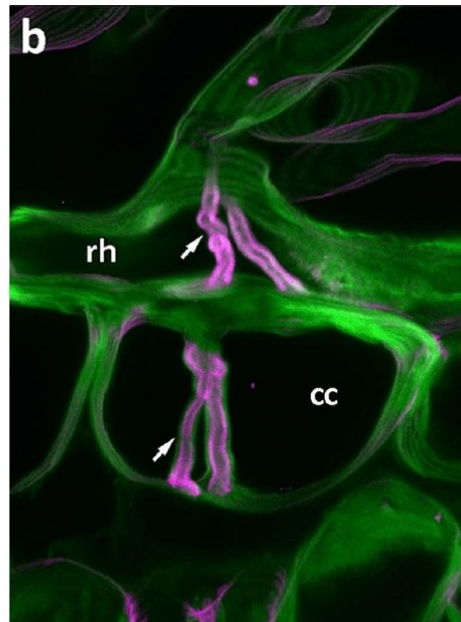
Voir aussi en TP l'accommodation de la production du cambium entre les **fortes disponibilités en eau au printemps**, gros vaisseaux de xylème dans le bois (500µm à 1mm) et petits vaisseaux du xylème II en **été** lié à la **faible disponibilité en eau et aux fortes pertes** (évapotranspiration)



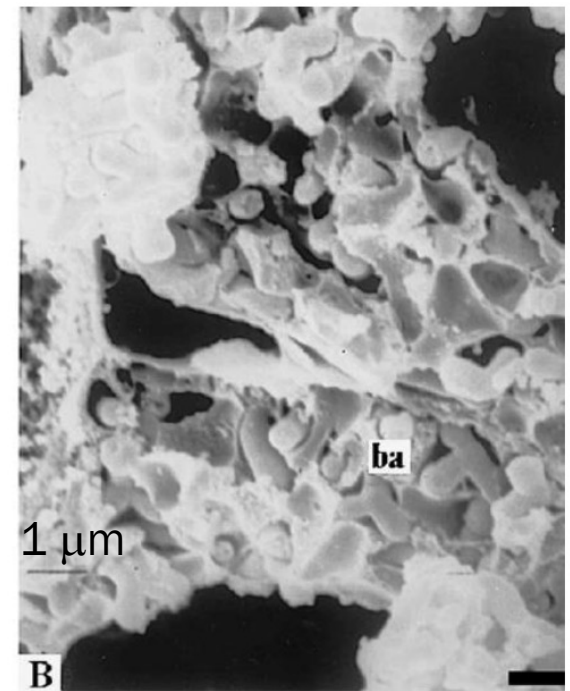


Nodosités sur des racines de Fabacée

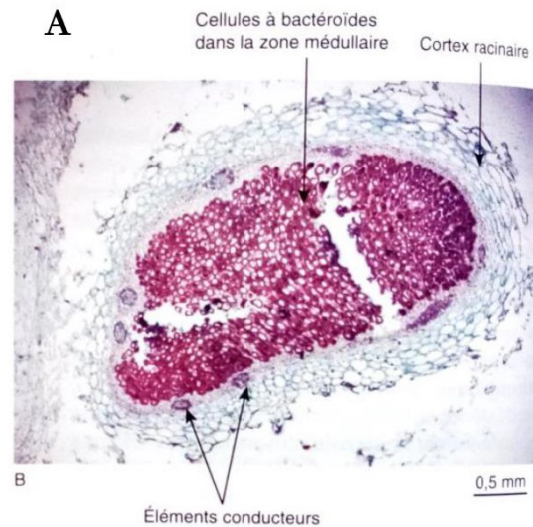
C.Vilbert



Pénétration dans la racine par un cordon de Bactéries *Rhizobium* (violet)

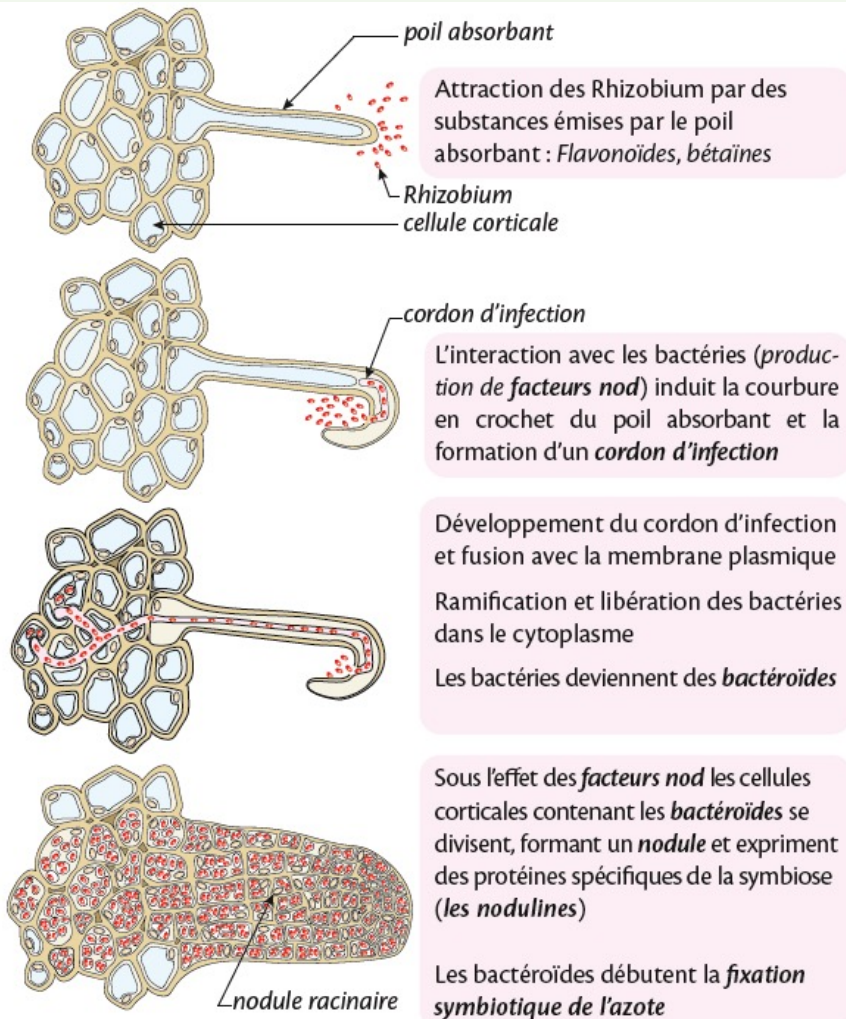


Bactéroïdes *Rhizobium* dans une cellule végétale de nodosité (M.E.B.)

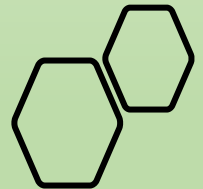


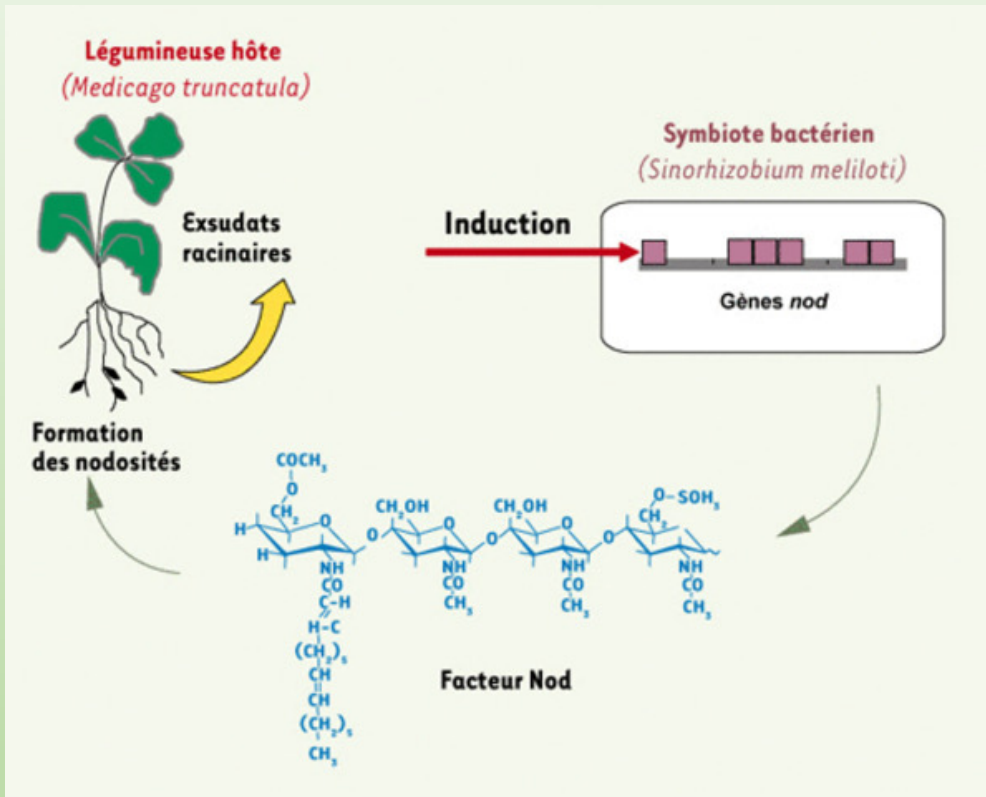
Coupe longitudinale de nodosité
la couleur rouge est due à la Leghémoglobine

Rappel première année
(Documents diaporama
Mr Doumane SV-A2)

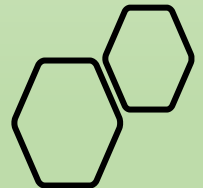


Un dialogue moléculaire entre la plante (Angiosperme – fabacée) et un autre organisme (Rhizobium) permet la formation d'une structure chimérique spécifique impliquée dans la nutrition

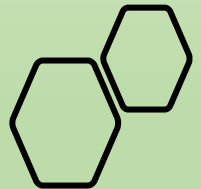




Ces modifications morphologiques et anatomiques sont les résultats d'interactions amorcées par les exsudats libérés par la plante dans la rhizosphère et qui s'accompagnent ensuite d'un **dialogue moléculaire** entre le micro-organisme et la plante via les **facteurs Nod**.

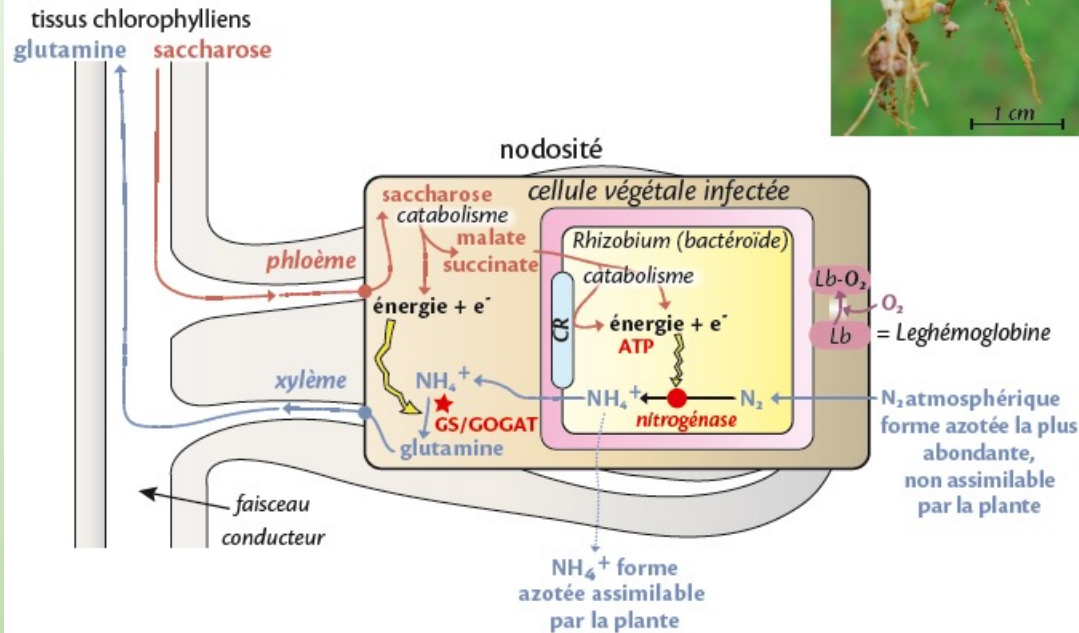


En définitive, les nodosités sont des **structures chimériques** composées de cellules racinaires hébergeant des bactéroïdes
→ **modification phénotypique morpho-anatomique et moléculaire**

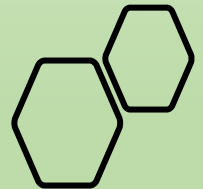


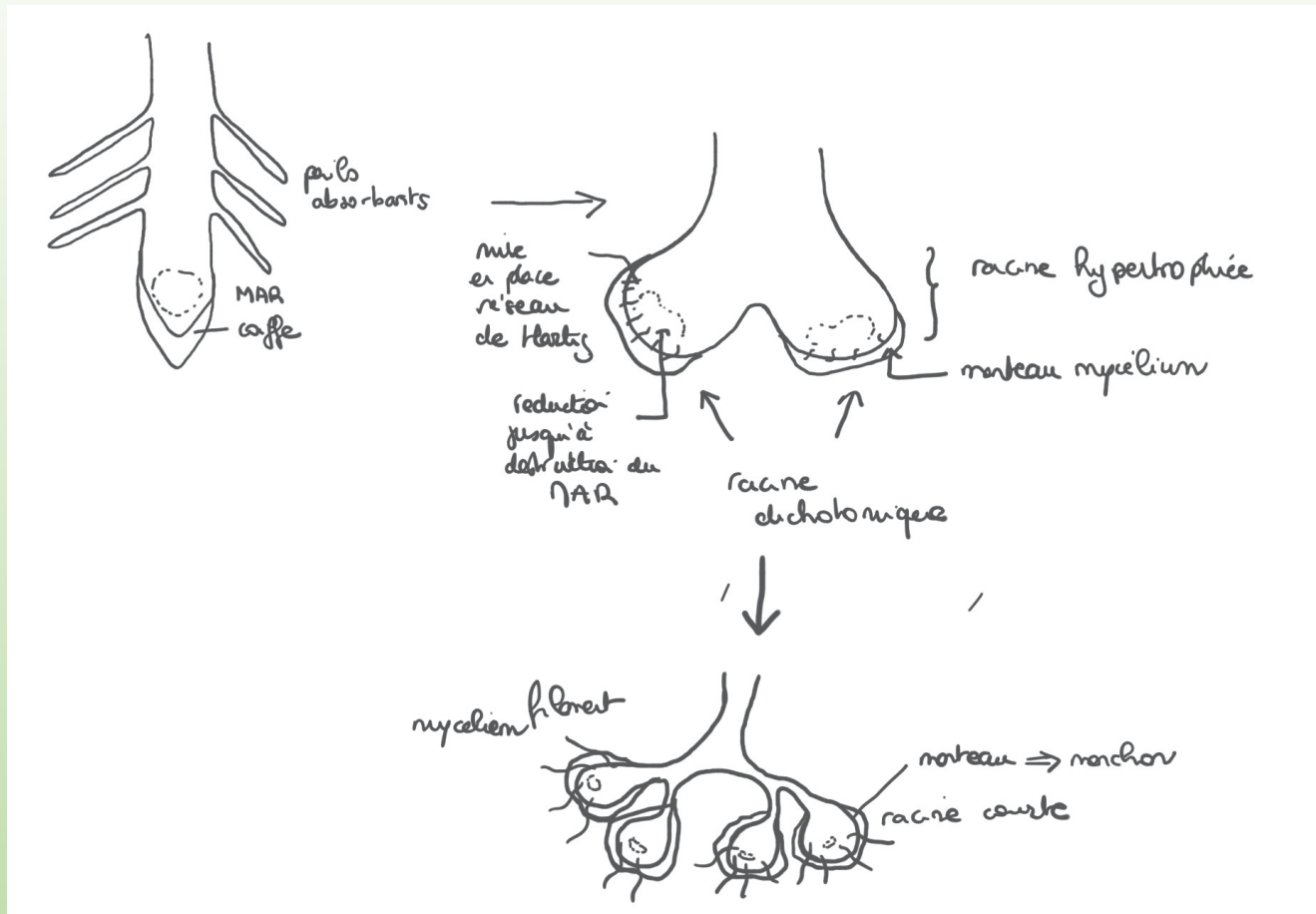
Fonctionnement de la nodosité

Elles fournissent un énorme avantage dans un sol pauvre en nitrates, car le N_2 atmosphérique est présent en grande quantité dans l'air.



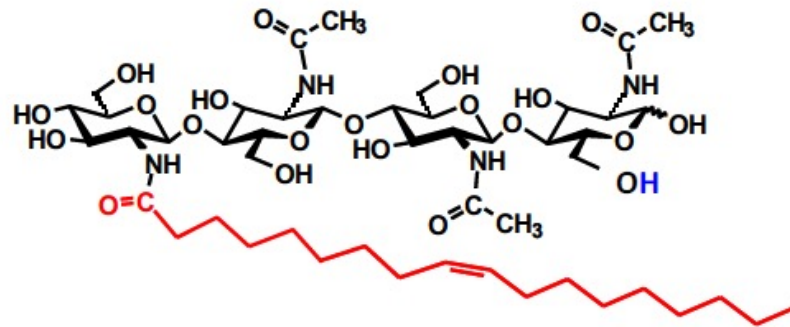
Physiologiquement les tissus colonisés synthétisent de la **leghémoglobine**, qui contribue à maintenir une faible pression partielle en O_2 , propice à la fixation de diazote par la nitrogénase et donc à la synthèse des molécules organiques azotées bénéfiques à la plante → **modification phénotypique physiologique**





Les racines des angiospermes peuvent aussi établir une relation symbiotique avec des filaments mycéliens du sol (**mycorhize**). Cette association comme la précédente met en jeu des signaux sécrétés par la plante et les eumycètes sous forme de **facteurs Myc** qui modifient l'expression des gènes de la plante, activent la **ramification racinaire** et l'installation de l'association avec les champignons mycorrhiziens.

A.



B.

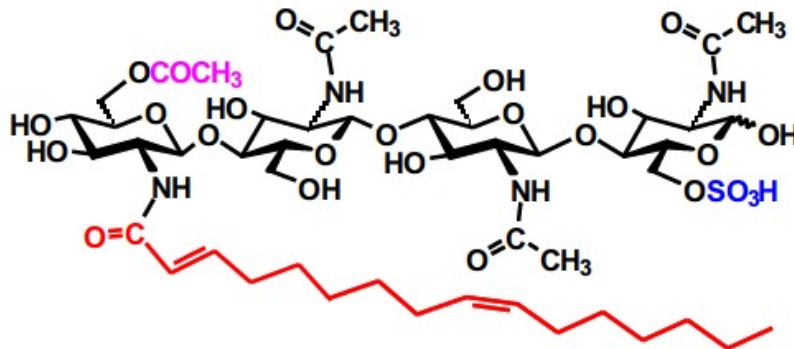


Fig.4 Chemical structures of Nod factors and Myc-LCOs.

La structure chimique des facteurs Nod et Myc semble proche et activeraient des voies proches, voire en partie commune.

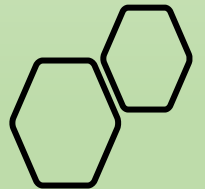
A facteur Myc du champignon *Rhizophagus irregularis* très souvent utilisé en agriculture et horticulture.

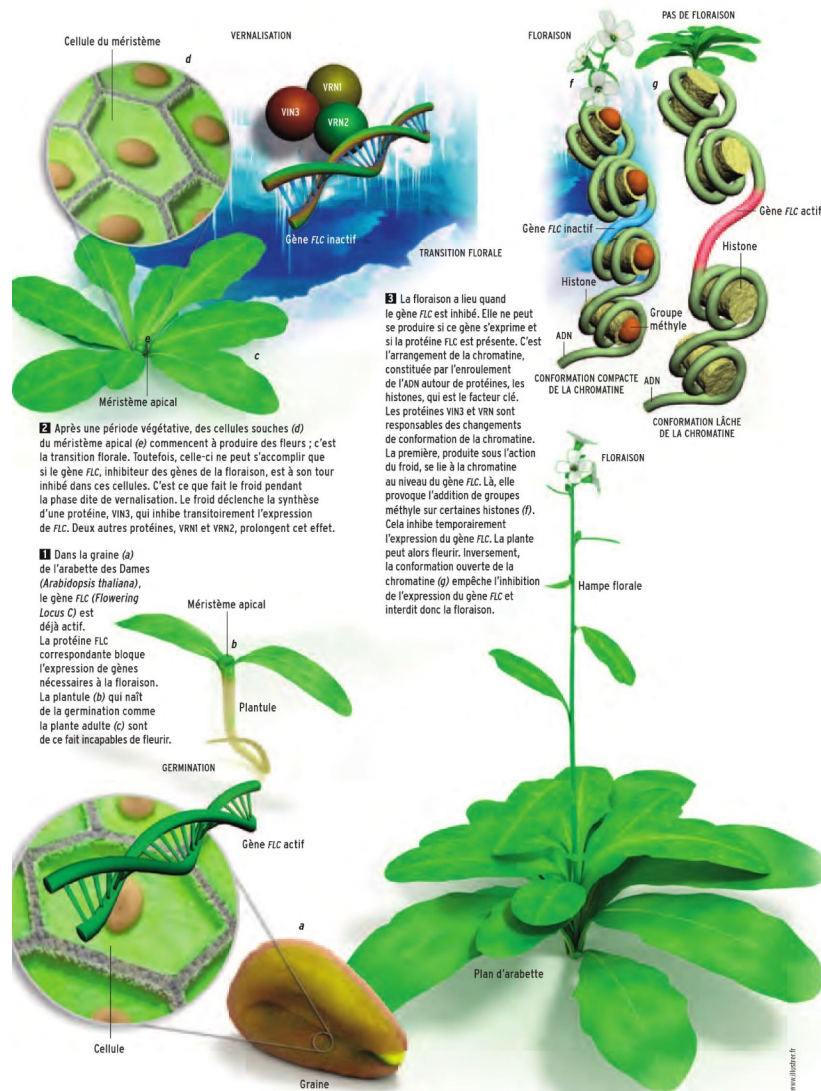
B facteur Nod de la bactérie *Sinorhizobium meliloti*, qui permet la formation des nodosités de la luzerne et du mélilot par exemple

Studies on legume receptors for Nod and Myc symbiotic signals **Nikita Malkov**

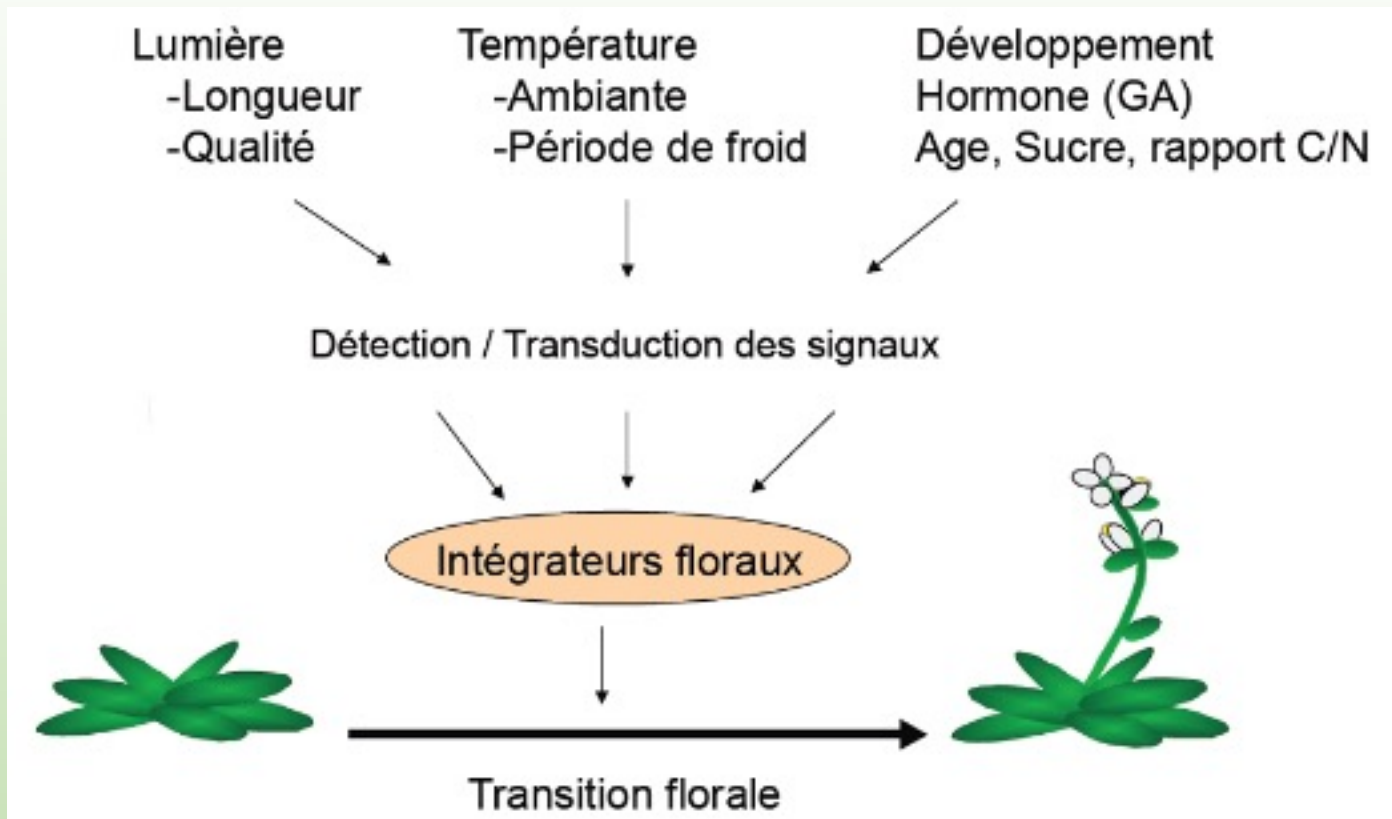


Autre exemple les différentes galles sur les
feuilles





**Influence des facteurs
environnementaux
sur la transition
florale du méristème
végétatif en
méristème floral**



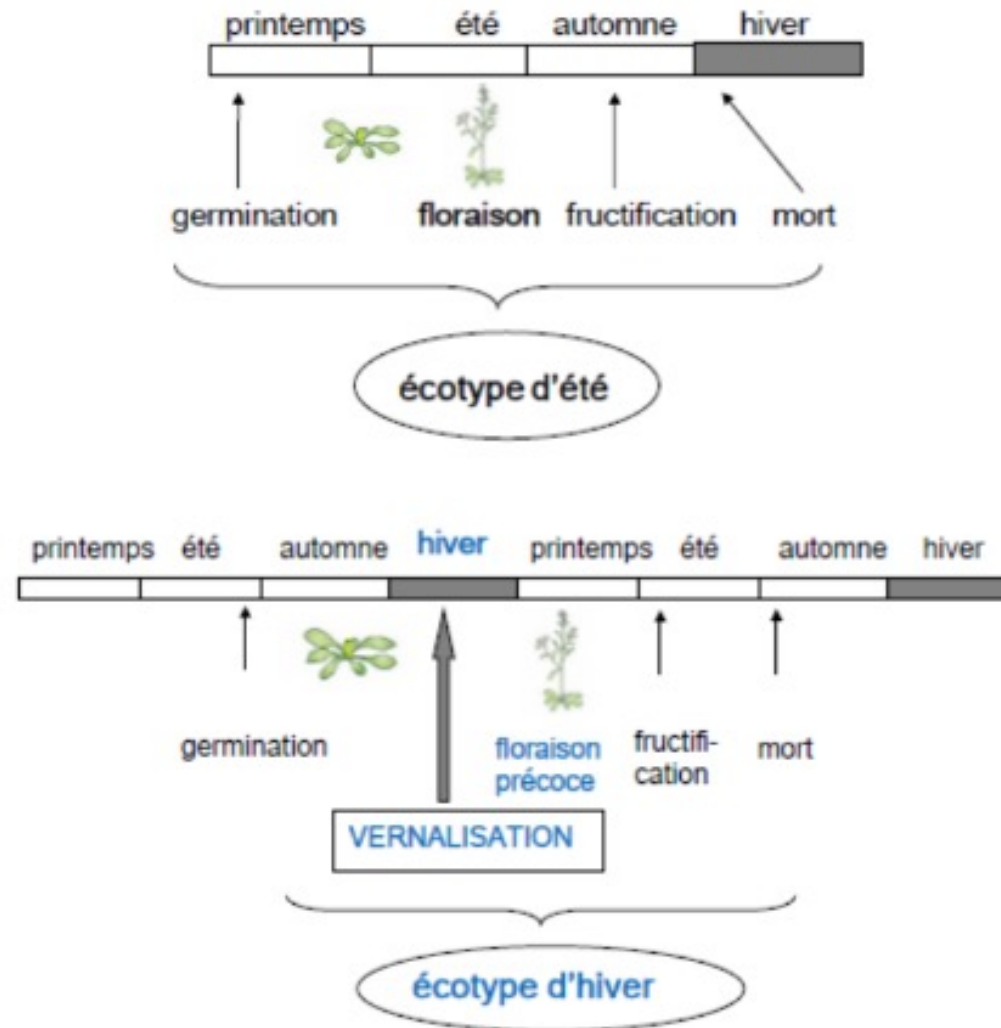
Beaucoup de plantes détectent

- une période prolongée d'exposition au froid, signalant le passage de l'hiver : c'est la **vernalisation**

- et perçoivent aussi la durée du jour qui est un indicateur fiable de la progression saisonnière : c'est la **photopériode**

Ces signaux ont été identifiés à partir des années 1920 (Gustav Gassner, blés d'hiver semés à l'automne qui passent l'hiver sous forme de plantule pour fleurir au printemps).

Mais les **mécanismes moléculaires** qui permettent à la plante d'interpréter ces messages environnementaux, et de fleurir ont été découverts récemment.



D'après C. Lelandais Université Paris Diderot

Il existe chez *Arabidopsis thaliana* des **écotypes d'hiver** (ceux qui vivent dans le nord de l'Europe) qui ne peuvent fleurir qu'après le passage de l'hiver contrairement aux **écotypes d'été** (ceux qui vivent dans les îles du Cap Vert) qui fleurissent peu de temps après la germination et n'ont pas besoin du passage par une période froide pour fleurir.

En absence de vernalisation



Ecotype d'hiver

Ecotype d'été

Influence de la vernalisation sur l'écotype d'hiver



**Ecotype d'hiver
sans vernalisation**

**Ecotype d'hiver
+ vernalisation
(100 jours à 4°C)**

inflorescence

En serre, un écotpe d'hiver ne fleurit pas sans période de froid.

Dans une serre tiède, les plantes restent en rosette, formant seulement de nouvelles feuilles au fur et à mesure que les anciennes vieillissent.

Par contre un écotpe d'hiver soumis 100 jours à une température de 4°C puis remis à une température douce présente la montaison c'est-à-dire un allongement important des entrenœuds et la formation de la tige florale.

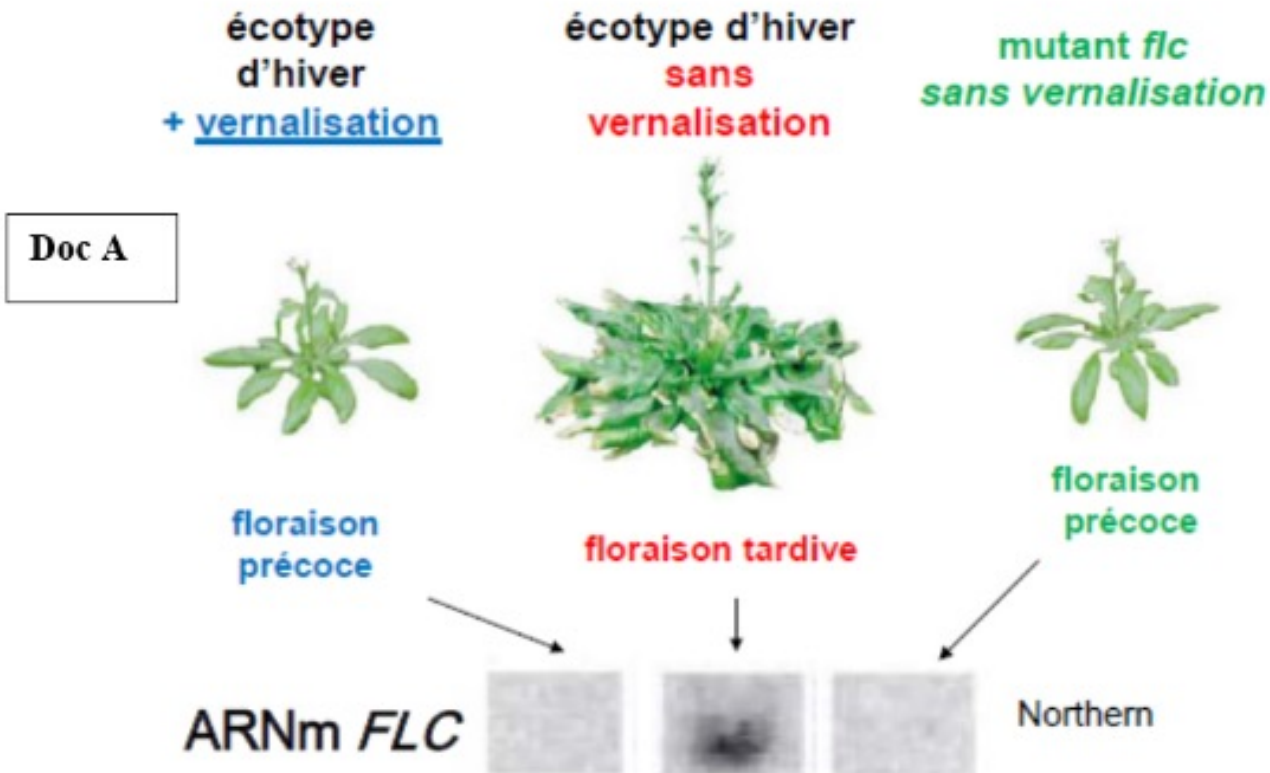
Il y a donc :

- des espèces à **vernalisation obligatoire** (écotypes d'hiver d'*Arabidopsis*, écotypes d'hiver du Blé, la Jusquiame noire, le Perce neige, les plantes bisannuelles comme la carotte) : floraison **uniquement** si traitement par le froid

- des espèces à **vernalisation facultative** : floraison accélérée si traitement par le froid (la Laitue)

- des **espèces indifférentes**, insensibles (écotypes d'été d'*Arabidopsis*, écotypes d'été du Blé, lilas, tomate, rosier

LE GENE FLC ET LA VERNALISATION

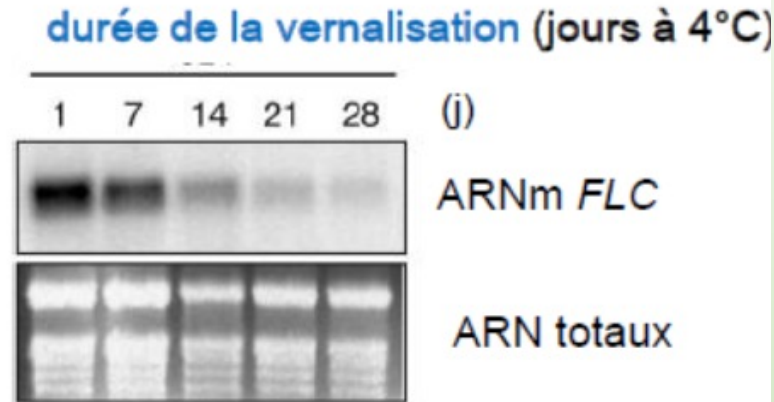


Il existe parmi les écotypes d'hiver d'*Arabidopsis* des mutants qui ne nécessitent pas de vernalisation et présentent une floraison précoce comme les écotypes d'été. La mutation porte sur le gène FLOWERING LOCUS C : **FLC pour Flowering Locus C ou locus de floraison** et l'inactive.

Lors du traitement par le froid, le gène FLC est inhibé et la plante peut fleurir. De même, le mutant *flc* même sans vernalisation n'exprime pas le gène FLC et fleurit

Cette protéine FLC est un **facteur de transcription** à domaine MADS (comme les protéines *apetala1* ou *agamous*), elle se fixe donc sur l'ADN.

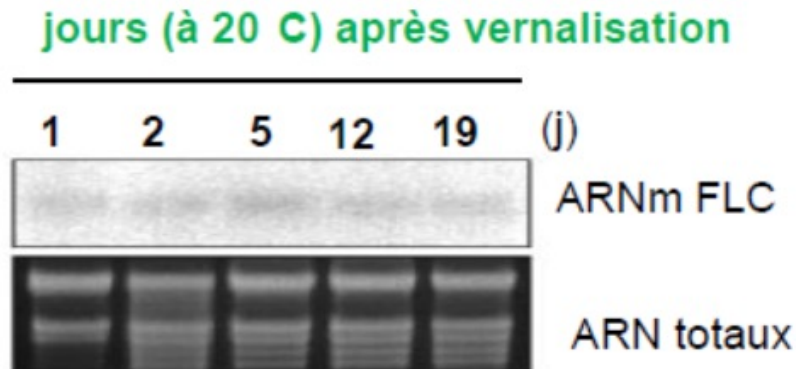
Doc B



Doc B :

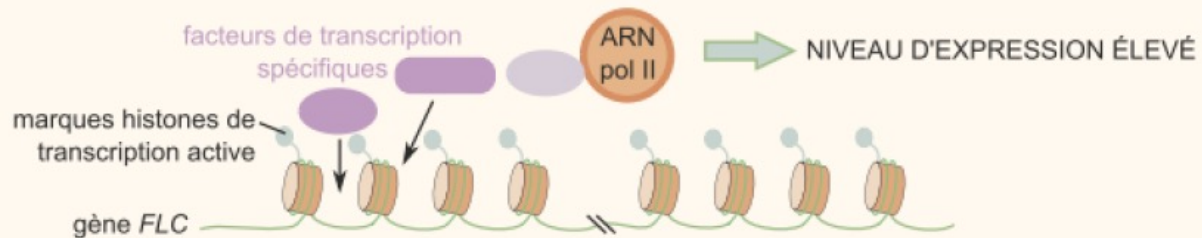
Le gène *FLC* est progressivement réprimé au cours de la vernalisation. En parallèle on isole l'ensemble des ARN (ARN totaux pour mettre en évidence que la transcription continue à se faire normalement tout au long de la vernalisation et que seul le gène *FLC* est réprimé).

Doc C

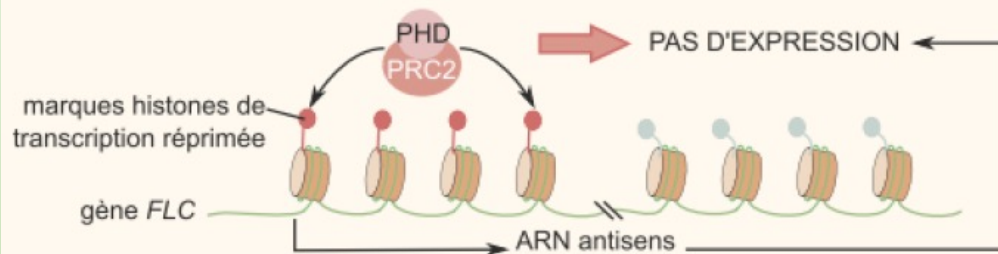


Doc C : La répression du gène *FLC* est maintenue pendant plusieurs jours après l'arrêt de la vernalisation.

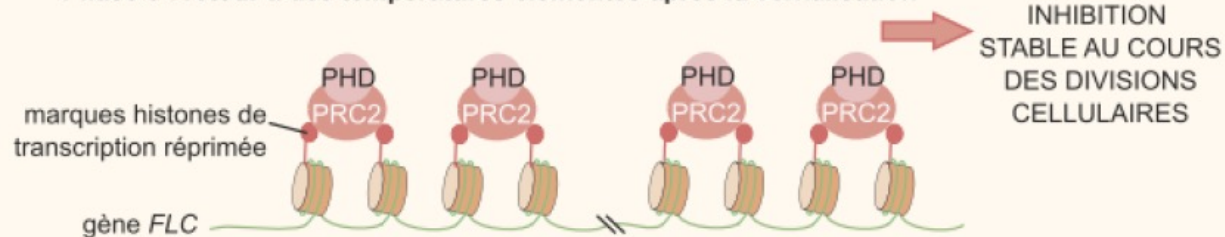
Phase 1 : AUTOMNE (avant vernalisation)



Phase 2 : HIVER (au cours de la vernalisation)



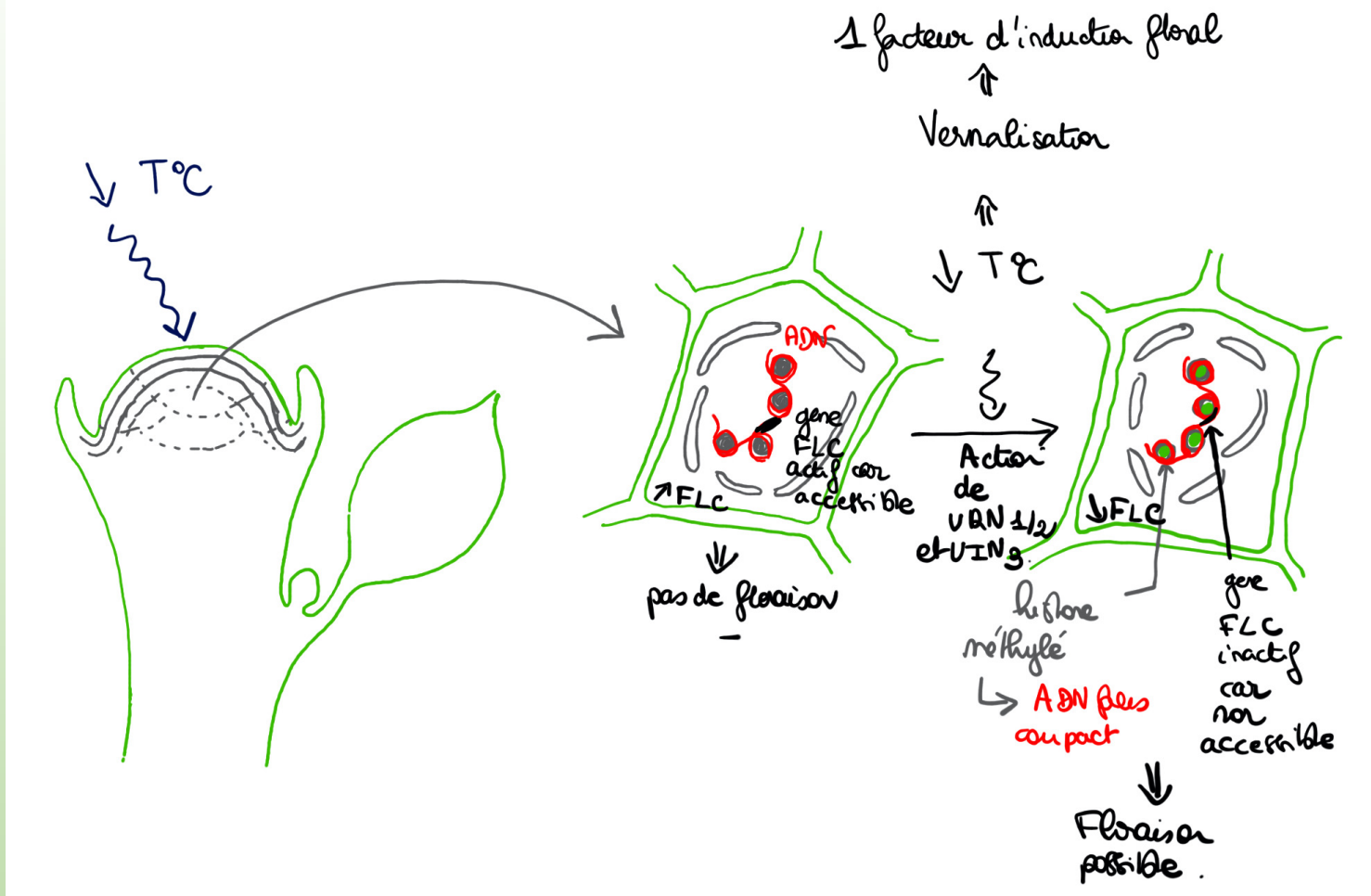
Phase 3 : retour à des températures clémentes après la vernalisation



Modification épigénétique de la chromatine au niveau du locus *FLC* au cours des saisons (d'après Sharma et al. 2020. doi:10.1111/pp113163).

(rappel cours SVF3 BCPST1 - Doc Cours Mr Doumane)

En fait le froid n'agit pas directement sur le **gène *FLC*** mais provoque la synthèse de **facteurs VIN (vernalization insensitive) et VRN (enzymes)** (on ne sait pas encore comment) qui inhibent le gène *FLC*. On est ici dans un bel exemple d'épigénétique (**Revoir cours BCPST1-SVF3**) c'est-à-dire dans une situation où les gènes sont directement influencés par des facteurs environnementaux.

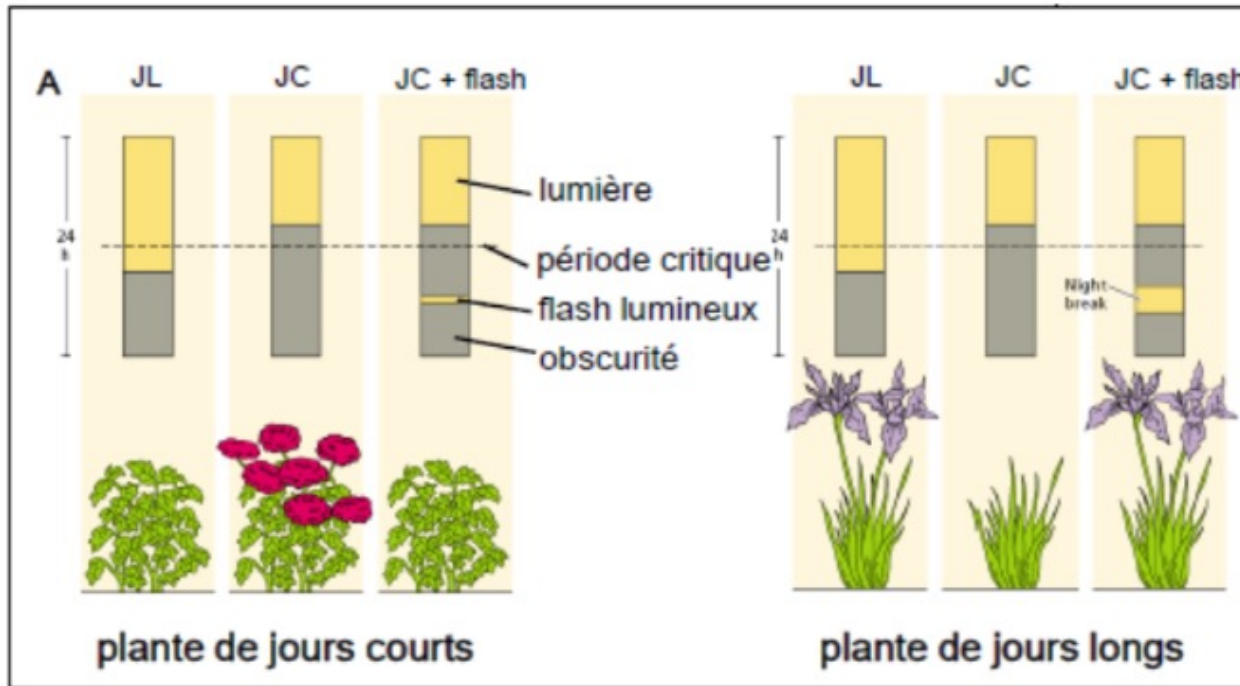


L'action des protéines VIN3 et VRN illustre comment l'expression des gènes peut varier indépendamment d'un effet direct sur leur transcription, par un mécanisme **épigénétique**, (expression des gènes soumise à l'influence de l'environnement) qui agit sur l'ADN. VIN3 et VRN modifient la compaction et l'ouverture de la chromatine.

Photopériode = longueur respective de la phase lumineuse (**héméropériode** ou **photophase**) et de la phase obscure (**nyctipériode** ou **scotophase**) au cours d'un cycle de 24h. C'est un repère parfait à une même date de l'année.

La durée relative de l'**héméropériode** et celle de la **nyctipériode** change durant l'année dans les régions tempérées. Donc la **photopériode**, sous une latitude donnée, est caractéristique des saisons dans l'année.

DES PLANTES DE JOUR LONG OU DE JOUR COURT



Expériences de Hammer & Bonner Taiz & Zeiger, Plant Physiology

Les plantes de jour long sont des plantes qui ne fleurissent que lorsque l'héméropériode devient supérieure à une période critique. : exemple de la Jusquiame noire, l'Iris

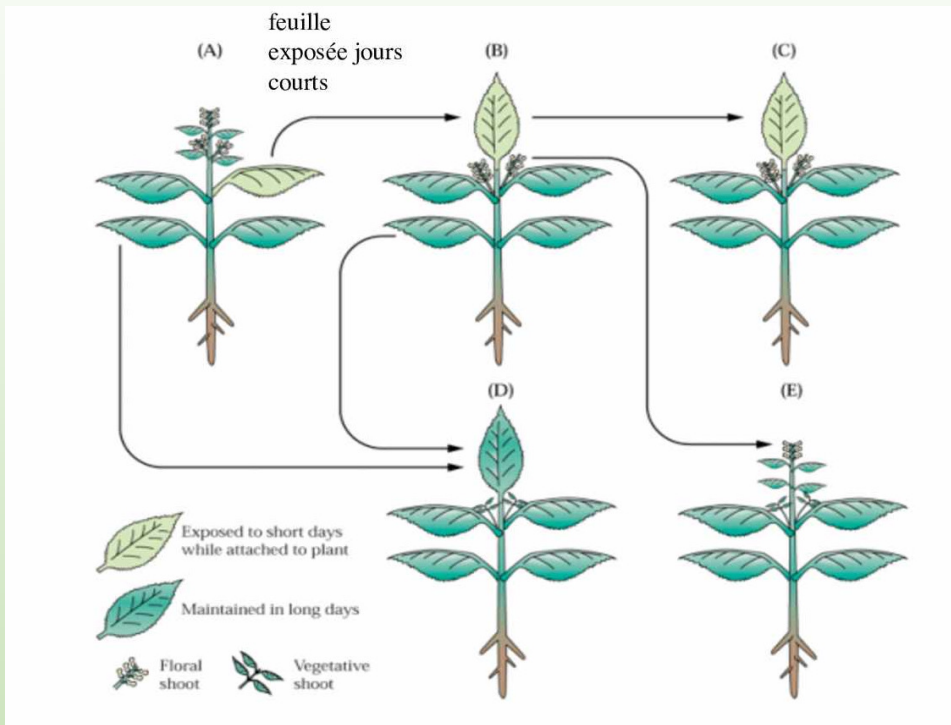
Les plantes de jour court sont des plantes qui ne fleurissent que lorsque l'héméropériode devient inférieure à une période critique : exemple de la Lampourde (Xanthium).

- ➔ L'induction florale dépend de la longueur relative du jour et de la nuit ➔ réponse photopériodique
- ➔ Ce n'est pas la quantité de lumière qui importe mais la durée de la nyctéperiode (Cf flash lumineux qui coupe celle-ci)

- Certaines espèces ont des exigences **absolues** càd qu'elles ne fleurissent que lorsqu'une photopériode particulière, dite inductrice, est réalisée.
- D'autres sont qualifiées de **préférantes** quand le traitement inductif est facultatif mais qu'il rend plus précoce la floraison. (Blé d'hiver, pomme de terre)
- Les espèces dites **indifférentes** (haricot, maïs) fleurissent dans toutes les conditions photopériodiques, du moment que leurs besoins trophiques sont satisfaits.

Les plantes à fleurs n'ont pas les mêmes besoins d'exposition au froid et à la lumière. Il y a de multiples combinaisons qui montrent la convergence entre photopériodisme et vernalisation

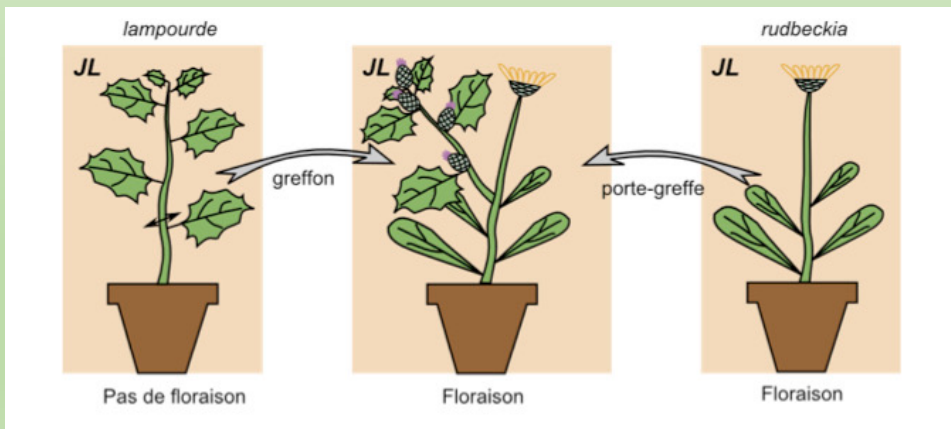
BESOINS CROISSANTS DE VERNALISATION ↑	Plantes de jours courts et vernalisation indispensable :	Plantes indifférentes à la photopériode et vernalisation indispensable :	Plantes de jours longs et vernalisation indispensable :
	- Primevères - Fraisières - Gentianes - Hellébore	- Carotte - Œillets - Haricot	- Beaucoup de plantes bisannuelles et vivaces - Giroflée - Olivier
	Plantes de jours courts et vernalisation préférentielle :	Plantes indifférentes à la photopériode et vernalisation préférentielle :	Plantes de jours longs et vernalisation préférentielle :
	- Chrysanthèmes - Ipomée nil	- Cyclamen - Blé d'hiver	- Pomme de terre - Orge d'hiver
	Plantes de jours courts et besoin nul de vernalisation :	Plantes indifférentes à la photopériode et à la vernalisation :	Plantes de jours longs et besoin nul de vernalisation :
	- Tabac - Dahlia	- Tomates - Muflier - Pélargonium	- Céréales de printemps
	BESOINS EN LUMIÈRE		



Greffe d'une feuille exposée en jour court sur une plante maintenue en jour long.

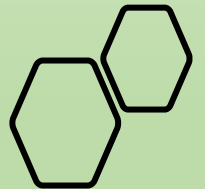
Expérience de greffe entre plant induit de rudbeckia (plante de JL) et plant non induit de lampourde (plante de JC). Ces Angiospermes sont toutes deux des Astéracées

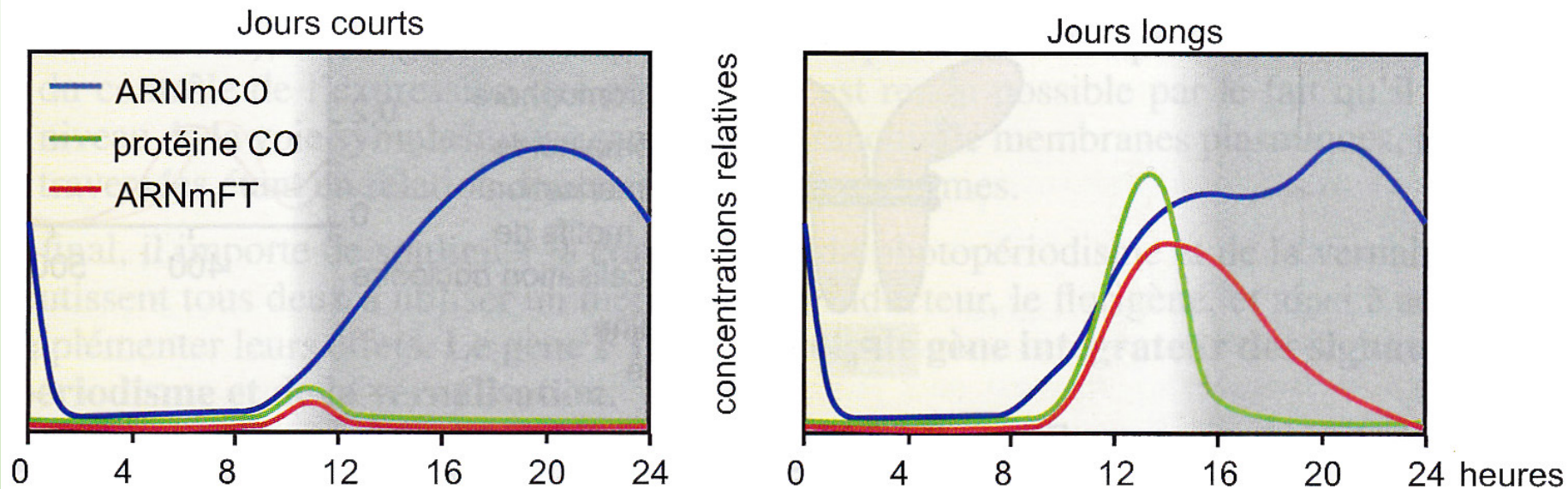
De plus des expériences de greffe (non illustrées ici) ont mis en évidence que ce signal peut se transmettre d'une plante à l'autre et même d'une espèce à l'autre



C'est en 1937 qu'un russe, M. Chailakhyan qui nomma ce signal **Florigène** - FT, signal qui sera identifié en 2007 (Cf infra). Le transfert se fait par le **phloème**, via la **sève élaborée**

→ La perception de la photopériode se fait essentiellement au niveau des feuilles, et non pas directement au niveau de l'apex caulinaire comme pour le froid.

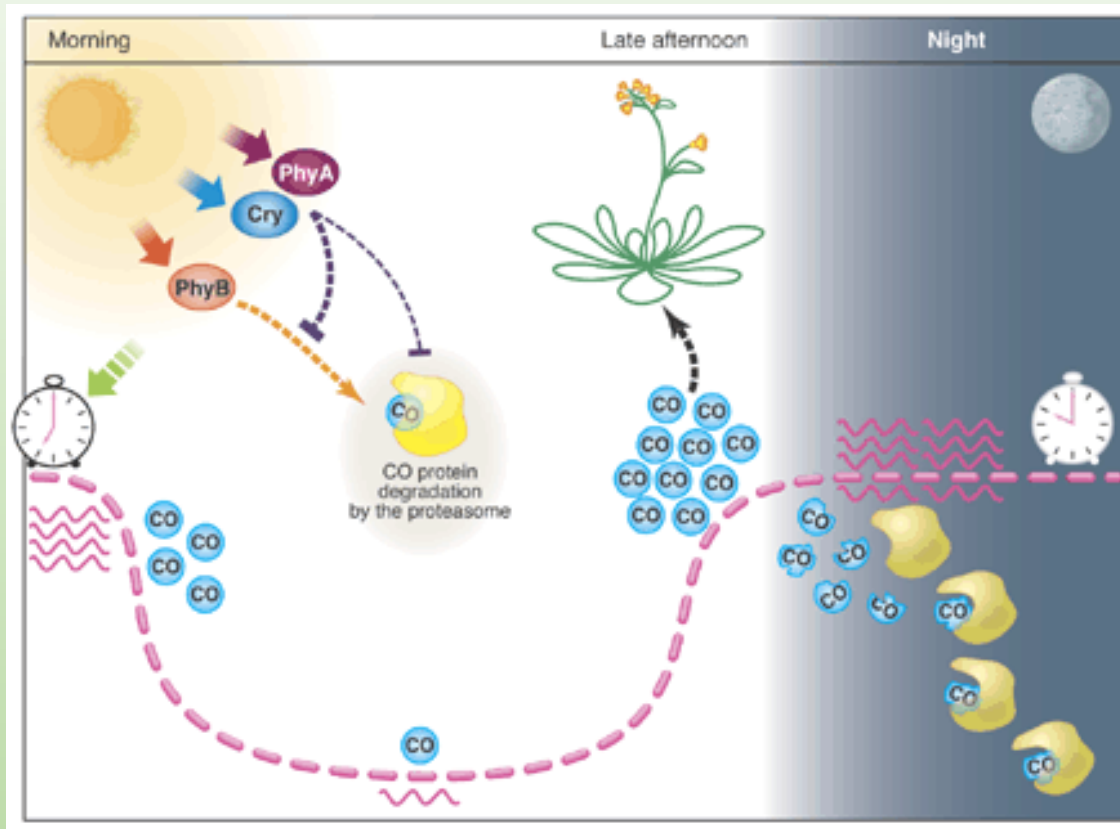




Évolution des teneurs en ARNmCO, en protéine CO
et en ARNmFT sur un cycle de 24 h 00, en jours courts et en jours longs.

L'origine de l'échelle de temps est le lever du jour.

Répartition temporelle des ARNm CO et FT et de la protéine CO pour des plantes de jours courts et longs



Répartition temporelle des ARNm

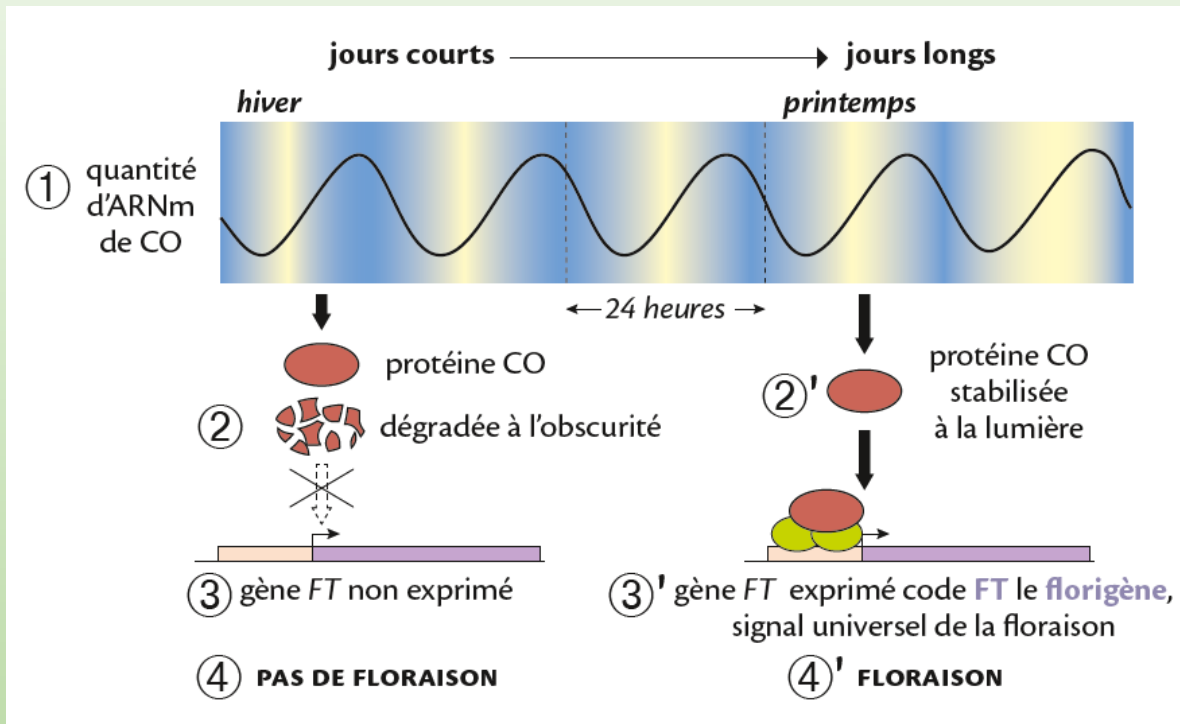
→ La quantité de l'ARNm Constans suit un rythme circadien : élevée la nuit, diminue le matin et augmente en fin d'après-midi (répartition temporelle)

→ Ces oscillations sont identiques que les jours soient courts ou longs

→ Elles se poursuivent qq jours même dans l'obscurité totale donc elles ne dépendent pas de la lumière → **horloge interne la plante**

→ A cette variation de concentration d'ARNmCO se superpose une régulation de la protéine CO par la lumière. La protéine CO est stabilisée par la lumière et dégradée dans l'obscurité.

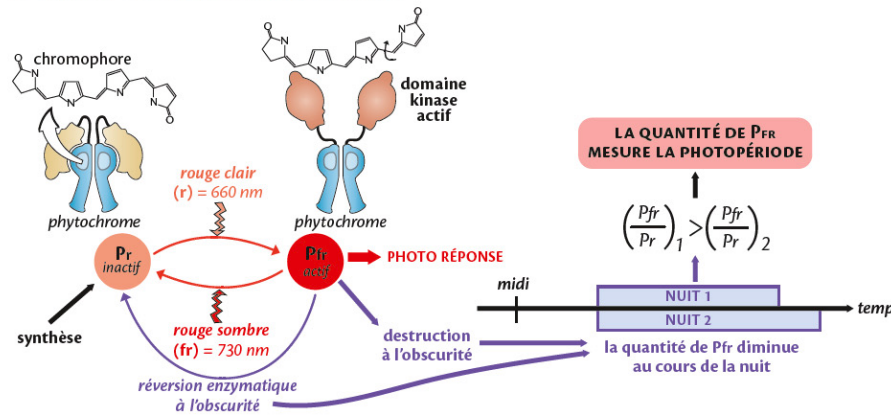
PhyB et A : **Phytochromes**, Cry : **cryptochromes** → **photorécepteurs foliaires**



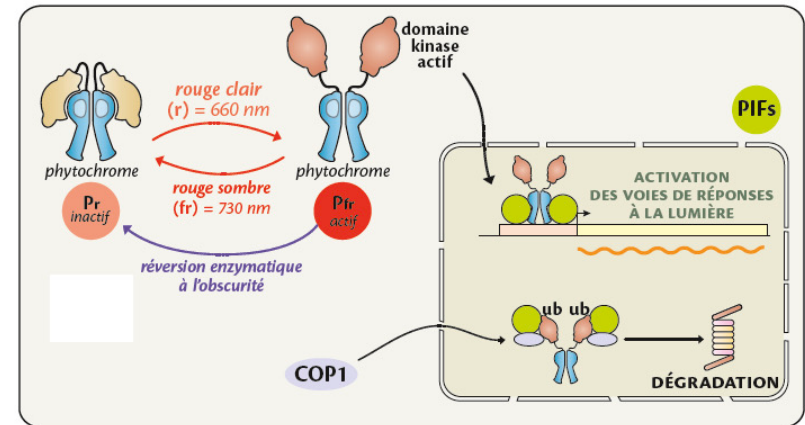
Une horloge biologique permet la production oscillatoire de CONSTANS (CO), facteur de transcription du gène FT (FLOWERING LOCUS T) codant pour le florigène.

Cette horloge est indépendante de la photopériode. L'ARNm de CO est traduit en protéine CO. C'est la stabilité de la protéine CO qui est fonction de la photopériode

Le photopériodisme, une perception de la durée de la phase obscure par un phytochrome



Rôle du phytochrome dans la perception de la photopériode



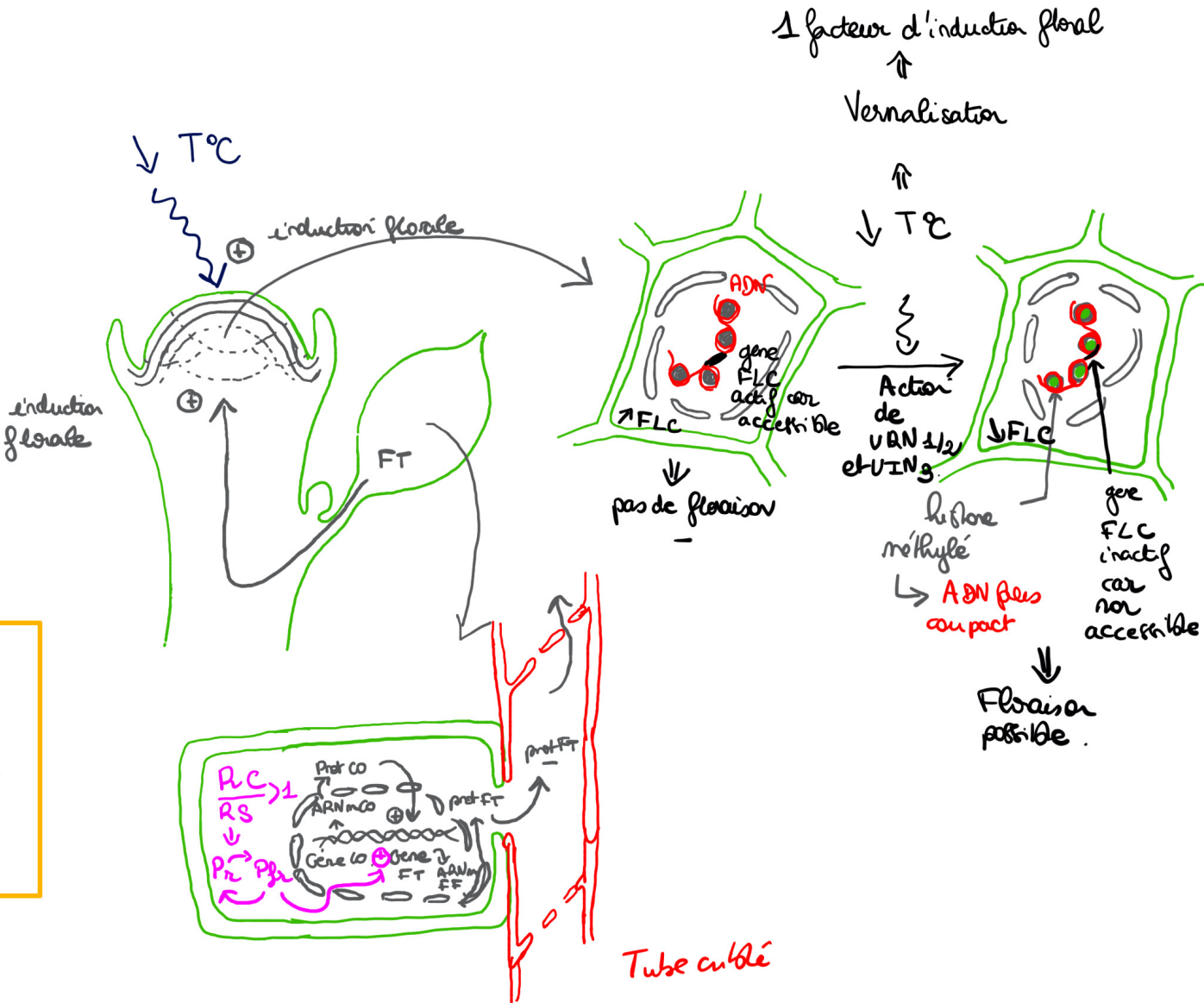
Le signal photopériodique est reçu dans la feuille. La lumière rouge clair active le phytochrome (*Pfr*). Celui-ci change de conformation, ce qui expose une séquence NLS assurant son adressage au noyau. Dans ce dernier, *Pfr* se lie à des facteurs de transcription, comme PIF (*Phytochrome Interacting factor*) et déclenche la transcription de certains gènes. Il sera plus tard dégradé par ubiquitination.

Le phytochrome est un dimère constitué de deux sous-unités identiques. Chaque sous-unité est composée d'une protéine riche en acides aminés hydrophobes, et d'un chromophore. Le *chromophore* qui est la partie absorbant certaines radiations lumineuses, est une chaîne tétrapyrrolique ouverte. Le phytochrome présente deux formes interconvertibles :

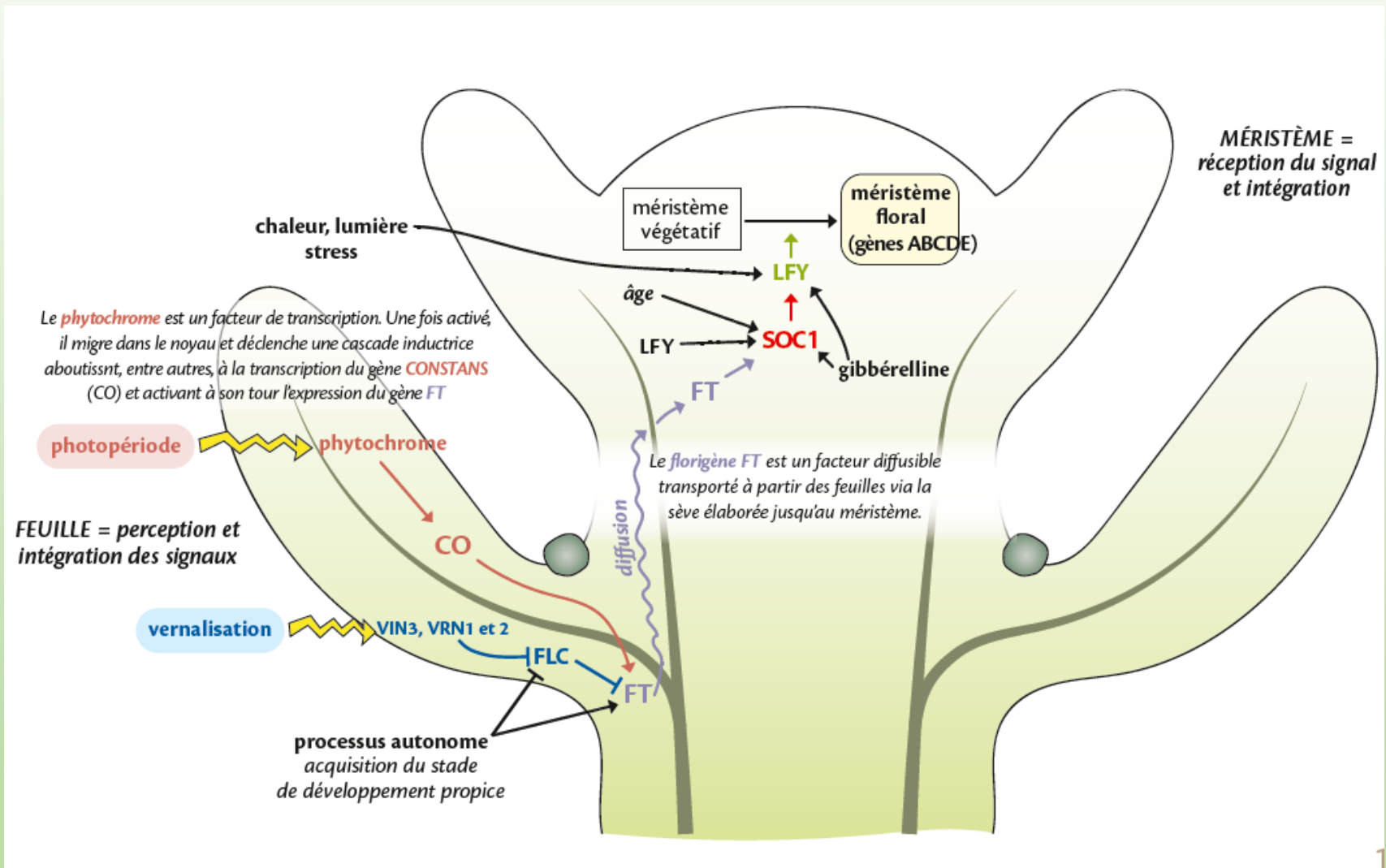
- La forme Pr (pour *red*) absorbant les radiations lumineuses rouge clair de longueurs d'onde à 660 nm (ou « rouge proche ») ;
- La forme Pfr (pour *far-red*) absorbant les radiations lumineuses rouge sombre de longueurs d'onde à 730 nm (ou « rouge lointain »).

Les cryptochromes, au nombre de 2 chez *Arabidopsis thaliana*, CRY1 et CRY2, sont principalement des protéines nucléaires qui sont phosphorylées par les radiations bleues. Ils renferment des groupements capables d'absorber les radiations bleues. Les cryptochromes activent l'expression du gène *CONSTANS* et contribuent à l'entraînement de l'horloge circadienne par la lumière.

L'influence
des facteurs
environnementaux
sur l'induction
florale



- La perception de la photopériode met donc en jeu des **photorécepteurs** qui sont notamment les **phytochromes** (PHYA/B/CD/E) et des **cryptochromes** (CRY1/2). Ils activent des réactions en cascade qui modulent l'expression de certains gènes notamment FT (**Flowering Locus T**) qui code pour le **florigène**.
- La physiologie des Angiospermes (tout comme celle des animaux) est contrôlée par une **horloge circadienne** dont la période est proche de 24 heures. Cette horloge interne est entrainée par les conditions photopériodiques et thermiques externes, caractéristiques du moment de l'année (saison).
- Chez les angiospermes, cette cyclicité endogène est liée au rythme de la transcription du **gène CONSTANS**.
- Lorsque le rythme interne circadien (variation de la concentration de la protéine CONSTANS) et le rythme externe photopériodique (niveau de phytochromes actif PHYrf déterminé par une durée d'éclairement) sont en accord, la floraison est induite, on parle de « **modèle de coïncidence** ».



Tous les mécanismes convergent vers les gènes **SOC1** (SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS) et **LFY** (LEAFY), gènes intégrateurs de la floraison qui finissent de réaliser l'induction florale via le système ABCDE.