

Sous la direction de **C. Perrier** et **J.-F. Beaux**

BIOLOGIE-GÉOLOGIE

BCPST 2

TOUT-EN-UN

A. Bouffier • S. Coq • T. Darribère
E. Douzery • Sylvie Hurtez-Boussès
S. Maury • O. Monnier • T. Soubaya

DUNOD

Couverture : Studio graphique Dunod
Maquette intérieure : Yves Tremblay



Pour aller plus loin et mettre toutes les chances de votre côté,
des ressources complémentaires sont disponibles sur le site
www.dunod.com.

Connectez-vous à la page de l'ouvrage (grâce aux menus déroulants, ou en saisissant le titre, l'auteur ou l'ISBN dans le champ de recherche de la page d'accueil).
Sur la page de l'ouvrage, sous la couverture, cliquez sur le lien « LES + EN LIGNE ».

© Dunod, 2022
11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
ISBN 978-2-10-084559-0

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Être un outil d'**aide** pour un suivi serein et confiant de la classe préparatoire, être un outil **efficace** pour préparer les concours, et plus largement, construire une **formation** solide dans les sciences du vivant et les géosciences dans ces premières années de l'enseignement supérieur, telles sont les intentions et les ambitions que porte cet ouvrage.

Offrir une aide, c'est d'abord permettre le parcours de **tous les thèmes du programme** pour en faire apparaître l'essentiel dans une présentation structurée et synthétique, développant les savoirs visés. Clairement rédigé et richement **illustré**, le **cours** proposé, complément de la démarche suivie en classe, dresse ainsi la charpente résistante des idées directrices autour desquelles tout peut ensuite s'organiser.

Donner chair et argumentation aux savoirs parcourus est alors l'objet des **zooms** qui éclairent et complètent de leurs précisions les connaissances du cours. Dans le suivi du fil directeur, ils sont des lieux de détours nécessaires pour l'exploration plus approfondie de toutes les capacités exigibles.

Offrir une aide, c'est aussi pouvoir retrouver les **activités de TP** pour prolonger et consolider les compétences acquises, au-delà de la séance de classe. Les chapitres de TP sont conçus autour des principaux supports utilisés dans les activités de classe et dont l'exploitation peut ainsi être revue.

Être un outil efficace de formation impose également de pouvoir **tester** l'acquisition des connaissances et des méthodes pour s'assurer de leur bonne compréhension, ce qui est fait par les nombreux **exercices corrigés** de différents types (QCM, analyses de documents, synthèses courtes) proposés à la fin de chaque chapitre, et renforcé par des propositions d'**épreuves de concours**.

C'est cette ambition d'un ouvrage de **formation** très complet qui nous a guidés, pour en faire un véritable atout dans la réussite des étudiants de classes préparatoires en appui des cours et des activités de classe.

Mais plus largement, par la diversité des thèmes abordés, cet ouvrage trouvera également sa place auprès de tous les étudiants engagés dans des **cycles universitaires** et de tous les candidats préparant les **divers concours de l'enseignement**, qui sauront l'exploiter avec beaucoup de profit.

Les auteurs

Remerciements

Cet ouvrage, comme le « Tout-en-un de Biologie-Géologie BCPST1 », doit beaucoup au travail des autrices et auteurs des précédentes éditions des « Tout-en-un » de Biologie et de Géologie. Que soient ici chaleureusement remerciés :

Pierre Peycru, ancien professeur au Lycée Montaigne à Bordeaux, qui initia la rédaction de ces ouvrages.

Bernard Augère, professeur au lycée Pierre de Fermat à Toulouse.

Christian Beck, professeur émérite à l'université de Savoie-Mont-Blanc.

François Cariou, ancien professeur au lycée Blaise Pascal à Clermont-Ferrand.

Jean-Michel Dupin, professeur au lycée Montaigne à Bordeaux.

Caroline Escuyer, professeure au lycée Jean Rostand à Strasbourg.

Jean-François Fogelgesang, ancien professeur au lycée Sainte-Geneviève à Versailles.

Didier Grandperrin, ancien professeur au lycée Janson de Sailly à Paris.

Éric Quéinnec, professeur à Sorbonne Université.

Elena Salgueiro, ancienne professeure au lycée Janson de Sailly à Paris.

Jean-Luc Schneider, professeur à l'université de Bordeaux.

Marc Tardy, professeur émérite à l'université de Savoie-Mont-Blanc [1943-2017].

Cécile van der Rest, professeure au lycée Fénelon à Paris.

Merci à eux de nous avoir permis de reprendre leurs contributions, dont les illustrations si chronophages, ce qui a considérablement allégé notre tâche.

Merci aussi à celles et ceux qui ont enrichi le contenu de ce livre par leurs publications antérieures, leurs conseils, leurs critiques constructives, le partage de documents ou l'autorisation de publier des illustrations. Si malgré leurs apports, certaines erreurs se glissent encore dans ces pages, elles nous sont totalement imputables.

Isabelle Borde et toute l'équipe Biologie Multimedia de Sorbonne Université, pour les autorisations de reproduire leurs documents dans cette édition et les précédentes.

Arezki Boudaoud, École polytechnique à Paris.

Romain Bousquet (Professeur CAU Kiel – www.geodynamips.eu) pour les conseils, la conception et la réalisation des cartes et des documents sur l'orogénèse alpine.

Philippe Mairine et l'Observatoire Volcanologique du piton de la Fournaise.

Frédéric Simien et le BRGM, pour la mise à disposition des cartes géologiques.

François Catzeflis [1953-2021], Directeur de Recherche CNRS (Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier), engagé dans l'étude de la phylogénie et de la protection de la biodiversité.

C'est toujours un grand plaisir de travailler avec l'équipe éditoriale de Dunod, et tout particulièrement avec Emmanuelle Chatelet, éditrice de réalisation, qui une fois de plus a mené cet ouvrage à son terme, malgré notre tendance de plus en plus marquée à ne pas respecter les plannings.

Enfin, nous n'oublions pas nos proches ; qu'ils se réjouissent : il n'y aura pas de saison 3 du « Tout-en-un de Biologie-Géologie BCPST » !

Les plus en ligne



Vous y trouverez des sujets d'annales corrigées et des exercices d'entraînement



COMMENT ÇA MARCHE ?

2

Je trouve mes



10 contenus complémentaires avec ce livre
sous la présentation de mon livre

3

J'accède à la liste des contenus, en accès classés par



RÉSERVÉ,

CATÉGORIE

Je me munis de mon livre



J'entre le demandé

MOT DE PASSE

4

Je clique et c'est téléchargé



Présentation des auteurs

Christiane Perrier

Professeure agrégée en BCPST 2 au lycée du Parc à Lyon, ancienne membre des jurys des concours Agro, CAPES et agrégation.

Jean-François Beaux

Professeur agrégé en BCPST 2 au lycée Henri IV à Paris. Docteur de l'Université Paris VI (Sorbonne-Université). Ancien membre des jurys des concours du CAPES et de l'agrégation (interne et externe). Coauteur de *Atlas de pétrologie*, coll. Sciences sup aux éditions Dunod.

Arnaud Bouffier

Professeur agrégé en BCPST 2 au lycée Albert Châtelet à Douai, membre du jury de concours de l'agrégation interne.

Sylvain Coq

Agrégé, Maître de conférences en Biologie-Écologie à l'Université de Montpellier : enseignant à la Faculté des Sciences, chercheur dans l'UMR Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE).

Thierry Darribère

Professeur émérite à Sorbonne Université, laboratoire de Biologie du développement, UMR CNRS 7622, ancien membre des jurys de concours CAPES et agrégation.

Emmanuel Douzery

Agrégé, Professeur en Biologie-Écologie à l'Université de Montpellier : enseignant à la Faculté des Sciences, chercheur dans l'UMR Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM).

Sylvie Hurtrez-Boussès

Agrégée, Professeure en Biologie-Écologie à l'Université Montpellier : enseignante à la Faculté des Sciences, chercheuse dans l'UMR Maladies infectieuses et vecteurs : Ecologie, Génétique, Evolution, Contrôle (Mivegec), ancienne membre du jury de concours l'agrégation.

Stéphane Maury

Professeur des Universités en Physiologie végétale et Epigénétique, LBLGC INRAE Université Orléans, responsable équipe Arbres et Réponses aux Contraintes Hydriques et Environnementales. Ancien membre des jurys des concours CAPES et agrégation SVT externes.

Olivier Monnier

Professeur agrégé en BCPST 2 au lycée Joffre à Montpellier, docteur en sciences de la Terre de l'Université de Saint-Étienne, ancien membre du jury de concours Agro-Véto, membre du jury de concours de l'agrégation.

Thierry Soubaya

Professeur de chaire supérieure en BCPST 2 au lycée Ozenne à Toulouse, ancien membre du jury des concours Agro-Véto A et C, membre de la commission des programmes du concours C, membre des jurys des concours du CAPES externe et de l'agrégation externe. Responsable de l'agrégation interne à Toulouse. Coauteur de *Biologie tout-en-fiches pour Licence/CAPES/Prépas*, *Mémo visuel de biologie* et *Atlas de phylogénie* aux éditions Dunod.

Table des matières

Avant-propos	III
Remerciements	IV
Présentation des auteurs	V

BIOLOGIE

Partie SV-A	
L'ORGANISME VIVANT EN LIEN AVEC SON ENVIRONNEMENT	4
Chapitre 1 Regards sur les organismes unicellulaires	5
1 Places des unicellulaires dans l'arbre du vivant	5
2 Réalisation des fonctions avec une seule cellule	7
3 Relations des unicellulaires avec leur environnement	9
4 Importance des unicellulaires dans le fonctionnement des écosystèmes	11
Partie SV-B	
INTERACTIONS ENTRE LES ORGANISMES ET LEUR MILIEU DE VIE	18
Chapitre 2 Le développement post-embryonnaire des angiospermes : adaptations et plasticité phénotypique	19
1 Le développement végétatif à l'interface sol/air	20
2 Le développement de l'appareil reproducteur	29
3 Adaptations et plasticité phénotypique	35
TP 1 Développement des angiospermes et anatomie des structures secondaires	48
1 Identification des zones de croissance apicale	48
2 Identification des unités annuelles et estimation de la croissance caulinaire	50
3 Identification des tissus secondaires	51
TP 2 Adaptations morpho-anatomiques liées aux conditions des milieux sec ou aquatique	54
1 Adaptations des végétaux des milieux secs	54
2 Adaptations des végétaux des milieux aquatiques	57
Partie SV-F	
GÉNOMIQUE STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE	58
Chapitre 3 La diversification des génomes	59
1 Mutations et diversification des génomes	59
2 Brassages génétiques de la méiose et diversification des génomes	67
3 Fécondation et diversification des génomes	70
4 Transferts horizontaux et diversification des génomes	71
TP 3 Analyse génétique de quelques croisements	85
1 Recherche des interactions entre allèles	85
2 Identification des caractères indépendants ou liés de deux gènes	86
3 Programmation de croisements pour l'amélioration des plantes	89

Partie SV-G**REPRODUCTION**

Chapitre 4	La reproduction sexuée chez les embryophytes	92
	1 Alternance de deux générations au cours du cycle de reproduction	93
	2 Le rapprochement des gamètes issus d'organismes fixés en milieu aérien	98
	3 La double fécondation, spécificité des angiospermes	100
	4 La dissémination des individus	102
	5 Caractéristiques des cycles de reproduction	104
Chapitre 5	La reproduction asexuée chez les angiospermes	112
	1 Différentes modalités de la multiplication végétative	112
	2 Caractéristiques de la multiplication végétative	114
	3 Conséquences de la multiplication végétative	115
Chapitre 6	La reproduction sexuée chez les mammifères	119
	1 La gamétogenèse au sein des gonades	119
	2 Les gamètes : des cellules spécialisées	123
	3 Le rapprochement des gamètes	126
	4 La fusion des gamètes et la formation d'un nouvel individu	128
	5 Caractéristiques du cycle de reproduction	133
	6 Une reproduction parfois contrôlée	134
TP 4	Structures impliquées dans la reproduction sexuée	139
	1 Les structures reproductrices des angiospermes	139
	2 Les structures de dissémination ou de dispersion	141
	3 Les gonades des mammifères	145

Partie SV-H**MÉCANISMES DU DÉVELOPPEMENT**

Chapitre 7	Les étapes du développement embryonnaire chez les Vertébrés	148
	1 De l'ovocyte à la cellule œuf	149
	2 La segmentation : acquisition de l'état pluricellulaire	152
	3 La gastrulation : mouvements morphogénétiques et mise en place des trois feuillets embryonnaires	155
	4 L'organogenèse : mise en place des tissus, des organes et achèvement du plan d'organisation	159
Chapitre 8	Développement du bourgeon de membre	172
	1 Les membres chirodiens des tétrapodes	172
	2 Le bourgeon de membre : son initiation et contrôles	174
	3 Le bourgeon de membre : sa croissance et contrôles	177
	4 La mort cellulaire programmée sculpte le zeugopode et l'autopode	181
Chapitre 9	Différenciation d'un type cellulaire : la cellule musculaire striée squelettique	192
	1 La cellule musculaire striée squelettique : une cellule différenciée	192
	2 Des somites aux myoblastes à l'origine de la musculature des membres	200
	3 La myogenèse	202
	4 Les cellules satellites : outils pour la régénération	206
TP 5	Le développement d'un embryon de vertébré	214
	1 Analyser les étapes du développement d'un embryon	214
	2 Exploiter des données de marquage des cellules	219
	3 Étudier un mouvement de la gastrulation : l'épibolie	221

TP 6	Le développement du bourgeon de membre	222
	1 Comparer le développement des membres de deux tétrapodes	222
	2 Analyser la croissance proximo-distale du bourgeon de membre	224
	3 Analyser la spécification des membres supérieur ou inférieur	225
	4 Analyse d'une voie de signalisation paracrine	227
	5 Déterminer le rôle des protéines <i>Hox</i> dans la formation des différents segments du membre	229
Partie SV-I		
	COMMUNICATIONS INTERCELLULAIRES ET INTÉGRATION D'UNE FONCTION À L'ORGANISME	232
Chapitre 10	Intégration d'une fonction à l'échelle de l'organisme : la circulation sanguine chez les mammifères	233
	1 Le circuit sanguin et ses caractéristiques	233
	2 Propriétés fonctionnelles des segments vasculaires	238
	3 La double pompe cardiaque	246
	4 L'origine du rythme cardiaque	250
	5 La régulation de la pression artérielle : le baroréflexe	251
	6 L'adaptation à l'effort physique	257
Chapitre 11	Communications intercellulaires chez les métazoaires	282
	1 Unité et diversité des communications intercellulaires	282
	2 La communication nerveuse	291
	3 La communication hormonale	297
TP7	L'appareil circulatoire des mammifères	317
	1 Le cœur	317
	2 Les vaisseaux sanguins	321
Partie SV-K		
	ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE	324
Chapitre 12	Les mécanismes de l'évolution	325
	1 La population est l'objet d'étude en biologie évolutive	326
	2 Les mutations : génératrices de polymorphisme	330
	3 Les migrations : échanges d'allèles entre populations	331
	4 La sélection : tri des variants sous l'effet de l'environnement	332
	5 La dérive : tri des variants sous l'effet du hasard	339
	6 Les forces évolutives n'agissent pas indépendamment	344
	7 Les régimes de reproduction modulent la vitesse d'évolution	344
	8 Le temps : lien entre microévolution et macroévolution	349
Chapitre 13	Analyser les arbres phylogénétiques pour construire des scénarios évolutifs	366
	1 L'établissement de l'arbre du monde vivant	367
	2 L'arbre phylogénétique des eucaryotes et son interprétation	371
	3 Les virus ont-ils une place dans l'arbre du vivant ?	379
TP 8	Arguments pour comprendre les mécanismes de l'évolution	391
	1 Analyser la structure génétique de populations	391
	2 Utiliser des données pour argumenter sur la coévolution	395
TP 9	Analyser les arbres phylogénétiques pour construire des scénarios évolutifs	399
	1 Identifier un transfert horizontal de gène (THG)	399
	2 Comprendre l'histoire évolutive d'un groupe	402

GÉOLOGIE

Partie ST-F

LE MAGMATISME

		436
Chapitre 14	La mise en place des magmas	437
	1 Les gisements des roches magmatiques et leur mise en place	437
	2 La mise en place des roches volcaniques	441
	3 Minéralogie et chimie des roches mises en place	445
	4 Le fonctionnement des systèmes magmatiques	448
Chapitre 15	Les processus fondamentaux du magmatisme	458
	1 Les diagrammes de phases et leurs significations	459
	2 Fusion partielle des péridotites et production de liquides basaltiques	460
	3 Anatexie crustale et production de liquides granitiques	463
	4 Les signatures isotopiques de l'origine des magmas	464
	5 La différenciation des magmas	466
	6 Les séries magmatiques dans leur contexte géodynamique	473
TP10	Le magmatisme	497
	1 Identifier les roches magmatiques et leurs modes de gisement	497
	2 Identifier une chronologie relative entre une formation magmatique et son environnement : exemple du granite de Huelgoat	500
	3 Identifier des dynamismes éruptifs et les facteurs qui les contrôlent	501
	4 Identifier une série magmatique	505

Partie ST-G

LE MÉTAMORPHISME, MARQUEUR DE LA GÉODYNAMIQUE INTERNE

		506
Chapitre 16	Les associations minéralogiques du métamorphisme, indicatrices de pression et de température	507
	1 Les témoins des transformations minéralogiques du métamorphisme	508
	2 Séquences métamorphiques et diversité des protolithes	509
	3 Faciès métamorphiques et conditions de formation des minéraux métamorphiques	510
	4 Métamorphisme hydrothermal et modification de la composition chimique des roches	514
	5 Métamorphisme et anatexie crustale : formation des migmatites	516
Chapitre 17	La distribution spatiale des roches métamorphiques et les variations temporelles des associations minéralogiques	525
	1 Un métamorphisme localisé : le métamorphisme de contact	526
	2 Un métamorphisme associé à la tectonique régionale : le métamorphisme régional et les gradients métamorphiques	527
	3 Les roches métamorphiques, mémoires de la dynamique de la croûte : les trajets (P,T) = f(t)	531
TP11	Les roches métamorphiques	544
	1 Les micaschistes	544
	2 Les paragneiss	545
	3 Les orthogneiss	545
	4 Les migmatites	546
	5 Les amphibolites et écloïtes	547
	6 Les marbres	547

Partie ST-I**LES RISQUES ET LES RESSOURCES GÉOLOGIQUES** 548

Chapitre 18	Les risques géologiques	549
	1 Les aléas : des phénomènes diversifiés	549
	2 Des aléas aux risques	551
	3 La gestion des risques géologiques	551
Chapitre 19	Les ressources géologiques	554
	1 Diversité des ressources géologiques et répartition	554
	2 L'impact environnemental de l'exploitation des ressources	558
	3 Les flux des ressources géologiques à l'échelle mondiale	558

Partie ST-J**LES GRANDS ENSEMBLES GÉOLOGIQUES** 562

Chapitre 20	Une chaîne de montagnes	563
	1 La structuration de l'édifice alpin	563
	2 Les marques d'ouvertures océaniques	571
	3 Les marques de subductions océaniques et continentales	574
	4 Les marques de la collision	579
Chapitre 21	Étude de quelques grands ensembles structuraux français	594
	1 Délimitation des ensembles structuraux de la France métropolitaine	594
	2 Les massifs anciens	596
	3 Les bassins sédimentaires	597
	4 Les chaînes alpines	597
	5 Quelques provinces volcaniques de métropole et d'outre-mer	598
TP12	Les Alpes franco-italo-suisse	607
	1 Identifier les différentes zones alpines	607
	2 Reconstituer des mouvements verticaux	611
	3 Interpréter une structure de déformation	612
TP13	Les massifs anciens	615
	1 Le plutonisme du Massif armoricain et le repérage de trois orogénèses	615
	2 Le métamorphisme et la tectonique du Massif armoricain et les caractéristiques de l'orogénèse varisque	618
	3 Bilan : structure générale et histoire géologique du Massif armoricain	619

BIOGÉOSCIENCES**Partie BG-A****LES GRANDS CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES** 624

Chapitre 22	Le cycle du carbone	625
	1 Les formes du carbone	625
	2 Les réservoirs terrestres du carbone	627
	3 Échanges entre réservoirs et processus impliqués	628
	4 La quantification des flux de carbone	633
	5 Le cycle court du carbone (ou cycle du carbone réduit)	635
	6 Le cycle long du carbone (ou cycle du carbone oxydé)	636

Chapitre 23	Le cycle de l'azote	643
	1 Les formes de l'azote terrestre	643
	2 Les réservoirs de l'azote	644
	3 Les flux et le cycle de l'azote	645
	4 Les couplages avec le cycle du carbone réduit	649
Chapitre 24	Impacts des activités humaines sur les cycles biogéochimiques	654
	1 Activités humaines et cycle du carbone	654
	2 Les activités humaines et le cycle de l'azote	660
TP14	Cycles biogéochimiques	667
	1 Le recyclage du carbone à l'échelle globale	667
	2 Le recyclage de l'azote dans le sol : les nodosités des fabacées, sites d'assimilation du N ₂	673
Partie BG-B		
LES SOLS		674
Chapitre 25	Le sol : une interface vivante entre lithosphère et atmosphère	675
	1 Le sol, un mélange de constituants minéraux et organiques	675
	2 Le sol, un réservoir indispensable à la nutrition des plantes	683
	3 Le sol, résultat de la pédogenèse	687
Chapitre 26	Les enjeux de la gestion des sols	712
	1 Les sols, pourvoyeurs de services écosystémiques	712
	2 Impacts des activités humaines sur les sols	715
TP15	Organisation fonctionnelle et biodiversité des sols	723
	1 Comparaison des caractéristiques physiques de deux sols	723
	2 Colloïdes du sol et capacité d'échange cationique	728
	3 Étude de la chimie de la solution du sol	730
	4 Les êtres vivants et leurs impacts sur le fonctionnement du sol	731
Partie BG-C		
LE CLIMAT DE LA TERRE		736
Chapitre 27	Climat et variabilité climatique	737
	1 La variabilité climatique à courte échelle de temps	737
	2 Reconstitution des paléoclimats	739
	3 Les facteurs influant sur l'évolution des climats	744
	4 Les forçages radiatifs	750
	5 Les changements climatiques anthropiques	751
TP16	Le climat de la Terre	758
	1 Reconstituer un paléoenvironnement à partir d'une carte géologique	758
	2 Reconstituer des variations climatiques à partir de diagrammes polliniques	759
	3 Formuler des hypothèses sur des facteurs impliqués dans une entrée en glaciation	762
TP17	Climat et biodiversité	765
	1 Projections climatiques et réchauffement actuel	765
	2 Impacts du changement climatique sur la biodiversité	768
Sujet sur support de documents		772
Corrigés des QCM et exercices		786
Fiches méthodes		795
Bibliographie		801
Index		803

BIOLOGIE



Partie SV-A

L'organisme vivant en lien avec son environnement

OBJECTIFS DU PROGRAMME

Savoirs visés

Les organismes unicellulaires appartiennent à différentes branches de l'arbre du vivant. Leur organisation (procaryote ou eucaryote) recouvre une grande diversité de morphologies et de cytologies. **chap. 1, § 1**

Les organismes unicellulaires assurent l'ensemble des fonctions (nutrition, relation, reproduction) au niveau d'une seule cellule. **chap. 1, § 2**

Les unicellulaires ont des vies libres ou sont regroupés au sein de biofilms dans lesquels ils sont en interactions. **chap. 1, § 3.1 et zoom 1**

Ils sont aussi en interactions interspécifiques avec des organismes pluricellulaires. **chap. 1, § 3.2**

Les variations du milieu extérieur modifient le fonctionnement cellulaire en particulier l'expression génétique des opérons bactériens (ex. : opéron lactose chez *Escherichia coli*). **chap. 1, § 3.3**

Les types trophiques (photolithotrophie, chimiolithotrophie, chimioorganotrophie) très divers rencontrés chez les unicellulaires sont essentiels au fonctionnement des écosystèmes en particulier pour l'assimilation et le recyclage de la matière. **chap. 1, § 4**

Capacités exigibles

Exploiter des arbres phylogénétiques pour discuter du caractère ancestral de l'état unicellulaire ; de l'existence de réversions ; de la paraphylie des eucaryotes unicellulaires. **chap.13, § 2.4**

Illustrer la diversité des modes trophiques : autotrophie, hétérotrophie (associée à de la phagotrophie, de l'absorbotrophie, de l'exodigestion). **chap. 1, § 3.1**

Expliquer comment le double contrôle de l'opéron lactose constitue une réponse physiologique de la bactérie à la disponibilité des ressources du milieu. **chap. 1, zoom 2**

Identifier un type trophique en fonction de l'origine de l'énergie, la nature des donneurs et des accepteurs d'électron. **chap. 1, § 4.1**

Chapitre 1

Regards sur les organismes unicellulaires

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Places des unicellulaires dans l'arbre du vivant
- 2 Réalisation des fonctions avec une seule cellule
- 3 Relations des unicellulaires avec leur environnement
- 4 Importance des unicellulaires dans les écosystèmes

ZOOM

- 1 Les biofilms
- 2 Contrôle de l'expression de l'opéron lactose par la disponibilité des ressources du milieu

Voir chapitre 25,
zoom 1

INTRODUCTION

La diversité des espèces d'une biocénose est avant tout celle des unicellulaires. On estime qu'il y a plus de 5 000 espèces bactériennes dans le rumen d'une vache et 10 000 dans le sol de 1 m² de prairie. Cette biodiversité n'a pu être convenablement estimée que récemment grâce aux méthodes de séquençage haut débit de l'ADN. Nombre de ces microorganismes sont mal connus car impossibles à cultiver en laboratoire. Mais d'autres ont été bien étudiés, notamment parce qu'ils représentent un intérêt agronomique, vétérinaire ou médical. Ils permettront de dégager quelques caractéristiques de l'état unicellulaire.

- ➔ Quelles places occupent les unicellulaires, sur le plan taxonomique dans l'arbre du vivant, et sur le plan fonctionnel dans leurs écosystèmes ?
- ➔ Comment un organisme formé d'une seule cellule réalise-t-il ses différentes fonctions ?

1

Places des unicellulaires dans l'arbre du vivant

Les unicellulaires constituent un très vaste ensemble, comprenant des organismes très divers. Cette diversité se traduit par des organisations cellulaires différentes que les techniques de microscopie mettent en évidence (figure 1.1) et par des modes de vie et des types trophiques variés. Cette grande diversité est révélée à l'échelle moléculaire, sur laquelle se fondent les classifications actuelles.

Plusieurs exemples de **bactéries** ont déjà été étudiés dans l'ouvrage de 1^{re} année : le colibacille *Escherichia coli* peut vivre libre dans les eaux douces ou en symbiose avec des mammifères, dont l'humain ; *Rhizobium* vit à l'état libre dans le sol ou en symbiose dans les nodosités racinaires des fabacées ; *Nitrobacter* est une bactérie nitrifiante du sol.

Voir ouvrage de
1^{re} année, chapitre 4,
zoom 6 ; chapitre 6,
§ 2 ; TP6, § 2 et 3 ;
chapitre 10, § 4

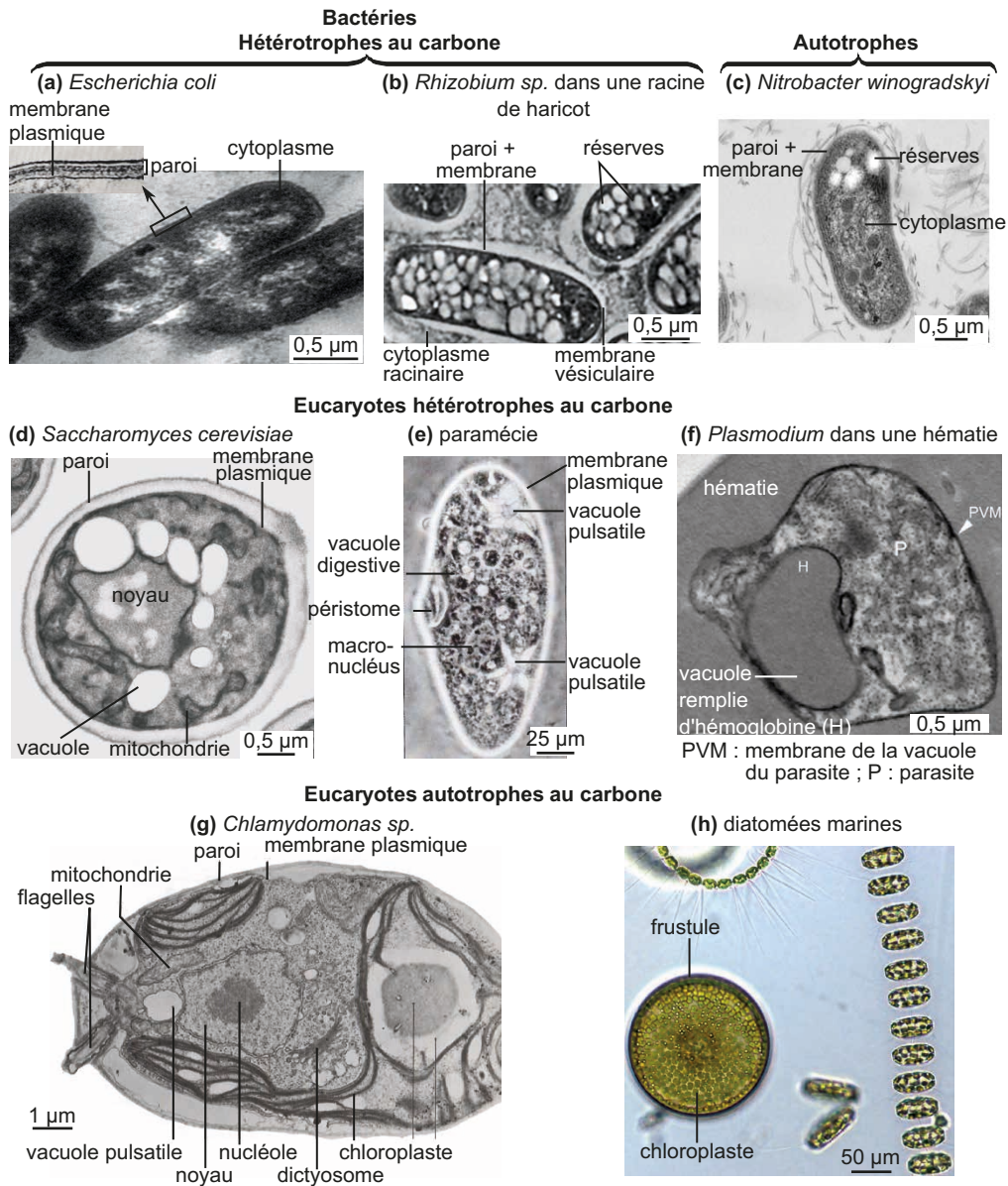


Figure 1.1 Diversité des organisations des unicellulaires.

Toutes les images sont réalisées avec un microscope électronique à transmission, sauf (e) microscopie à contraste de phase et (h) microscopie photonique.

(a) Wasfi R. et al., 2016. PLoS ONE 11(3): e0150984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150984> ; (b) Prell J. et al., 2010. PLoS ONE 5(11): e13933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013933> ; (c) Professor W. Hickey. <https://www.flickr.com/photos/153251285@N05/33585754286/in/shares-vW80iS/> ; (d) Flis VV. et al., 2015. PLoS ONE 10(8):e0135084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135084> ; (e) S. Heusser & H.G. Dupuy *Atlas de Biologie animale* tome 1. Dunod 2004, photo : Guy Brugerolle ; (f) Soares Medeiros LC. et al., 2012. PLoS ONE 7(3): e33445. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033445> ; (g) J.C. Roland & B. Vian *Atlas de Biologie végétale* tome 1. Dunod 1997 ; (h) image de S. Anderson, Spaulding, S.A., Potapova, M.G., Bishop, I.W., Lee, S.S., Gasperak, T.S., Jovanovska, E., and Edlund, M.B. 2022. Diatoms.org: supporting taxonomists, connecting communities. *Diatom Research*. doi:10.1080/0269249X.2021.2006790.

Voir chapitre 13,
figure 13.3

Voir chapitre 13,
zooms 2 et 4

L'identification des bactéries sur la base de simples caractères structuraux n'est pas possible. Elle fait appel à de nombreux autres critères : nature des milieux sur lesquels la croissance est possible ; tests de coloration, comme la coloration de Gram ; tests biochimiques, comme les galeries API (*analytical profile index*) qui détectent généralement une activité enzymatique.

Les eucaryotes unicellulaires appartiennent à différentes branches de l'arbre du vivant (figure 1.2). Selon leur mode de vie, on distinguera 3 groupes.

- Les organismes chlorophylliens

Les **chlamydomonas** constituent un genre d'algues vertes (ou **chlorophytes**) unicellulaires ; elles sont utilisées comme organismes modèles et dans différentes biotechnologies (production de biocarburants notamment). Les **diatomées** (ou **bacillariophytes**), groupe diversifié d'algues unicellulaires, sont présentes dans tous les milieux aquatiques. Comme les autres **straménopiles** chlorophylliens, elles possèdent des chloroplastes à 4 membranes. Les diatomées se caractérisent notamment par leur squelette externe siliceux appelé **frustule**, qui peuvent générer des dépôts siliceux en domaine océanique ou lacustre. Ce sont des constituants importants du phytoplancton.

- Les organismes hétérotrophes non parasites

Les **levures** correspondent à un ensemble d'**eumycètes** unicellulaires. La levure *Saccharomyces cerevisiae* se trouve à l'état naturel sur la peau des fruits. Elle est très utilisée dans les industries agroalimentaires (levure de bière ou de boulanger) et constitue un organisme modèle. La paramécie, *Paramecium caudatum* (**alvéolobionte**), vit en eau douce où elle se nourrit de bactéries.

- Les unicellulaires parasites

Le trypanosome (**excavata**) et le plasmodium (**alvéolobionte**) sont deux parasites du sang humain. Ils sont étudiés au § 3.2b.

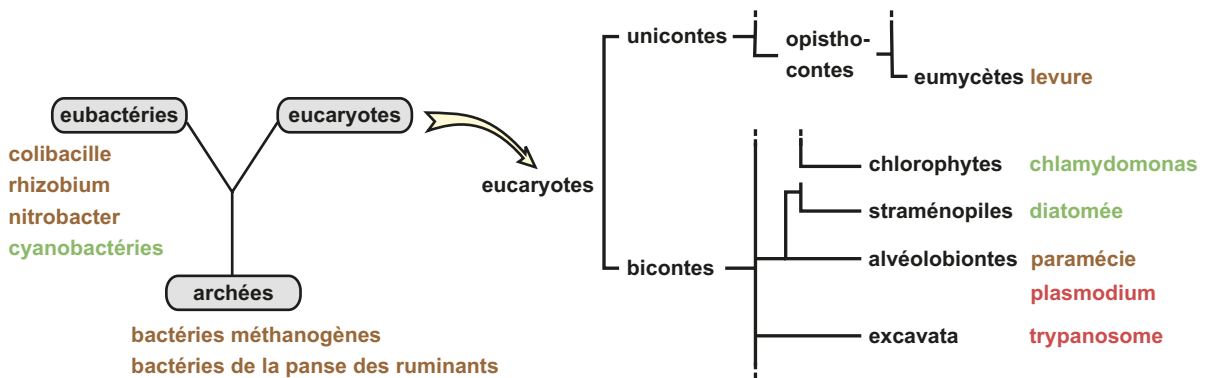


Figure 1.2 Éléments de phylogénie des organismes unicellulaires, fondée sur des critères moléculaires (séquences des ARNr notamment).

En vert, les organismes photosynthétiques, en rouge les parasites, en marron les hétérotrophes à vie libre ou symbiotique.

2

Réalisation des fonctions avec une seule cellule

L'étude de la paramécie (figure 1.3) permet d'illustrer comment une seule cellule, qualifiée alors de **plurifonctionnelle**, réalise l'ensemble des fonctions d'un organisme avec ses différents organites. Ces fonctions peuvent être réalisées avec des modalités différentes selon les organismes (tableau 1.1).

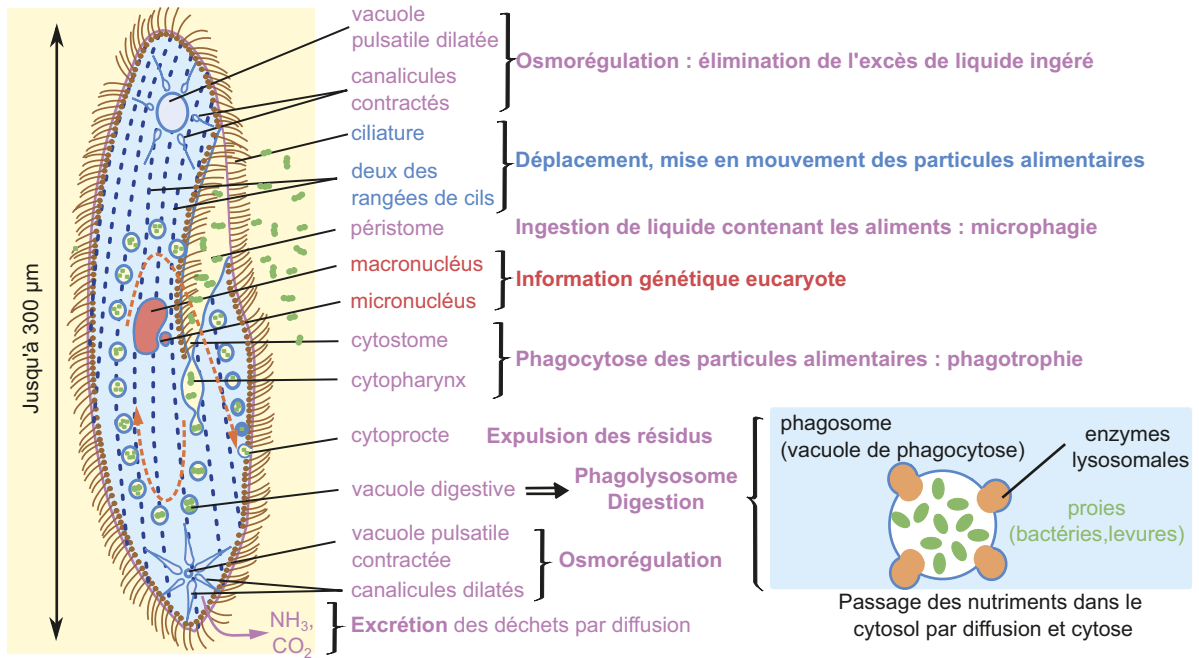


Figure 1.3 La paramécie, un exemple de cellule plurifonctionnelle.

Ce qui concerne les fonctions de relation est en bleu, celles de nutrition en violet et la reproduction en rouge.

Tableau 1.1 Réalisation des fonctions chez différents unicellulaires (organismes au programme BCPST).

Fonction de relation	Locomotion	Vie en suspension dans le milieu ou sous forme de bio-film (§ 3). Déplacement passif (bactéries sans flagelle, levure) ou actif à l'aide de flagelles bactériens, de cils (paramécie) ou flagelles (deux chez chlamydomonas ; un seul chez le trypanosome). Le flagelle bactérien est une structure très différente du flagelle des eucaryotes : un filament protéique fait de flagelline avec un moteur moléculaire à sa base ; les cils et flagelles des eucaryotes sont faits de microtubules.
	Sensibilité	Déplacement orienté par un facteur du milieu ou tactisme (chimiotactisme positif des paramécies pour O_2 ; positif pour certains glucides chez le colibacille). Photosensibilité de chlamydomonas grâce à son stigma (zone du chloroplaste formée d'un assemblage de membranes et de pigments caroténoïdes, dont l'activation par la lumière contrôle les battements des flagelles). Exocytose de vésicules contenant des filaments (trichocystes) en réponse à divers stimuli chez la paramécie.
	Protection	Émission de substances antibiotiques ; formation de biofilms.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 6, § 2 et zoom 4

Fonction de nutrition	Alimentation	Uniquement pour les hétérotrophes. - Phagotrophes comme la paramécie : les proies sont ingérées dans une vacuole de phagocytose qui fusionne avec des lysosomes en une vacuole digestive. La digestion intracellulaire se fait hors du cytosol. Élimination des particules indigestes par exocytose au niveau du cytoprocte. - Absorbotrophes (bactéries, levure, trypanosome) : absorption membranaire de substrats du métabolisme issus d'une exodigestion ou présents dans un liquide biologique pour les parasites et les symbiotes.
	Osmorégulation	Vacuoles pulsatiles (paramécie, trypanosome, chlamydomonas).
	Échanges gazeux	Par diffusion gazeuse, à travers la membrane plasmique (et éventuellement la paroi). Diverses exigences vis-à-vis du dioxygène : organismes aérobies stricts (<i>nitrobacter</i> , rhizobium, paramécie, cyanobactéries, algues unicellulaires), anaérobies facultatifs (colibacille, levure, trypanosome), anaérobies stricts (bactéries dénitrifiantes du sol).
Fonction de reproduction	R. asexuée	Par division bactérienne ou mitose chez les eucaryotes. Rythme de division intense dans un milieu récemment colonisé ou pour les parasites (trypanosome, plasmodium) : croissance exponentielle.
	R. sexuée	Cycle de reproduction avec méiose et fécondation chez les eucaryotes (levure, chlamydomonas, paramécie, plasmodium, trypanosome chez qui la reproduction sexuée a été récemment identifiée).

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 16, § 2.2a

3

Relations des unicellulaires avec leur environnement

3.1 Relations avec d'autres microorganismes : formation de biofilms

Les organismes unicellulaires (bactérie ou eucaryote) vivent soit de manière libre, en se déplaçant dans leur milieu, soit en se fixant à un substrat organique ou minéral sur lequel ils forment un **biofilm**. Un biofilm peut être défini comme une communauté multicellulaire formée d'une matrice et de divers organismes unicellulaires. Certains virus (comme le virus de l'immuno-déficience humaine ou VIH) peuvent également participer à des biofilms. Un biofilm peut être homogène (composé d'une seule espèce) ou hétérogène quand plusieurs espèces sont associées par des relations mutualistes. Les biofilms naturels sont formés de bactéries et d'algues sur les surfaces éclairées, de bactéries et de champignons en l'absence de lumière. Les structures formées par les biofilms sont souvent observables à l'œil nu, comme les masses gélatineuses formées par les cyanobactéries du genre *Nostoc*. Les traces de ce type d'association sont très anciennes puisque les stromatolithes (parmi les plus anciens fossiles connus, -3,5 Ga) sont issus de la biominéralisation au contact de biofilms formés par des cyanobactéries.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 13, § 4

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 26, figure 26.8

ZOOM 1

Les biofilms

3.2 Relations avec des organismes pluricellulaires

a) Associations mutualistes

Des relations symbiotiques entre des microorganismes et des organismes pluricellulaires ont été étudiées en BCPST1 : symbiose entre microbiote ruminal et les ruminants, entre les bactéries du genre *Rhizobium* et les fabacées, entre les bactéries du microbiote intestinal (dont *Escherichia coli*) et l'humain.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 1, § 2.1 ; chapitre 4, zoom 6 ; chapitre 5, § 5.2

La nature des relations interspécifiques est parfois difficile à définir. Par exemple les colibacilles existent sous forme de multiples souches dont certaines peuvent vivre libres dans les eaux douces ou contribuer au microbiote intestinal de nombreux mammifères dont l'humain. La plupart des souches ne sont pas pathogènes, ce qui conduit à les qualifier de **symbiotes**. Certaines souches cependant produisent des toxines à l'origine de graves infections d'origine alimentaire. Le colibacille se comporte alors comme un **parasite**.

b) Parasitisme

De graves maladies parasitaires de l'humain sont dues à des organismes unicellulaires (figure 1.4).

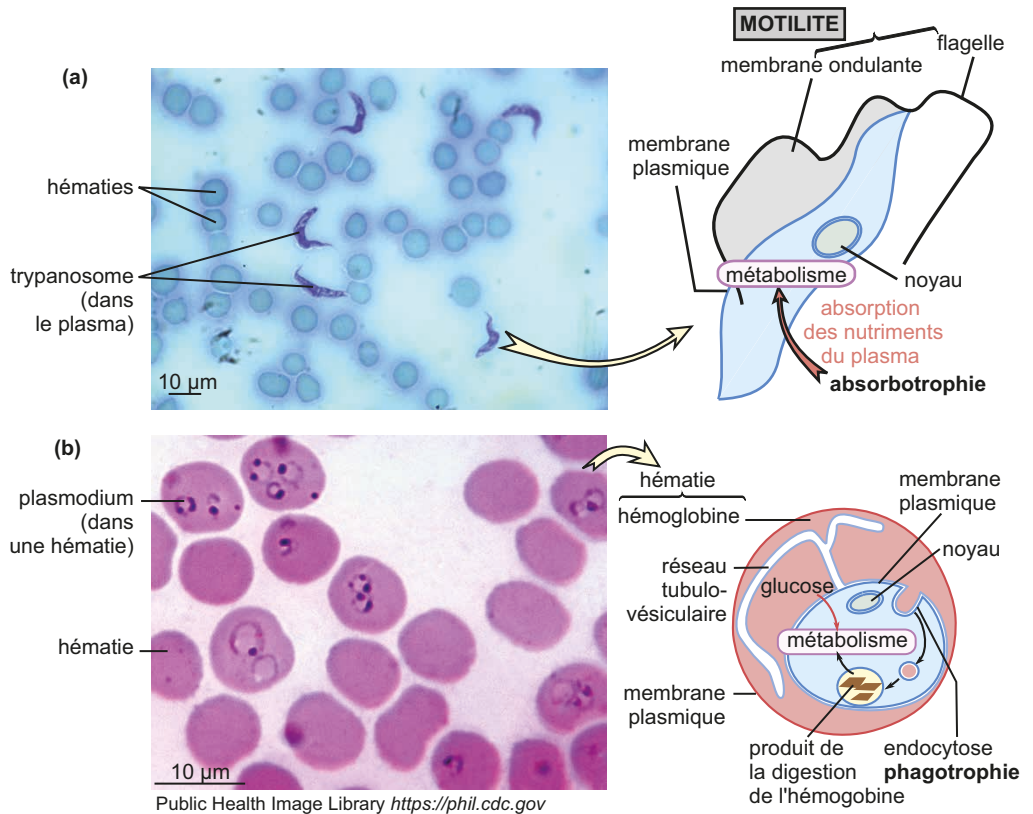


Figure 1.4 Deux parasites unicellulaires du sang humain : (a) trypanosome ; (b) plasmodium.

À gauche, frottis sanguins montrant les parasites dans le sang de leur hôte ;
à droite, représentation schématique de leur organisation fonctionnelle.

- Les **trypanosomiasés**, telles que la maladie du sommeil, endémique dans certaines régions d'Afrique subsaharienne. Elle est provoquée par *Trypanosomia brucei* (excavata), un parasite extracellulaire qui vit dans le plasma sanguin, puis dans le liquide céphalorachidien, ce qui entraîne des atteintes nerveuses dont l'évolution est fatale en quelques mois.
- Le **paludisme**, est une maladie due à plusieurs espèces de parasites du genre *Plasmodium* (alvéolobionte). L'Organisation Mondiale de la Santé estime qu'en 2020 cette affection a touché 241 millions de personnes dans le monde et en a entraîné 627 000 décès. Le plasmodium, parasite intracellulaire, infecte les hématies dont il provoque l'éclatement.

Ces parasites se transmettent d'un hôte humain à un autre par l'intermédiaire d'un insecte hémato-phage (vecteur) : une mouche, la glossine pour les trypanosomes, un moustique du genre anophèle pour les plasmodiums.

3.3 Influence des variations du milieu extérieur

Le fonctionnement des organismes cellulaires est particulièrement dépendant des paramètres du milieu extérieur. Ceux-ci orientent leurs déplacements (tactisme) et contrôlent la vitesse des réactions enzymatiques et l'expression des gènes. De nombreux exemples témoignent d'un changement important du phénotype des unicellulaires en fonction des conditions du milieu :

- présence ou absence de mitochondries chez les levures en milieu respectivement aérobie ou anaérobie ;
- développement chez le trypanosome, de vésicules particulières (glycosomes) séquestrant la majeure partie des enzymes de la glycolyse, lorsque le trypanosome vit dans le plasma sanguin et tire son énergie de la glycolyse ;
- expression de la nitrogénase (enzyme permettant la réduction du N_2 atmosphérique) uniquement chez les rhizobiums en symbiose avec les racines d'une fabacée ;
- présence de flagelles chez les bactéries à vie libre ou de pili présentant des adhésines lorsqu'elles forment des biofilms.

De nombreux gènes bactériens (près de 60 % chez *Escherichia coli*) sont regroupés en opérons, ensembles de gènes codant des protéines mises en jeu dans une même voie métabolique (synthèse d'un acide aminé ou catabolisme d'un nutriment). Ces opérons constituent des unités coordonnées d'expression génétique : les gènes en sont transcrits simultanément en un seul ARN qui est qualifié de polycistronique.

L'expression d'un opéron dépend des conditions du milieu. Par exemple, la transcription de l'opéron lactose, qui code 3 protéines impliquées dans l'utilisation du lactose, est réprimée en l'absence de lactose ou en présence de glucose (meilleure source d'énergie que le lactose) ; elle est activée en présence de lactose et en l'absence de glucose.

Ce contrôle direct de l'expression génétique par les facteurs du milieu permet d'adapter le protéome aux besoins de l'organisme. Il met en évidence une **plasticité phénotypique**.

ZOOM 1

Les biofilms

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 13, § 2.2

ZOOM 2

Contrôle de l'expression de l'opéron lactose par la disponibilité des ressources du milieu

4

Importance des unicellulaires dans le fonctionnement des écosystèmes

4.1 Diversité des types trophiques des unicellulaires

La diversité métabolique des organismes unicellulaires conduit à la définition de différents **types trophiques**. L'identification d'un type trophique tient compte de la source d'énergie principale, du donneur d'électrons, et de la source de carbone ([tableau 1.2](#)).

Tableau 1.2 Les différents types trophiques des unicellulaires.

Type trophique	Origine de l'énergie	Origine des électrons	Source de carbone	Exemples
photolithotrophie	lumière → photo	donneur minéral (H_2O) → litho	minéral (CO_2) → autotrophie	cyanobactéries chlamydomonas diatomées
chimolithotrophie	molécule réduite → chimio	donneur minéral (NO_2^-) → litho	minéral (CO_2) → autotrophie	nitrobacter
chimioorganotrophie	molécule réduite → chimio	donneur organique → organo	organique → hétérotrophie	colibacille rhizobium levure paramécie trypanosome plasmodium

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 10, § 4



4.2 Rôles des unicellulaires dans les cycles de la matière

Les unicellulaires **photolithotrophes** (notamment les cyanobactéries et les diatomées) sont des constituants majeurs du phytoplancton à l'origine de la moitié de la **production primaire** mondiale. Ils contribuent ainsi au rôle de puits de carbone de l'océan et sont à la base des chaînes trophiques des écosystèmes aquatiques.

Les bactéries **chimioorganotrophes** du sol (en association avec les champignons qui ne sont pas tous unicellulaires) contribuent à la digestion de la matière organique morte du sol, en libérant des exoenzymes dans le milieu. Ces organismes absorbent les produits de cette exodigestion et les utilisent dans leur métabolisme. La microfaune du sol comprend de nombreux ciliés qui consomment les bactéries et initient ainsi les réseaux trophiques complexes du sol.

Les bactéries du sol jouent aussi un rôle important dans le cycle de l'azote. Les bactéries diazotrophes comme les rhizobiums réduisent le N_2 atmosphérique en ammonium utilisé dans la synthèse d'acides aminés par les plantes. Les bactéries **chimiolithotrophes**, comme *Nitrobacter* contribuent à l'oxydation des ions ammonium en ions nitrates ; elles contribuent ainsi au cycle de l'azote.

ZOOM 1

Les biofilms

Formation d'un biofilm bactérien

Un biofilm peut se former en quelques heures, selon les étapes suivantes.

- Adhérence réversible sur une surface de bactéries pionnières
Les cellules à l'origine d'un biofilm, en suspension dans un liquide ou dans l'air, entrent en contact avec le substrat par des liaisons faibles. Les surfaces hydrophiles, ou rugueuses sont plus favorables à l'installation d'un biofilm.
- Adhérence irréversible et édification de structures tridimensionnelles
À ce stade, l'expression génétique des cellules bactériennes change : par exemple, chez les colibacilles cela conduit au remplacement des structures de nage comme les flagelles par des filaments protéiques, ou pili, porteurs de molécules appelées adhésines. Les cellules bactériennes s'agglutinent alors, se multiplient, ce qui forme des micro-colonies.
- Maturation du biofilm
Elle est marquée par la multiplication des microorganismes qui contribuent collectivement à la sécrétion de polymères constituant une matrice autour des cellules.
- Dissolution du biofilm
Sous l'effet de facteurs de l'environnement ou du vieillissement du biofilm, les microorganismes se séparent et retournent à une vie libre, ce qui leur permet de coloniser de nouveaux substrats.

À toutes les étapes, les cellules bactériennes réagissent à des signaux de l'environnement comme le contact avec une surface, la concentration d'éléments nutritifs, qui contrôlent leur expression génétique. Elles sont également sensibles à des molécules diffusibles produites par les autres cellules, ce qui leur permet de détecter et de quantifier la présence des autres microorganismes dans le milieu. Ce phénomène connu sous le nom de **détection du quorum** (ou *quorum sensing*) contrôle la croissance du biofilm.

Relations intercellulaires au sein d'un biofilm

La **matrice** d'un biofilm est essentiellement constituée d'eau (jusqu'à 97 %). Elle contient aussi des ions minéraux et des composés organiques (polyosides, protéines, lipides, acides nucléiques) produits par les microorganismes qu'elle héberge, ou par leur hôte lorsque le biofilm se forme sur une surface vivante (peau, muqueuse digestive, etc.).

Voir chapitre 22, § 3.1

Voir chapitre 25, § 1.2
et zoom 1

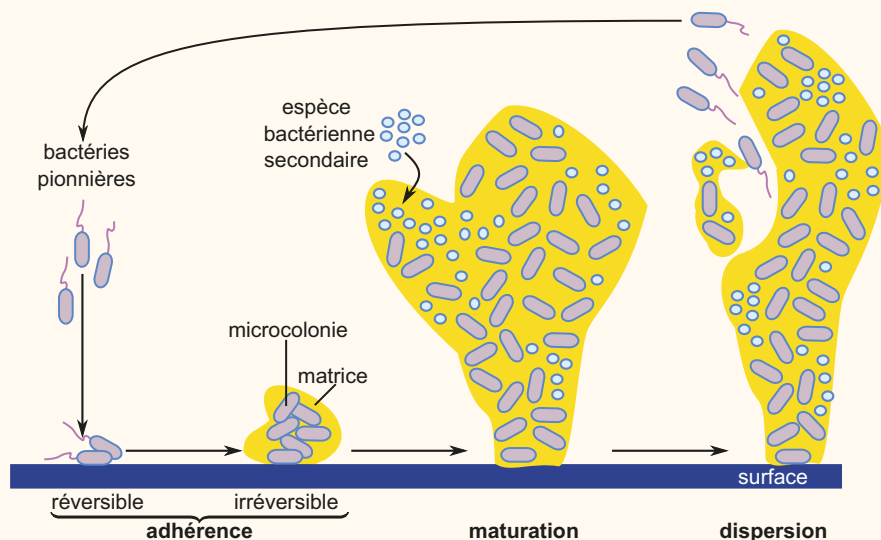
Voir chapitre 23, § 3

La composition de la matrice dépend des espèces du biofilm et des conditions du milieu. On y retrouve souvent un polymère de 1,6-N-acétyl-D-glucosamine.

Au sein du biofilm, les communautés microbiennes présentent une **biodiversité** importante. La proximité des cellules leur permet d'entretenir des relations étroites :

- **compétition** pour une ressource trophique, pour l'espace, ou par émission de substances toxiques ;
- **coopération entre deux espèces** : par exemple entre les bactéries méthanogènes (qui transforment CO_2 et H_2 en méthane) et les bactéries acétogènes, qui produisent H_2 à partir d'éthanol et dont le métabolisme est inhibé par une concentration trop élevée en H_2 ;
- **coopérations plus larges** : la majorité des cellules produisent des composés utiles à l'ensemble de la communauté du biofilm (enzymes de dégradation des substrats nutritifs, tensioactifs, constituants de la matrice).

La proximité des cellules dans le biofilm favorise aussi les **transferts horizontaux de gènes** d'une cellule à une autre par transformation (incorporation d'ADN présent dans l'environnement), transduction (transfert d'ADN par des virus), conjugaison (transfert de plasmides, petits ADN circulaires, par l'intermédiaire d'un pilus sexuel). Des **nanotubes** mettant en relation les cytoplasmes de deux cellules (d'une même espèce ou d'espèces différentes) permettent d'échanger des composés variés, dont des plasmides.



Les étapes de la formation et de la dispersion d'un biofilm bactérien.

(D'après Tremblay YD, & al. *Can J Vet Res.* 2014 Apr ;78(2):110-6. PMID : 24688172).

Augmentation de la capacité de résistance des microorganismes d'un biofilm

L'association en biofilm protège les microorganismes contre la dessiccation, les agents antimicrobiens ou le système immunitaire de leur hôte. La formation des biofilms peut alors interférer avec les traitements antibiotiques ou de désinfection des surfaces. Plusieurs facteurs expliquent cette résistance accrue.

- La matrice agit comme une **barrière** réduisant ou empêchant la diffusion des antimicrobiens.
- Les cellules d'un biofilm sont **moins sensibles aux agents antimicrobiens** et aux stress environnementaux, que les mêmes cellules en suspension dans leur milieu parce que leur métabolisme est réduit par les molécules de détection du quorum.



- Des processus de résistance **active**, comme des transports actifs expulsant les composés antimicrobiens, ont pu être identifiés au sein de biofilms. L'échange de signaux chimiques entre les cellules d'un biofilm est aussi un facteur susceptible d'augmenter leur résistance.
- Les transferts horizontaux de gènes au sein du biofilm sont favorables à l'**acquisition de nouveaux caractères** comme la résistance aux antibiotiques.

Importance écologique des biofilms

Les biofilms se forment sur toutes les surfaces en milieu aqueux ou exposées à l'humidité. Leurs rôles dans les écosystèmes sont très nombreux, et certains ont été développés dans d'autres chapitres du programme.

- Ce sont les premiers colonisateurs d'un substrat rocheux nu (après le retrait d'un glacier ou une éruption volcanique).
- Ils colonisent la peau et les cavités internes des animaux. Ces microbiotes jouent alors un rôle fonctionnel important pour l'organisme, pour la digestion notamment.
- Les biofilms microbiens qui se développent sur des plantes ou sur des roches sont une ressource trophique pour des animaux racleurs comme des escargots ou certains poissons.
- Les biofilms formés par des cyanobactéries contribuent significativement à précipiter le carbone du CO₂ dissous dans l'eau sous forme de calcite, dans les écosystèmes aquatiques riches en calcium (puits de carbone).

Les biofilms posent aussi de nombreux problèmes dans les domaines de la santé humaine ou animale, de l'hygiène agroalimentaire, et de la qualité microbiologique des eaux.

Voir chapitre 26, § 3.1

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 1, zoom 2

ZOOM 2

Contrôle de l'expression de l'opéron lactose par la disponibilité des ressources du milieu

Plus de la moitié des gènes bactériens sont regroupés en opérons. Un opéron associe plusieurs gènes codant des protéines mises en jeu dans une même voie métabolique. Chacun des gènes code une protéine spécifique. L'ensemble des gènes de l'opéron est placé sous le contrôle d'une même séquence régulatrice comprenant un promoteur et un opérateur. L'opéron lactose d'*Escherichia coli* associe ainsi **trois gènes codant trois protéines** impliquées dans l'utilisation du lactose ou de molécules voisines :

- *lacZ* : gène de la β -galactosidase qui hydrolyse le lactose en glucose et galactose ;
- *lacY* : gène de la lactose-perméase qui permet l'entrée du lactose dans la cellule ;
- *lacA* : gène de la thiogalactoside-transacétylase, qui participe au métabolisme de molécules voisines du lactose, les thiogalactosides.

En amont de ces trois gènes se trouvent deux séquences de contrôle de la transcription de l'opéron :

- le site P, ou promoteur, est le site de fixation de l'ARN polymérase ;
- le site O, ou **opérateur**, situé dans la partie aval du promoteur, est un site régulateur.

En amont de l'opéron se trouve le **gène I codant une protéine répresseur**. La transcription du gène I n'est pas régulée ; elle s'effectue en permanence à un niveau bas de sorte qu'il y a moins d'une dizaine de molécules de répresseur par cellule.

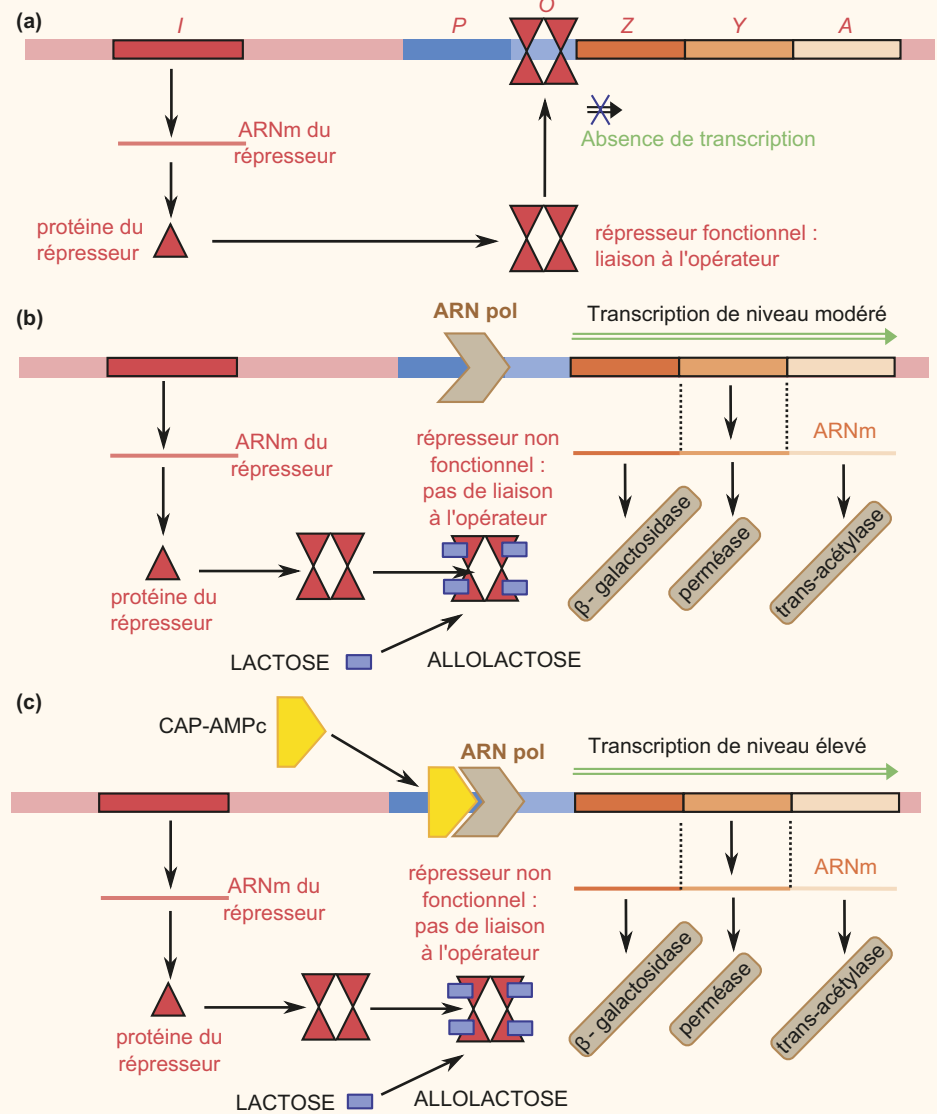
- Levée de la répression de la transcription de l'opéron : l'induction par le lactose
En l'absence de lactose, le répresseur protéique codé par le gène I se fixe sur le site opérateur et il bloque la transcription des 3 gènes Z, Y et A : l'opéron est réprimé (figure a). En présence de lactose, le répresseur forme avec l'allolactose (un dérivé cellulaire du lactose), un complexe ne lui permettant plus de se fixer sur le site opérateur ; l'action de l'ARN

polymérase n'est plus entravée et la transcription des gènes de l'opéron s'effectue à un niveau modéré (figure b).

- Élévation du niveau de transcription en l'absence de glucose

Lorsque les concentrations intracellulaires de glucose sont faibles, la concentration intracellulaire en AMPc augmente ; l'AMPc apparaît comme un signal de carence métabolique. L'AMPc associé à la protéine CAP (*catabolite activator protein*) se fixe sur le promoteur, sur un site adjacent à celui de l'ARN polymérase, ce qui élève le niveau de la transcription d'un facteur 50 (figure c).

En présence de glucose, la concentration en AMPc est abaissée ; la protéine CAP seule ne suffit pas à élever le niveau de la transcription qui s'effectue alors à un niveau modéré. Ce mécanisme favorise l'utilisation du glucose par rapport au lactose.



Contrôle de l'expression de l'opéron lactose d'*Escherichia coli*.



Réviser

Résumé

Les organismes unicellulaires bactériens ou eucaryotes appartiennent à différents taxons de l'arbre du vivant. Ils assurent par leurs constituants cellulaires les mêmes fonctions que les organismes pluricellulaires (nutrition, relation, reproduction) ; ils échangent directement avec leur milieu de vie à travers leur membrane plasmique. Vivant toujours dans des milieux aqueux ou humides, ils présentent des modes de vie libre, symbiotique ou parasitaire. Ils peuvent se regrouper en biofilms (y compris dans les liquides biologiques pour les symbiotes ou les parasites), ce qui augmente leur résistance. Les types trophiques (photolithotrophie, chimolithotrophie, chimioorganotrophie) rencontrés chez les unicellulaires (particulièrement chez les bactéries) sont très divers et essentiels au fonctionnement des écosystèmes, en particulier pour les cycles de la matière.

S'entraîner

QCM de connaissances

- ❶ À propos des organismes unicellulaires.
 - ☐ a. Ce sont toujours des organismes procaryotes.
 - ☐ b. Ils sont phagotrophes lorsqu'ils sont phototrophes.
 - ☐ c. Ils ont toujours un mode de vie libre.
 - ☐ d. Ils représentent un ensemble monophylétique.
 - ☐ e. Ils peuvent acquérir de nouvelles propriétés en se groupant en biofilms.
- ❷ On étudie l'expression de l'opéron lactose du colibacille dans différents milieux.
 - ☐ a. En présence de glucose seul, l'activité du répresseur et le niveau de transcription de l'opéron sont faibles.
 - ☐ b. En présence de glucose et de lactose, l'activité du répresseur et la quantité de complexe entre l'AMPc et la protéine CAP sont faibles.
 - ☐ c. En présence de glucose et de lactose, l'opéron n'est pas transcrit.
 - ☐ d. En présence de lactose seul, la concentration d'AMPc est faible.
 - ☐ e. En présence de lactose seul, le répresseur n'est pas fonctionnel et le niveau de transcription de l'opéron est élevé.

Question de synthèse courte

Unité et diversité des unicellulaires.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

Bacillus subtilis est une bactérie hétérotrophe du sol. On la trouve fréquemment dans la rhizosphère, autour des racines des plantes qui sécrètent des molécules organiques qui sont une source de carbone pour la bactérie. En laboratoire, *Bacillus subtilis* forme des biofilms dont la matrice comprend notamment une protéine fibreuse et des polyosides synthétisés par les produits d'un opéron noté *epsA-O*.

Dans cette étude, les bactéries peuvent être cultivées sur 3 milieux différents : SYM est riche en saccharose ; CZ est un milieu minimum qui contient du glucose comme seule source de carbone organique ; CZ+ sac correspond au milieu CZ auquel du saccharose a été rajouté.

1 Analyser et interpréter les résultats de la figure 1.5.

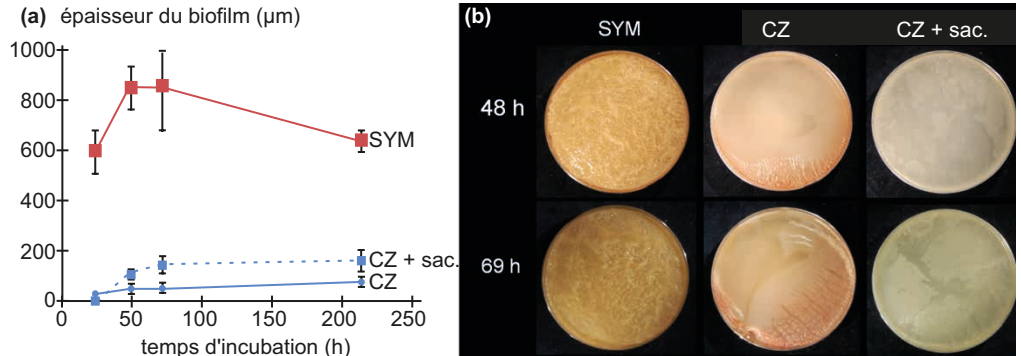


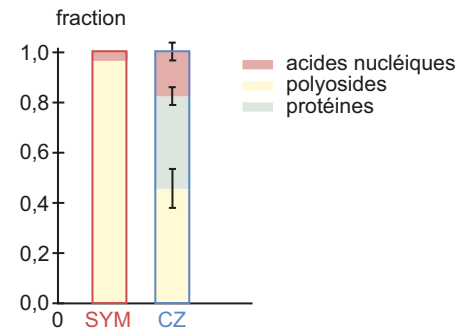
Figure 1.5 Épaisseur du biofilm (a) et aspect des boîtes de culture (b) sur 3 milieux nutritifs.

(D'après Dogsa I. et al., 2013. PLoS ONE 8(4) e62044. doi:10.1371/journal.pone.0062044).

2 La figure 1.6 présente les résultats de l'analyse de la matrice du biofilm. Comparer les compositions de la matrice formée dans les milieux SYM et CZ.

Figure 1.6 Composition en molécules organiques de la matrice du biofilm mature.

(D'après Dogsa I. et al., 2013. PLoS ONE 8(4): e62044. doi:10.1371/journal.pone.0062044).

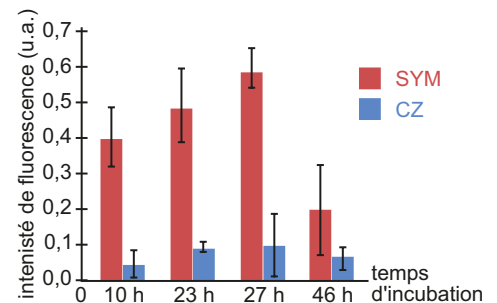


On réalise une souche de *Bacillus subtilis* (notée *epsA-O-gfp*) dans laquelle le gène codant une protéine fluorescente, la GFP, est placé sous le contrôle du promoteur de l'opéron *epsA-O*.

3 Analyser et interpréter les résultats de la figure 1.7.

Figure 1.7 Émission de fluorescence par des biofilms formés de la souche *epsA-O-gfp* cultivée sur deux milieux différents.

(D'après Dogsa I. et al., 2013. PLoS ONE 8(4): e62044. doi:10.1371/journal.pone.0062044).
u.a.: unité arbitraire



4 Récapituler les effets du milieu nutritif mis en évidence dans cet ensemble de documents.

Interactions entre les organismes et leur milieu de vie

OBJECTIFS DU PROGRAMME

Savoirs visés

Les zones apicales comprennent des zones de mérése et d'auxèse. Elles contribuent à édifier l'axe racine-tige feuillée. **chap. 2, § 1.1 et 1.2**

Les cellules issues de la zone méristématique subissent généralement une croissance : l'auxèse, contrôlée par l'auxine. **chap. 2, § 1.3 et zoom 2**

Les voies de différenciation cellulaire génèrent une diversité de tissus. **chap. 2, § 1.4**

Les méristèmes secondaires se forment au sein des structures primaires. Le cambium produit des tissus secondaires (bois et liber) épaississant l'organe dans lequel ils se développent. **chap. 2, § 1.5 et zoom 3**

Le développement reproductif met en place la fleur par transition du méristème apical caulinaire en méristème reproducteur. **chap. 2, § 2.1, 2.2**

Le développement floral est notamment contrôlé par des gènes impliqués dans des activations en cascade. **chap. 2, § 2.2 et zooms 4 et 5**

L'identité des organes floraux est déterminée par la combinaison d'expression de gènes homéotiques (modèle ABCDE). **chap. 2, § 2.3 et zoom 6**

Les angiospermes présentent des caractéristiques adaptatives en relation avec leur vie fixée en milieu terrestre. Certaines de ces adaptations témoignent de convergences ou de régression évolutive. **chap. 2, § 3.1**

D'autres au sein d'une même espèce sont sous la dépendance de facteurs du milieu (biotiques ou abiotiques) : on parle d'accommodation. **chap. 2, § 3.2**

Capacités exigibles

Relier le fonctionnement du méristème apical caulinaire, avec le développement indéfini de la tige feuillée.

- Identifier les zones de croissance apicales. **TP1, § 1**
- Estimer le nombre d'unités de végétation. **TP1, § 2**

Identifier les différents tissus secondaires à partir de coupes colorées de tiges et de racines.

Identifier le bois de printemps et le bois d'été des cerneaux. **TP1, § 3**

Exploiter des données expérimentales montrant le mode d'action à l'échelle cellulaire de l'auxine dans l'élongation. **chap. 2, zooms 1 et 2**

Comparer une cellule méristématique et une cellule différenciée (élément conducteur de xylème). **chap. 2, § 1.4**

Exploiter des données afin de déterminer le caractère homéotique de certains gènes contrôlant l'identité des organes floraux. **chap. 2, § 2.3**

Relier les modifications morpho-anatomiques observées sur des végétaux vivant en milieu sec ou aquatique avec les contraintes spécifiques liées aux conditions de milieu. **TP2**

Présenter un modèle de contrôle épigénétique impliquant le gène FLC reliant les facteurs abiotiques et la floraison. **chap. 2, § 2.2**

Chapitre 2

Le développement post-embryonnaire des angiospermes : adaptations et plasticité phénotypique

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Le développement végétatif à l'interface sol/air
- 2 Le développement de l'appareil reproducteur
- 3 Adaptations et plasticité phénotypique

ZOOM

- 1 Approche expérimentale de la croissance cellulaire
- 2 Les conséquences de l'acidification pariétale
- 3 Le cambium et ses dérivés cellulaires
- 4 La vernalisation et le contrôle épigénétique
- 5 Les phytochromes et les cryptochromes
- 6 Les gènes du développement floral

INTRODUCTION

Le **développement post-embryonnaire** des angiospermes débute à la germination de la graine et se poursuit durant toute la vie de la plante. Il comprend une phase végétative, durant laquelle s'édifient des organes racinaires et caulinaires, et une phase reproductrice, où se mettent en place les fleurs souvent regroupées en inflorescences. La morphogenèse des parties végétatives et reproductrices se fait au niveau de zones particulières dont le fonctionnement donne des cellules qui se différencient et s'agencent en organes. L'édification des organes se fait au moment approprié grâce à des signaux marqueurs des conditions saisonnières. Le succès du développement post-embryonnaire des angiospermes s'appuie également sur leur plasticité phénotypique et la diversité de leurs adaptations aux conditions du milieu aérien.

- Quelles sont les modalités de la construction des organes et des tissus des appareils végétatif et reproducteur ?
- Comment les signaux du milieu contrôlent-ils le développement post-embryonnaire ?
- Quelles sont les caractéristiques adaptatives des angiospermes, en relation avec leur vie fixée en milieu terrestre ?

1

Le développement végétatif à l'interface sol/air

L'appareil végétatif des angiospermes présente une **polarité apico-basale**, avec une partie racinaire ancrée dans le sol et une partie caulinaire en contact avec l'atmosphère : la plante se trouve donc à l'interface sol/air.

1.1 Les zones de développement de l'appareil végétatif

La construction des organes végétatifs s'appuie sur l'activité des **méristèmes** dont les cellules indifférenciées se divisent constamment et initient la formation des tissus et des organes. Ces méristèmes sont présents dans l'embryon de la graine et qualifiés pour cela de méristèmes primaires. Ils persistent durant toute la vie de la plante et sont responsables de son **développement indéfini** (i.e. qui se poursuit pendant toute la vie de la plante). Les cellules qui dérivent des méristèmes connaissent une croissance et acquièrent leurs fonctions lors de leur différenciation.

a) Localisation des zones d'allongement

En marquant à l'encre de Chine des repères équidistants au niveau de la racine (technique des traits de Sachs) ou en utilisant les repères naturels que sont les nœuds de la tige, il est possible de suivre au cours du temps leur écartement et ainsi de repérer les zones d'élongation.

- Le suivi du marquage racinaire montre qu'au niveau de l'extrémité (ou apex), les intervalles entre les repères sont inchangés alors qu'ils s'allongent dans la partie **sub-apicale** traduisant l'élongation de cette zone (figure 2.1a).
- Le suivi caulinaire révèle des modalités plus complexes, avec là aussi une zone apicale sans élongation surmontant une partie subapicale en croissance. Cette croissance est également repérable tout le long de la jeune tige dans les entre-nœuds (**croissance intercalaire**) séparés par des nœuds sans allongement (figure 2.1b).

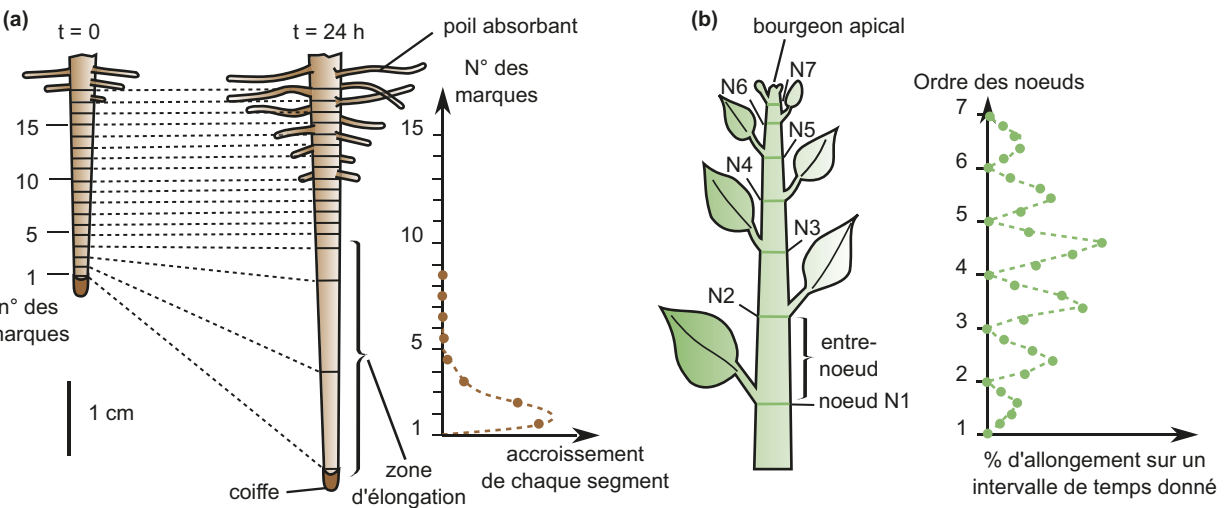


Figure 2.1 Suivi de la croissance d'une racine (a) et d'une tige feuillée (b).

b) Polarité apico-basale et zones de développement

L'étude histologique de la partie apicale de la racine et de la tige permet de distinguer trois zones histo-fonctionnelles (figure 2.2) :

- les **zones apicales**, où les cellules se divisent activement lors de la **mérèse**, constituent des méristèmes primaires : **méristème apical racinaire (MAR)** et **méristème apical caulinaire (MAC)** protégé au sein d'un bourgeon ;

- les **zones sub-apicales d'élongation**, où les cellules filles issues de la zone de mérése s'accroissent lors de l'**auxèse** et acquièrent leur taille définitive ;
- les **zones de différenciation** où elles acquièrent leur spécialisation cytoplasmique et pariétale pour former des tissus fonctionnels.

Ainsi, la **polarité apico-basale** des organes végétatifs apparaît très tôt au cours du développement ; elle est conservée durant toute la vie de la plante.

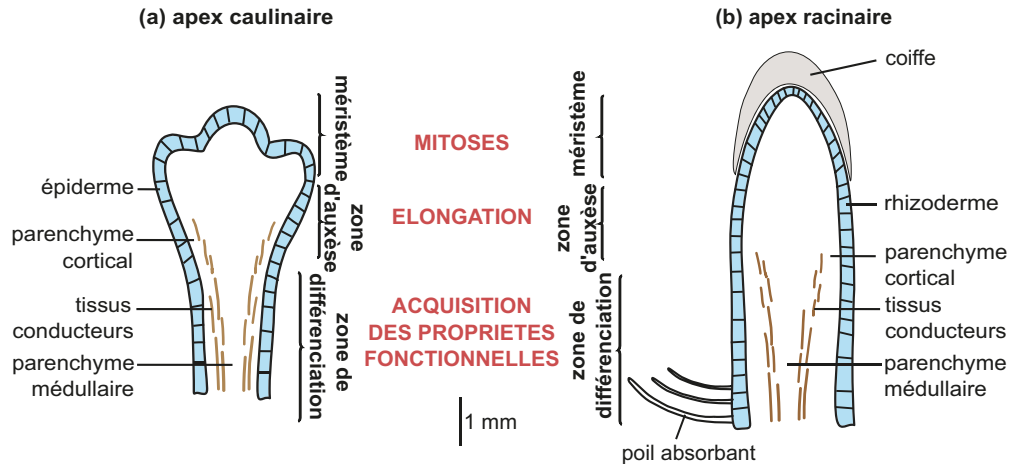


Figure 2.2 Organisation fonctionnelle de l'apex caulinaire (a) et de l'apex racinaire (b).

Le fonctionnement des méristèmes installe aussi une **organisation concentrique** des tissus dont les cellules connaissent des spécialisations en relation avec leurs fonctions. La racine présente alors un rhizoderme en relation avec le sol, un parenchyme cortical non chlorophyllien, un endoderme délimitant le cylindre central où se trouvent les tissus conducteurs. Alors que la tige en contact avec l'atmosphère est délimitée par un épiderme stomatifère autour de parenchymes chlorophylliens photosynthétiques associés à des vaisseaux conducteurs.

Le MAC, responsable du développement des parties aériennes, est bien étudié et les modalités de son fonctionnement commencent à être bien connues.

1.2 Le fonctionnement du MAC

Le MAC comme tout méristème est composé de cellules, appelées **initiales**, indifférenciées et capables de se diviser par **mitose**. Il est **permanent** durant la vie végétative car une partie de ses cellules ne s'engagent pas dans la constitution des organes, conservant ainsi leurs propriétés mitotiques et entretenant le méristème. Cette **autoconservation** assure un **fonctionnement indéfini** du méristème de l'appareil caulinaire, et plus largement des méristèmes primaires.

a) Les caractéristiques des cellules méristématiques

Les cellules méristématiques présentent des caractéristiques cytologiques communes avec celles des cellules embryonnaires (figure 2.3a et b) :

- une forme parallélipédique (une dizaine de micromètres de côté) avec une paroi primaire mince ($0,1 \mu\text{m}$ d'épaisseur) renfermant de très nombreux plasmodemes ;
- un grand nombre de ribosomes, traduisant une forte expression génétique ;
- un noyau très volumineux au centre de la cellule (rapport nucléo-cytoplasmique élevé) ;
- des vacuoles réduites et des plastes sous forme de proplastides.

Voir ouvrage
de 1^{re} année, TP 5

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 13, § 6.3

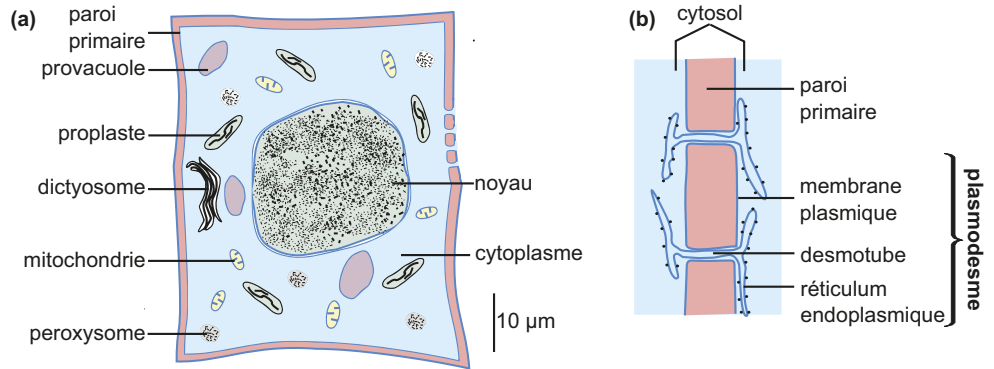


Figure 2.3 (a) Caractéristiques des cellules des méristèmes primaires ; (b) détail de l'organisation des plasmodesmes, abondants dans les méristèmes primaires.

b) L'organisation du MAC chez *Arabidopsis thaliana*

Chez *Arabidopsis thaliana*, les caractéristiques de l'activité mitotique permettent d'identifier 3 zones par rapport à l'axe du MAC, (figure 2.4a et b) :

- une **zone centrale ou centre quiescent** peu active (sauf à la floraison) ;
- une **zone périphérique** très active dont les cycles cellulaires donnent un grand nombre de cellules filles qui s'engageront dans la construction des feuilles et de la partie périphérique des tiges ;
- une **zone médullaire** dont le rythme de division est peu élevé ; ses cellules filles constitueront l'axe de la tige.

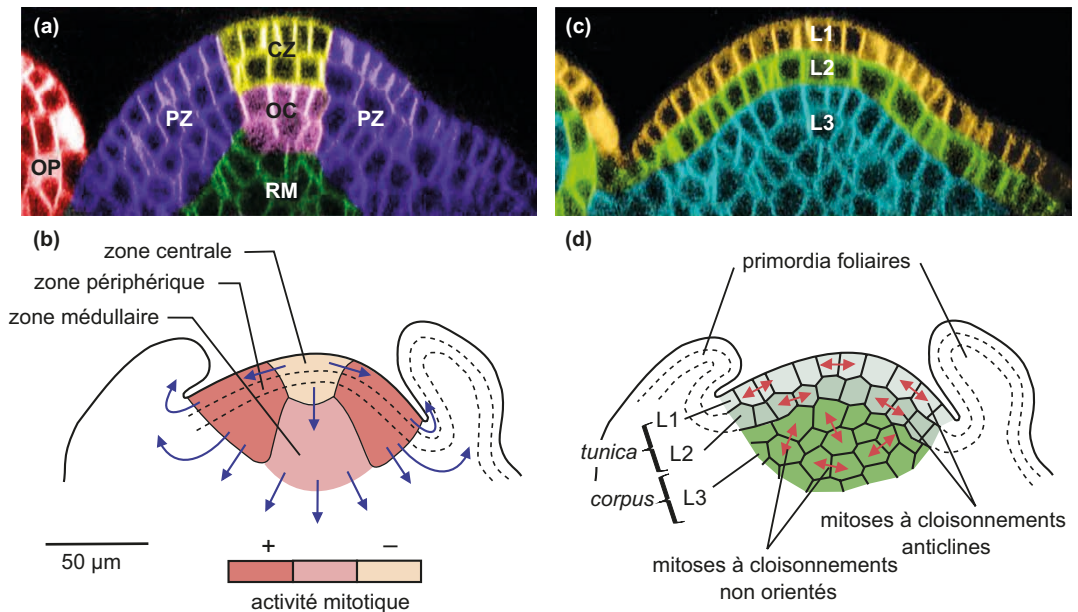


Figure 2.4 Organisation du méristème apical caulinaire d'*Arabidopsis thaliana*.

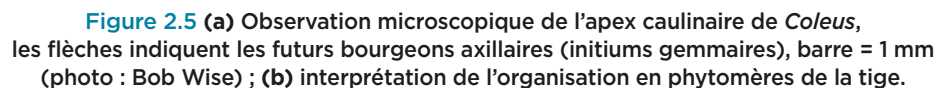
Organisation cyto-mitotique : image colorisée (a) ; coupe longitudinale schématisée (b) ; organisation clonale : image colorisée (c) ; coupe longitudinale schématisée (d).

PZ : Zone périphérique, CZ : Zone centrale, OC et RM : Zone médullaire.

((a) et (c) Ready, aim, shoot : stem cell regulation of the shoot apical meristem - Cara L. Soyars et al. (2016) doi.org/10.1016/j.pbi.2015.12.002).

- Les couches L1 et L2 sont affectées par des divisions **anticlinales**, c'est-à-dire dont le plan est perpendiculaire à la surface de l'apex. Leurs cellules filles continuent à se diviser et se positionnent latéralement. Elles forment la partie périphérique des organes caulinaires, c'est-à-dire de la tige et de la feuille.
- Les cellules du **corpus** L3 sont affectées par des divisions dont les plans n'ont pas d'orientation préférentielle. Leurs dérivés assurent l'épaississement et l'élargissement du MAC et des organes caulinaires.

Lors de son fonctionnement, le MAC initie des unités répétitives constitutives de la tige que l'on appelle des **phytomères**. Cette **organogénèse** se répète de manière **cyclique**. Chaque phytomère est constitué d'un segment de tige appelé **entre-nœud** et d'un **nœud**, qui porte des feuilles et des **bourgeons axillaires**. Cette organisation se voit très bien chez le *Coleus* (figure 2.5).



- Les cellules dérivées de la zone périphérique de L1, L2 et L3 en s'éloignant latéralement de l'axe du MAC s'organisent en **initiums foliaires**. Ces derniers s'allongent en primordiums qui se régionalisent et se polarisent pour former des **ébauches foliaires** qui deviendront des **feuilles**.
- À l'aisselle des ébauches foliaires un lot de cellules méristématiques forme des **initiums gemmaires** qui s'organisent en un apex méristématique donnant les ébauches des **bourgeons axillaires**. Les feuilles et les bourgeons axillaires s'insèrent alors au niveau d'une zone qui constitue un nœud.

L'activité décrite au-dessus se répète conduisant à un **développement itératif**, c'est-à-dire répétitif, où les **phytomères** se mettent en place de manière **additive**, prenant la forme d'une tige miniature au sein des bourgeons. Cette structure végétative présente déjà tous les éléments constitutifs de la nouvelle tige qui se mettra en place lors du débourrement.

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 2, zoom 2

d) La détermination de la position des feuilles

L'agencement des feuilles sur la tige correspond à la **phyllotaxie**, il est le résultat de la mise en place de zones enrichies en auxine, qualifiées de « **puits forts** » au niveau desquels sont initiées les feuilles (figure 2.6a). Cette redistribution de l'auxine est due aux transporteurs membranaires de cette phytohormone et à son utilisation par les primordiums foliaires plus âgés qui sont en croissance active.

Alors qu'une ébauche de feuille émerge en bordure du méristème (primordium P_{n-1}), de nouveaux « puits forts » apparaissent et dirigent la mise en place de plus jeunes feuilles (P_n et P_{n+1}) qui occuperont une position plus haute que les premières sur la tige.

Ces zones organogènes apparaissent de manière régulière sur une ou plusieurs **hélices génératrices** virtuelles tout le long de la tige au cours de son développement. Ainsi elles déterminent la phyllotaxie d'*Arabidopsis thaliana* où les feuilles successives sont espacées d'un angle d'environ 140° entre chaque niveau (figure 2.6b).

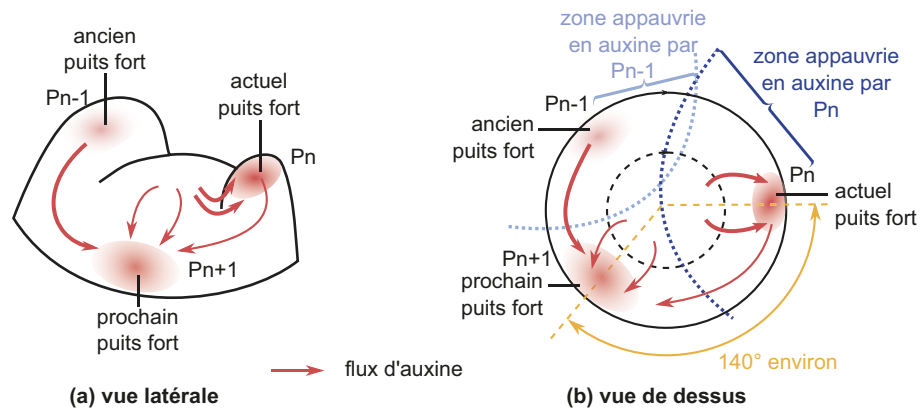


Figure 2.6 Distribution de l'auxine dans le MAC et initiation foliaire chez *Arabidopsis thaliana*.

Les cellules issues des méristèmes s'engagent dans la construction des organes, en acquérant progressivement leurs propriétés cytologiques et métaboliques.

Les méristèmes primaires, comme le MAC sont à la fois **organogènes**, puisqu'ils initient les organes des phytomères et **histogènes** puisqu'ils forment des cellules qui grandissent et s'engagent dans des voies de différenciation pour donner les différents tissus.

1.3 L'élongation des cellules ou auxèse

La croissance est une **augmentation irréversible de la biomasse** quantifiable par la mesure de la masse, de la longueur ou du diamètre. Ce processus est le résultat de l'augmentation du nombre de cellules lors de la **mérèse** et de leur élongation lors de l'**auxèse**. Cette dernière affecte les cellules filles issues des méristèmes et est limitée dans le temps par la mise en place de la paroi secondaire.

a) L'auxèse : turgescence cellulaire et plasticité de la paroi primaire

Lors de l'auxèse, l'appareil vacuolaire initialement fragmenté, s'organise en un volumineux compartiment. Au sein de ce compartiment, le potentiel hydrique est abaissé par l'accumulation de solutés (entrée de K^+), ce qui entraîne l'entrée de l'eau et la **turgescence**. Lorsque la pression vacuolaire dépasse la pression pariétale, la paroi primaire est repoussée ; c'est l'**élongation cellulaire**.

ZOOM 1

Approches
expérimentales de la
croissance cellulaire

L'étude des propriétés rhéologiques de la paroi montre que l'élongation cellulaire est possible car la **plasticité** de la paroi augmente, autorisant sa déformation. Une telle propriété est acquise par l'intervention de l'**auxine**.

b) Contrôle de l'auxèse par l'auxine

L'auxine (Acide Indole Acétique ; AIA) est une **phytohormone** synthétisée au niveau des jeunes organes caulinaires (méristèmes et feuilles) ; elle est transportée de façon polarisée dans l'ensemble de la plante. Il en résulte un gradient apico-basal décroissant de ce messager au sein de l'organisme, où il a une action sur tous les tissus.

L'auxine est à l'origine de la croissance cellulaire décrite précédemment (figure 2.7a). Sa reconnaissance par des récepteurs spécifiques de la membrane plasmique et du cytoplasme permet deux types de réponses.

Modifications de la perméabilité membranaire

Des pompes à protons AIA-dépendantes déjà en place dans la membrane plasmique sont activées et l'exocytose de vésicules corticales qui enrichissent la membrane plasmique en d'autres pompes H^+ est stimulée. Il s'ensuit une acidification rapide de la paroi primaire qui entraîne un relâchement de sa trame moléculaire par rupture des liaisons acido-labiles et par hydrolyse de certaines liaisons covalentes. Cela augmente la plasticité de la paroi primaire qui devient étirable sous l'effet de la turgescence vacuolaire.

L'hyperpolarisation de la membrane, qui résulte de l'efflux de H^+ , active un flux entrant d'ions K^+ . Ces ions s'accumulent dans la vacuole, abaissant le potentiel hydrique, ce qui est à l'origine de l'entrée de l'eau et de la turgescence vacuolaire.

Ces deux effets conjugués déclenchent la croissance de la cellule.

Dérépression des gènes cibles de l'AIA, jusqu'alors inactivés

L'auxine stimule l'expression de gènes codant des enzymes des voies de biosynthèse des glucides pariétaux glucidiques (cellulose, hémicellulose et pectines) et des lipides membranaires, ainsi que d'autres protéines membranaires (aquaporines) et pariétales (extensine). Cette action nucléaire entretient dans le temps la croissance cellulaire en permettant l'ajout de nouveaux constituants qui maintiennent l'épaisseur de la paroi primaire et en augmentent la surface.

c) Mise en place de la paroi secondaire et arrêt de la croissance

Les gènes cibles de l'auxine codent aussi pour les enzymes de la synthèse des constituants de la paroi secondaire. Sa formation commence par l'apposition entre la membrane et la paroi primaire d'une matrice dense en microfibrilles de cellulose (synthétisées par les cellulose synthétases) et dans une moindre mesure, d'hémicelluloses (synthétisées par les enzymes de l'appareil de Golgi puis délivrées à la paroi par exocytose).

Lorsque les parois sont lignifiées (fibres, vaisseaux), l'ensemble de la paroi s'imprègne de lignine, polymère de composés phénoliques dérivés de la phénylalanine, dont la synthèse demande de nombreuses enzymes différentes. La lignine se dépose dans les espaces entre les microfibrilles. Elle forme alors des liaisons chimiques avec les hémicelluloses, ce qui renforce et imperméabilise la paroi.

Au final les microfibrilles de cellulose de la paroi secondaire s'organisent en un réseau dense **multistratifié** et **entrecroisé**, verrouillant définitivement la forme et la croissance cellulaire (figure 2.7b).

d) Acquisition de la forme des cellules

La forme des cellules résulte de l'orientation éventuelle de la croissance cellulaire (figure 2.7b).

- L'extension cellulaire a lieu tant que la paroi primaire acidifiée est étirée par turgescence. La croissance anisotrope est liée à l'orientation différentielle des microfibrilles de cellulose.

ZOOM 2

Les conséquences de
l'acidification pariétale

Voir chapitre 11,
zoom 3

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 5, figure 5.4

- La forme est stabilisée par la mise en place des strates de cellulose effectuée par des complexes de cellulose synthétases situés dans la membrane plasmique. Ces polymérase migrent en suivant les microtubules du cortex cytosolique et positionnent les microfibrilles de cellulose. Ainsi au cours de l'auxèse, les cellules acquièrent leur forme (subsphérique pour le parenchyme cortical, parallélépipédique pour le parenchyme palissadique, etc.) et leur taille (30 à 200 μm).

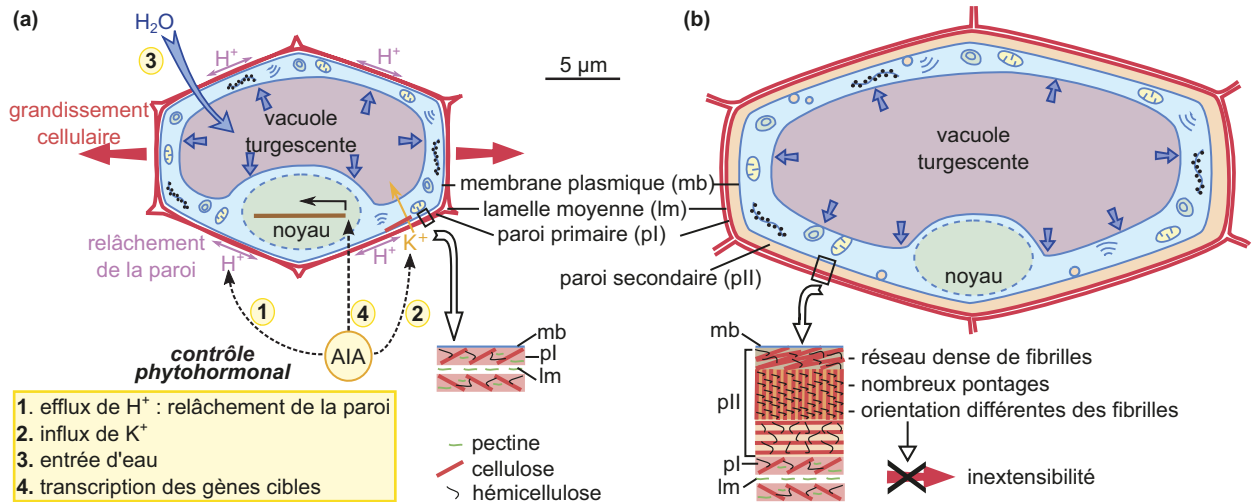


Figure 2.7 Allongement cellulaire.

(a) Action de l'auxine et réponses de la cellule ; (b) acquisition de la forme et organisation de la paroi secondaire.

1.4 La différenciation des cellules

En même temps que les cellules s'allongent, elles se différencient, c'est-à-dire qu'elles acquièrent des caractéristiques pariétales, protoplasmiques et métaboliques qui confèrent des propriétés fonctionnelles aux différents tissus constituant les organes (tableau 2.1).

a) Le devenir des cellules issues du MAC

Les cellules issues des divisions au niveau du MAC s'écartent de l'axe du méristème et continuent à se diviser. Elles sont **déterminées**, c'est-à-dire orientées vers une destinée particulière par la limitation des potentialités d'expression de leurs gènes.

- Les cellules filles provenant de la tunica qui se retrouvent en position latérale s'engagent dans la formation des tissus périphériques des feuilles et des tiges : L1 forme l'épiderme, L2 les parenchymes cortical et chlorophyllien, et d'éventuels tissus de soutien corticaux (collenchyme et sclérenchyme).
- Celles issues du corpus donnent les tissus internes comme le parenchyme médullaire ainsi que les tissus conducteurs (xylème et phloème primaires) (figure 2.8).

b) Les étapes d'une différenciation cellulaire

L'exemple de la différenciation d'une cellule constitutive d'un vaisseau permet d'illustrer les étapes de la transformation d'une cellule indifférenciée issue d'un méristème en une cellule spécialisée conductrice de la sève brute (figure 2.9).

- La cellule connaît une croissance plus ou moins marquée dans le sens de la longueur de l'organe lors de l'auxèse.
- La formation de la paroi secondaire s'accompagne de sa lignification. La lignine est déposée de façon discontinue, formant des épaisissements localisés, entre lesquels subsistent des

zones latérales d'échanges entre cellules contiguës (ou ponctuations) ne comportant qu'une paroi cellulosique.

- Les parois terminales des cellules, non lignifiées sont détruites, au moins partiellement, formant ainsi des perforations.
- La mort cellulaire programmée constitue l'étape finale de la différenciation des vaisseaux du xylème qui forment des cellules vides de protoplasme (cytoplasme et noyau).

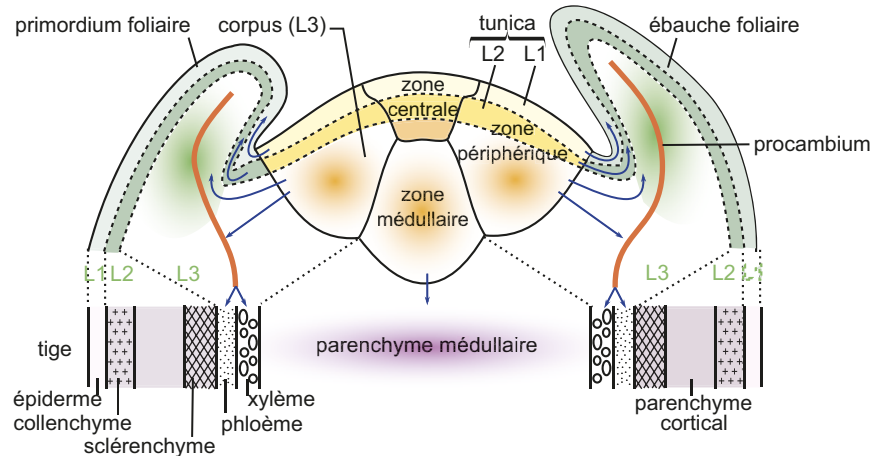


Figure 2.8 Devenir des cellules issues du méristème apical caulinaire.

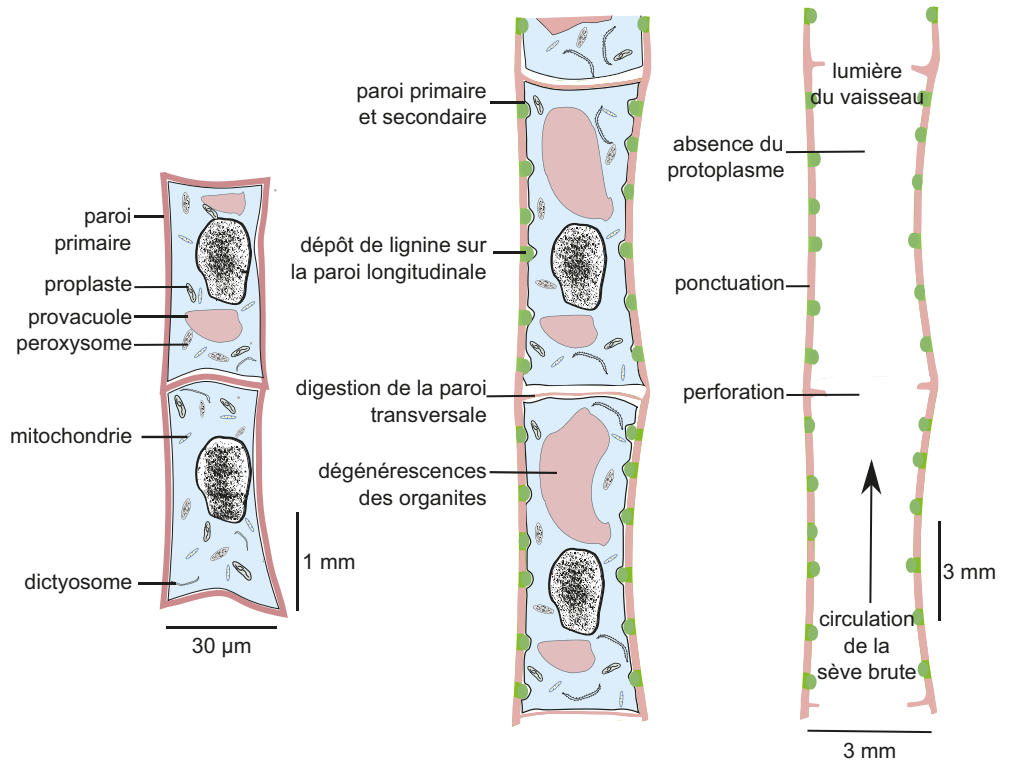


Figure 2.9 Trois étapes de la différenciation d'un vaisseau du xylème.

c) La diversité des tissus primaires

La diversité des tissus primaires résulte de différences qui portent sur les constituants des parois, le développement des organites, et les voies métaboliques que les cellules peuvent réaliser (tableau 2.1).

Tableau 2.1 Caractéristiques acquises lors de la différenciation des cellules des tissus primaires.

Spécialisation de la paroi		Spécialisations cytologiques et métaboliques du protoplasme	Types de tissus
pecto-cellulosique (hydrophile)	mince	cellules parallélipédiques à subsphériques avec une vacuole centrale entourée de chloroplastes (photosynthèse).	parenchyme chlorophyllien
		cellules subsphériques avec des amyloplast (polymérisation du glucose en amidon).	parenchyme amylofère
		cellules allongées avec des cytoplasmes en continuité, presque sans organites.	élément conducteur du phloème (tube criblé)
	épaisse	cellules ménageant une lumière centrale réduite renfermant un protoplasme peu actif.	collenchyme
lignifiée (hydrophobe)	mince à moyenne	cellules courtes et vides de protoplasme, dont les lumières sont en continuité.	élément conducteur du xylème (vaisseau)
	épaisse	cellules allongées réduites à leurs parois et regroupées en amas.	sclérenchyme
		cellules filiformes, vides de protoplasme, associées aux vaisseaux et tubes criblés.	fibres du xylème ou du phloème
cutinisée (hydrophobe)	mince à épaisse	cellules épidermiques recouvertes d'une couche de cutine.	épiderme

Cette structure primaire est conservée chez les monocotylédones durant toute leur vie et chez les jeunes dicotylédones avant que se mettent place des tissus secondaires.

1.5 Les méristèmes secondaires et la croissance en diamètre

Chez les dicotylédones, des **tissus secondaires** se mettent en place assez rapidement au cours du développement. Ils se forment au sein des tissus primaires à partir d'assises méristématiques que sont le **cambium** et le **phellogène**, qualifiés de **méristèmes secondaires** (figure 2.10a).

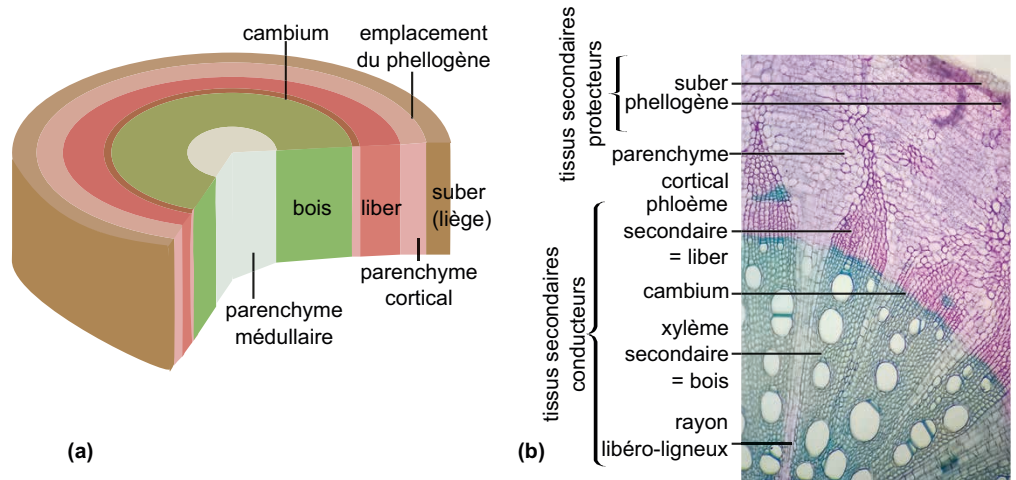
Les méristèmes secondaires sont composés d'initiales de taille plus importante que celles des méristèmes primaires. Le rapport nucléoplasmique est plus faible et les organites sont plus différenciés.

Le fonctionnement des méristèmes secondaires met en place des tissus qui permettent la croissance en diamètre des organes ; il est uniquement **histogène**. Les divisions se font principalement selon des plans orientés de façon tangentielle par rapport à la surface de l'organe (divisions périclinales).

- Le cambium s'individualise entre le xylème I^{aire} et le phloème I^{aire} sous forme d'une assise continue ou discontinue. Son fonctionnement donne du côté interne de l'organe, le xylème secondaire, aussi appelé **bois**, et composé essentiellement de fibres et de vaisseaux, et du côté externe, le phloème secondaire, dit aussi **liber**, composé essentiellement de tubes criblés accompagnés de fibres.

Voir TP 2, § 2.1

- Le phellogène s'intercale au sein du parenchyme cortical des organes. Ses divisions donnent surtout des cellules subérifiées qui forment le **suber ou liège** vers l'extérieur et, vers l'intérieur, peu ou pas de cellules parenchymateuses secondaires constitutives du **phelloderme** (figure 2.10b).



ZOOM 3

Le cambium et ses dérivés cellulaires

Figure 2.10 (a) Structure secondaire d'une tige et position des méristèmes secondaires ; (b) coupe transversale d'une tige de vigne (x40 ; coloration au carmino-vert).

Le fonctionnement du cambium donne une quantité importante de bois qui fait croître le diamètre de la tige de l'intérieur. Cette croissance centrale rompt les enveloppes périphériques qui sont alors remplacées par le nouveau tissu de revêtement qu'est le suber. Au cours de la croissance le suber externe se déchire à son tour et est remplacé par un nouveau suber qui se forme immédiatement sous celui-ci. La superposition des enveloppes externes de revêtement forme le **rhytidome**.

Les organes enrichis en tissus secondaires connaissent une croissance diamétrale variable ; allant de la tige fine et souple des dicotylédones herbacées au tronc large et rigide des arbres. Les tissus secondaires participent donc au port dressé de l'appareil végétatif dont les feuilles et les fleurs sont élevées au-dessus du sol, favorisant la nutrition et la reproduction.

2

Le développement de l'appareil reproducteur

La floraison est une étape importante dans la vie des angiospermes car elle permet la reproduction sexuée qui donne des graines à l'origine de la génération suivante, génétiquement originale. Ce phénomène marque l'arrêt de la croissance de la tige et l'investissement du méristème apical caulinaire dans la construction de l'inflorescence et des fleurs. Cette étape cruciale est le résultat d'intégration de signaux environnementaux. Elle s'appuie sur des cascades de signalisation qui réorientent progressivement et irréversiblement l'activité du méristème, en quatre étapes :

- l'**induction florale** qui est déclenchée par les conditions extérieures favorables à la floraison (en dehors du froid hivernal, ce qui est propice à la pollinisation et au développement de la graine) ;
- le **virage floral** ou **évocation florale**, qui est une réorganisation des méristèmes caulinaires ;
- l'**organogenèse florale** ou **initiation florale**, pendant laquelle émergent les ébauches des pièces florales ;
- la **floraison** au sens strict, pendant laquelle ces pièces se développent amenant la fleur à s'épanouir.



L'arabette des dames, *Arabidopsis thaliana*, plante modèle des angiospermes, est souvent retenue pour l'étude de la floraison, notamment parce qu'elle intègre différents paramètres environnementaux et aussi parce qu'elle fait l'objet de nombreuses études génétiques à partir d'une collection de mutants.

2.1 L'induction florale

Lorsqu'un certain degré de **maturité végétative**, propre à chaque espèce, est atteint et que les conditions de la **nutrition hydrominérale** sont favorables, la plante est capable de s'engager dans la voie reproductrice. C'est alors qu'elle devient sensible aux paramètres du milieu, indicateurs de la progression des saisons : la température et la photopériode.

a) Contrôle de l'induction par les basses températures : la vernalisation

Les basses températures perçues par les feuilles ou l'apex caulinaire constituent un signal de l'hiver. L'induction ou accélération de l'aptitude à fleurir par le signal « froid » (entre 0 et 13°C) maintenu pendant quelques jours à quelques semaines constitue la **vernalisation** (figure 2.11).

- **Les exigences de vernalisation** dépendent de l'espèce et des variétés au sein d'une même espèce. Certaines espèces (tabac, tomate, blé et orge de printemps) n'ont aucune exigence et fleurissent sans vernalisation. D'autres (chrysanthème, blé et orge d'hiver, pomme de terre) ont un besoin facultatif ; la vernalisation rend plus précoce la floraison. Enfin, des espèces exigent obligatoirement une vernalisation, comme certaines vivaces (primevère, fraisier, rosier) ou les bisannuelles (carotte, betterave sucrière).
- **La perception du froid** chez un écotype d'hiver (variété vernalisable) d'*Arabidopsis thaliana*, génère une « **mémorisation épigénétique** » de la période hivernale passée. Un séjour à 5 °C pendant plusieurs semaines inactive épigénétiquement, par condensation de la chromatine, l'expression du **gène *FLC*** (*FLOWERING LOCUS C*) qui code un facteur de transcription inhibant la floraison. Le profil histone du locus *FLC* est transmis au cours des divisions mitotiques qui accompagnent le développement du MAC et le gène reste silencieux pour toutes les cellules filles. Mais lors de la méiose qui se déroule au sein des organes fertiles de la fleur, cette répression est levée et dans l'embryon, le gène *FLC* s'exprime à nouveau de manière **constitutive**, ce qui inhibe la floraison au début de la vie de la jeune plante.
- **L'inactivation du gène *FLC*** affecte l'ensemble de la plante (figure 2.11) :
 - au niveau de l'apex caulinaire, elle lève l'inhibition de la synthèse de facteurs de transcription qui agissent à leur tour sur des gènes cibles dits **gènes d'identité de l'apex floral** orientant le MAC vers une destinée florale ;
 - au niveau des feuilles, elle autorise l'expression du gène *FT* (*FLOWERING LOCUS T*). Ce dernier code pour une protéine **FT** qui est un **facteur de transcription** qui gagne le phloème *via* les plasmodesmes. Transporté par la sève élaborée, ce messenger hormonal encore appelé **facteur florigène** agit sur le MAC et l'oriente également vers un devenir floral.

b) Contrôle photopériodique de l'induction florale

La durée relative de la période éclairée du jour appelée **photophase** (ou **héméropériode**) et celle de la nuit qualifiée de **scotophase** (ou **nyctipériode**) change durant l'année dans les régions tempérées. Elle constitue la **photopériode** qui, sous une latitude donnée, est caractéristique des saisons dans l'année.

- Certaines espèces ne fleurissent que lorsqu'une photopériode particulière, dite inductrice, est réalisée : ces plantes ont des exigences **absolues**. Pour d'autres (blé d'hiver, pomme de terre), qualifiées de **préférentes**, le traitement inductif est facultatif mais rend plus précoce la floraison. Enfin, les espèces **indifférentes** (haricot, maïs) fleurissent dans toutes les conditions photopériodiques, du moment que leurs besoins trophiques sont satisfaits. Le nombre de

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 2, zoom 1

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 15, zoom 6

ZOOM 4

La vernalisation et le
contrôle épigénétique

ZOOM 5

Les phytochromes et les cryptochromes

cycles photoinductifs, i.e. déclenchant la réponse, varie en fonction des espèces (2 à 4 cycles pour le soja ; une dizaine pour le chrysanthème).

- **La réceptivité photopériodique** est variable et chaque espèce possède une **photopériode critique (HC)**. Les plantes dites de « jours longs » (arabette, jusquiame, épinard, blé) fleurissent pour une durée de jour supérieure à HC, celles de « jours courts » (chrysanthème, tabac, soja) pour une durée inférieure à HC (figure 2.11).
- **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. Elle met alors en jeu des photorécepteurs qui sont notamment les **phytochromes** (PHYA/B/CD/E) et des **cryptochromes** (CRY1/2). Les radiations absorbées par les phytochromes (rouge) et les cryptochromes (bleu) activent des réactions en cascade qui modulent l'expression de nombreux gènes.

La physiologie des angiospermes (tout comme celle des animaux) est contrôlée par une **horloge biologique endogène** (horloge circadienne) dont la période est proche de 24 heures. Cette horloge interne est entraînée par les conditions photopériodiques et thermiques externes, caractéristiques du moment de l'année (saison).

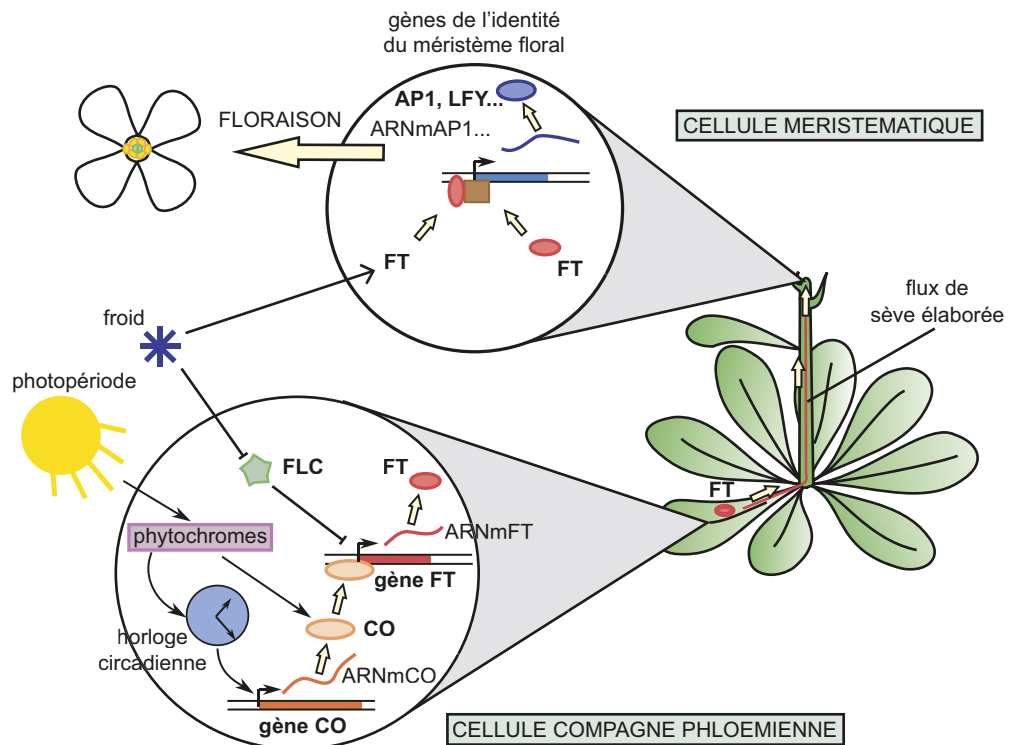


Figure 2.11 Modalités d'action des facteurs de l'environnement (froid et photopériode) lors de l'induction florale et activations géniques en cascades.

Chez les angiospermes, cette cyclicité endogène est liée au rythme de la transcription du gène *CONSTANS* codant un facteur de transcription à doigt de zinc (CO). Lorsque le rythme interne circadien (variation de la concentration de la protéine CONSTANS) et le rythme externe photopériodique (niveau de phytochrome actif PHY_{rr} déterminé par une durée d'éclairement) sont en accord, la floraison est induite, on parle de « **modèle de coïncidence** ».

- Chez les plantes de jours longs comme pour *Arabidopsis thaliana*, lorsque la photopériode est supérieure à la photopériode critique, alors la dégradation de la protéine CO (qui a lieu