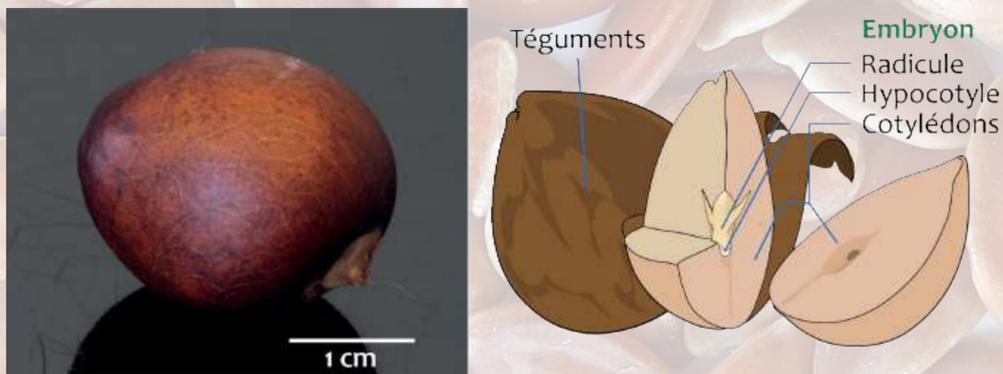


Prenez-en de la graine !

La graine, organe végétal donnant naissance à une nouvelle plante, est constituée de trois structures :

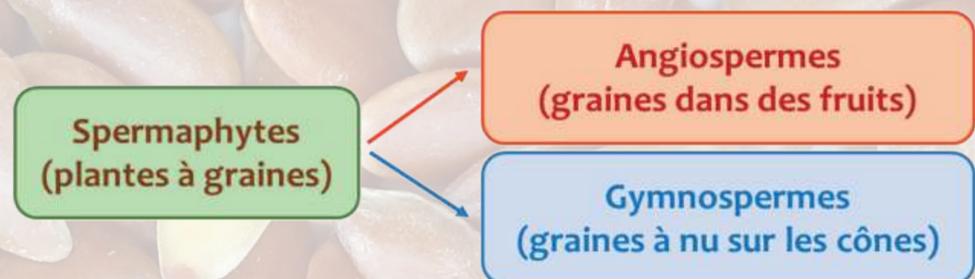
- l'embryon, ébauche de la nouvelle plante ;
- les tissus nourriciers, stockant des nutriments pour le développement ultérieur de l'embryon ;
- les téguments, entourant et protégeant l'intérieur de la graine (embryon et tissus nourriciers).



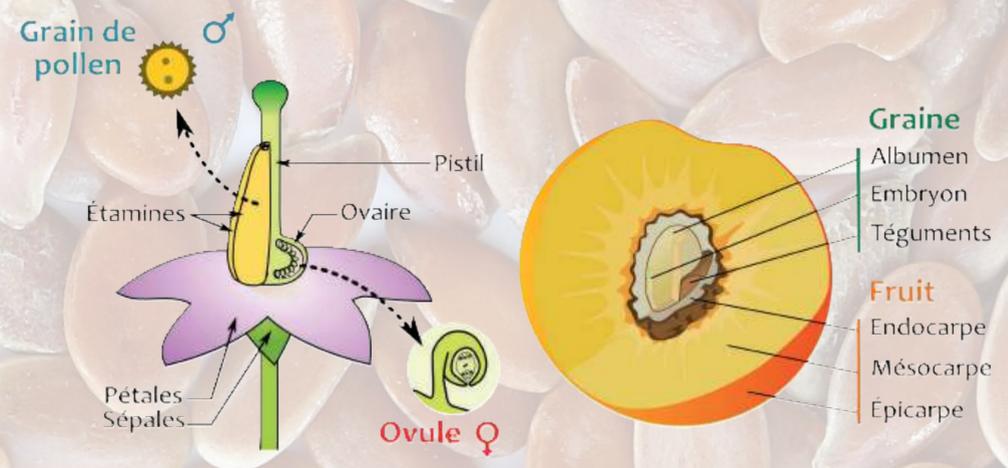
La graine d'avocat contient en son sein un petit avocatier !
© LadyofHats (Wikimedia Commons)

La fécondation d'un ovule végétal par un grain de pollen produit une nouvelle graine, initialement immature. Cette petite graine fragile va se développer pour devenir une graine mature, beaucoup plus résistante aux contraintes imposées par son environnement. Elle va aussi tout mettre en œuvre pour que l'embryon qu'elle contient puisse grandir de manière optimale au moment où elle germera.

Les plantes à graines se répartissent en deux groupes : les angiospermes, ou plantes à fleur, et les gymnospermes, qui comprennent notamment les conifères et le ginkgo.



Chez les angiospermes, les ovules sont enclos dans un ovaire qui les protège. Chez les gymnospermes, les ovules, et les graines qui en résultent, sont à nu. Seuls les angiospermes vont produire des fruits, qui sont issus du développement de l'ovaire.



Gauche : vue schématique de l'anatomie d'une fleur de solanacée.
© Valentin Joly

Droite : structure schématique d'une pêche (fruit d'un angiosperme).
© LadyofHats (Wikimedia Commons)

En fournissant nourriture et habitat aux animaux, les plantes à graines sont d'une importance cruciale pour la biodiversité sur notre planète.

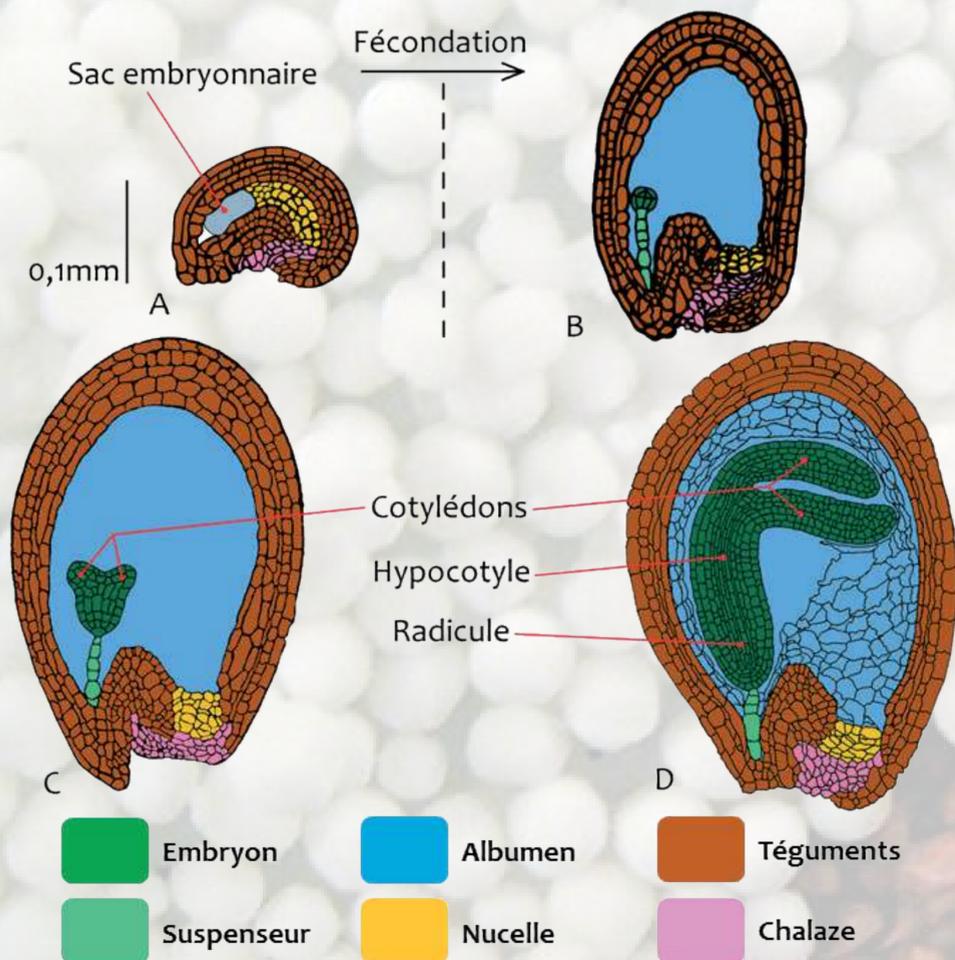
Le saviez-vous ?

Il existe une variabilité extraordinaire de tailles et de formes de graines. Les deux championnes sont la graine de coco de mer (*Lodoicea maldivica*) qui peut peser jusqu'à 20 kg et la graine de l'orchidée *Goodyera repens* qui ne pèse que quelques microgrammes !

Que caches-tu, petite graine ?

Chez les angiospermes, la fécondation entraîne le développement de l'embryon (le bébé-plante) et de l'albumen. L'albumen est un tissu transitoire qui, lorsqu'il n'est pas digéré par les autres tissus, accumule des réserves nutritives.

L'embryon développe un **suspenseur**, qui lui permet de s'ancrer dans la graine, et se divise en de nombreuses cellules. Il produit peu à peu les ébauches des organes de la future plante adulte (**cotylédons**, **hypocotyle** et **radicule**). Parallèlement, l'albumen se développe et occupe de plus en plus d'espace.

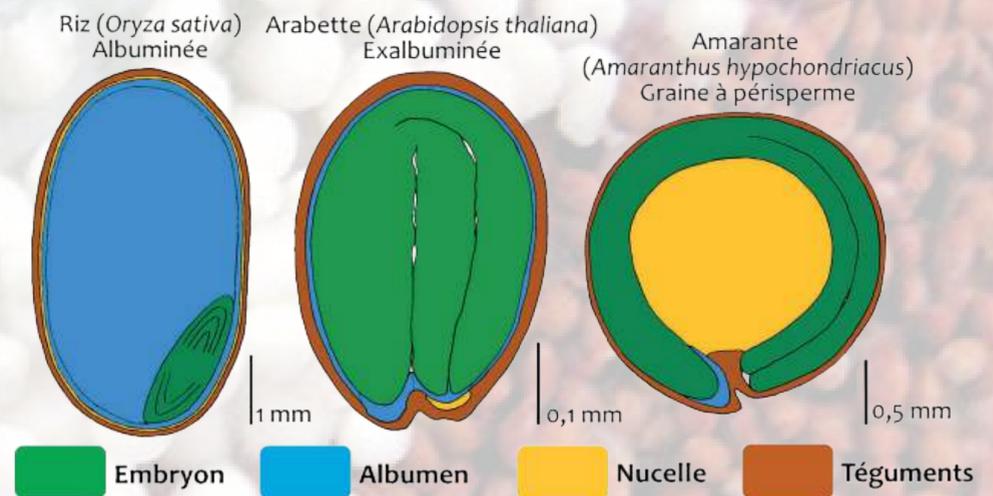


Un ovule mature (A) d'*Arabidopsis thaliana* est fécondé et devient une graine. La graine est représentée aux stades globulaire (B), cœur (C) et cotylédons (D).
© Olivier Coen

On distingue trois types de graines d'angiospermes en fonction de la structure stockant les réserves.

Si les réserves sont accumulées dans :

- l'albumen, la graine est dite **albuminée** (blé, riz, maïs, café, tomate, ...);
- les cotylédons de l'embryon, elle est dite **exalbuminée** (pois, haricot, soja, arabette, ...);
- le nucelle, un tissu de la plante mère, il s'agit d'une graine à **périsperme** (poivre, amarante, ...).



Schémas de graines matures stockant les réserves de manières différentes.
© Olivier Coen

Après la fécondation, les téguments se développent, se rigidifient et protègent l'intérieur de la graine mécaniquement et chimiquement, en produisant notamment des **flavonoïdes**. Ils constituent parfois un espace de transit des nutriments vers l'embryon ou l'albumen.

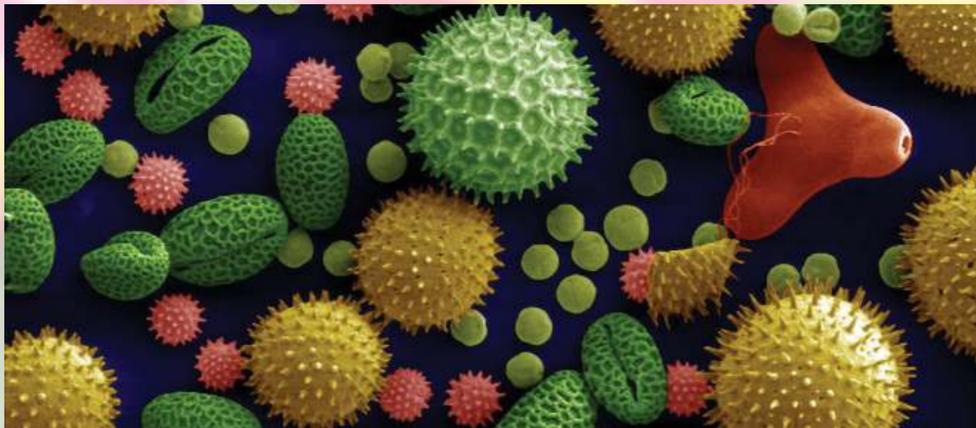
Le saviez-vous ?

- Dans la noix de coco, l'albumen est constitué de deux parties : l'**albumen solide** (la chair de coco) et l'**albumen liquide** (l'eau de coco).
- On fabrique la **farine blanche du blé** à partir de l'albumen qu'on a séparé du germe (l'embryon) et du son (les téguments).

Maman, comment les plantes font des bébés ?

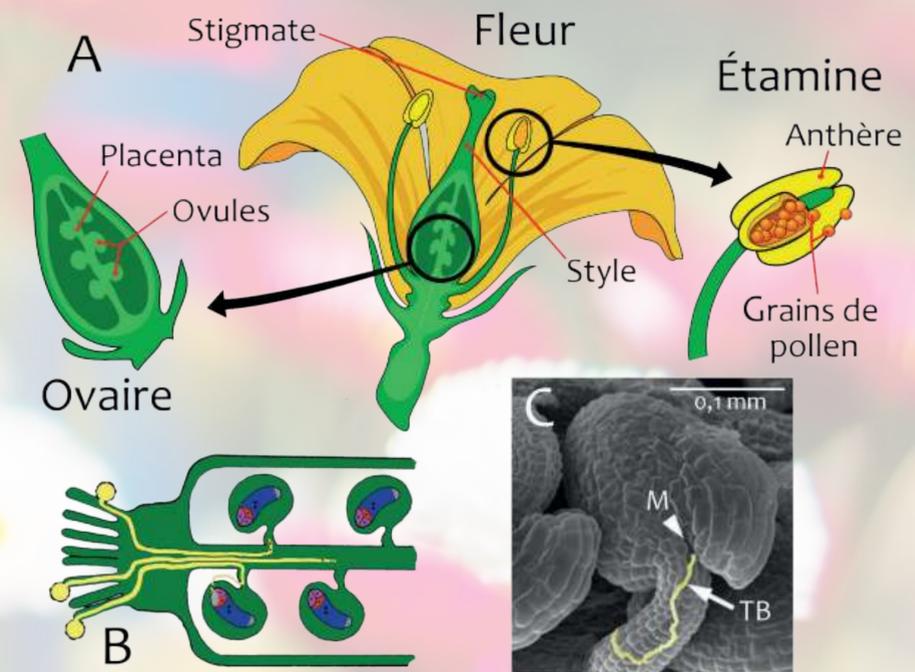
Si certaines plantes se multiplient parfois en produisant des clones d'elles-mêmes (marcottage, bouturage, etc.), toutes ont en commun d'utiliser la **reproduction sexuée** pour perpétuer efficacement et disperser leur espèce.

La reproduction sexuée consiste en la **fécondation** d'un gamète femelle par un gamète mâle. Cette fécondation produit un nouvel individu au **patrimoine génétique original**, en tant que combinaison des génomes de ses deux parents. Chez les plantes à graines, les gamètes femelles sont contenus dans les **ovules** et les gamètes mâles dans les **grains de pollen**.



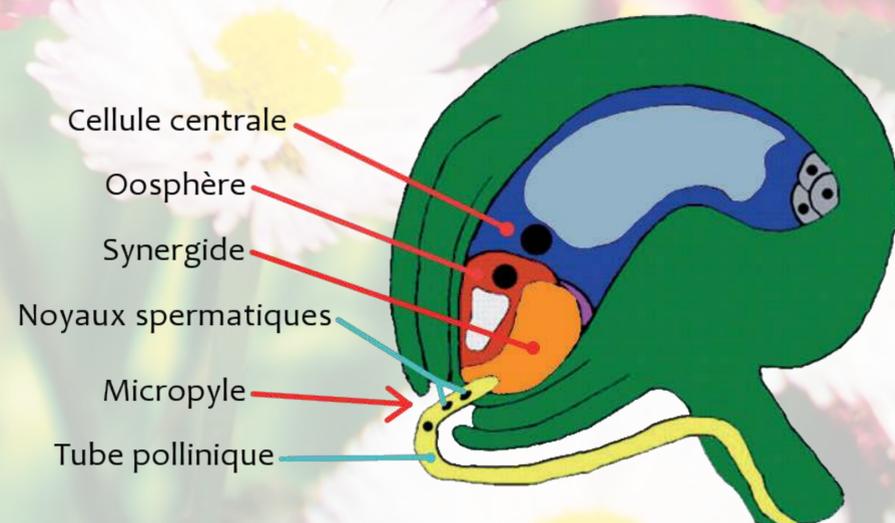
Grains de pollen de diverses espèces végétales (dont tournesol et ricin) observés en microscopie électronique à balayage (fausses couleurs).
© Dartmouth Electron Microscope Facility (Wikimedia Commons)

Chez les angiospermes, les **organes reproducteurs** sont les **étamines** et le **pistil**. Les étamines portent les **anthères**, sacs qui produisent puis libèrent de nombreux **grains de pollen**. En préliminaire de la fécondation, des grains de pollen doivent être déposés sur le **stigmate**, en haut d'un **pistil**. Chaque grain de pollen développe alors un **tube pollinique** qui se fraie un chemin à travers le **style** puis l'**ovaire**.



A : Dessin schématique d'une fleur montrant les organes reproducteurs femelle (l'ovaire) et mâle (l'étamine). © LadyoffHats (Wikimedia Commons)
B : Tubes polliniques se frayant un chemin jusqu'aux ovules. © Huck et al., 2013.
C : Tube pollinique (TB) parvenu au micropyle (M), porte d'entrée de l'ovule; (microscopie électronique à balayage). © Shih-Yun Lin et al., 2014.

Parvenu au **micropyle** d'un ovule, le tube pollinique explose et libère **deux noyaux spermatiques** dans le **sac embryonnaire**. Un noyau entre dans l'**oosphère** et forme l'**embryon**, qui deviendra le bébé-plante. L'autre pénètre dans la **cellule centrale** pour produire l'**albumen**, qui constitue souvent la réserve de nutriments de la graine. La production d'une graine résulte donc d'une **double fécondation** chez les angiospermes.

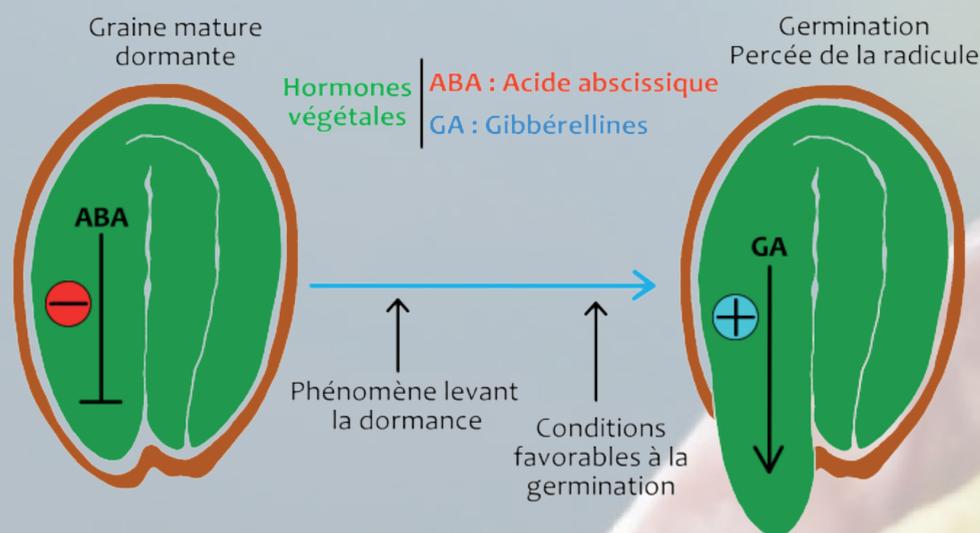


Le sac embryonnaire d'un ovule d'*Arabidopsis thaliana* est fécondé par un tube pollinique. Adapté de Huck et al., 2013

Des graines qui dorment et qui germent

Alors que la graine termine son développement et arrive à maturité, elle contient de moins en moins d'eau et d'oxygène. Son métabolisme s'arrête alors presque totalement : la graine entre dans un état dormant. Le développement de l'embryon est suspendu et ne reprendra que lorsque les conditions extérieures seront jugées adéquates par la graine.

Les exigences en humidité, température ou luminosité pour la germination varient selon l'espèce. Pour autant, de bonnes conditions extérieures ne sont souvent pas suffisantes. Il faut d'abord passer une première barrière physiologique : la dormance.



Une fois la dormance levée, la graine germe lorsque les conditions extérieures sont favorables (présence d'eau en particulier). © Olivier Coen

Les processus nécessaires pour lever la dormance sont variables : passage par l'obscurité ou par un lieu sec, transit dans le tube digestif d'un animal, etc. Souvent, la dormance est levée après une période de froid, ou vernalisation, signe que l'hiver est terminé et que le printemps pointe le bout de son nez !

Lorsque la dormance est levée et que les conditions sont bonnes, la graine germe. La racicule perce d'abord les téguments pour chercher de l'eau, puis les cotylédons émergent. Les réserves nutritives de la graine sont peu à peu consommées. Lorsque la plante produit enfin de vraies feuilles, elle est autosuffisante énergétiquement grâce à la photosynthèse.



*Phases successives de germination d'une graine de pois.
(www.grainesgermees.com)*

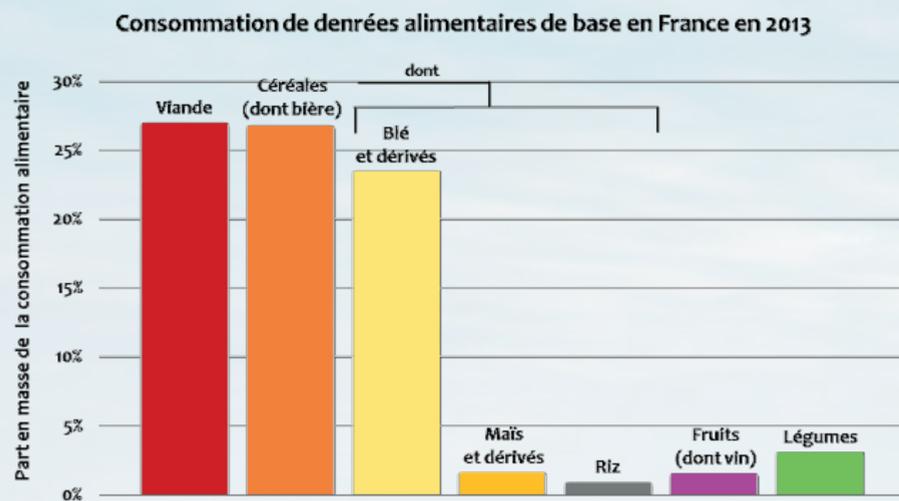
En retardant le moment de la germination, la dormance autorise les graines à voyager et à « choisir » l'endroit où elles germeront, ce qui permet la colonisation de nouveaux espaces.

Le saviez-vous ?

- Les graines de certains palétuviers sont dites **vivipares** : elles germent directement sur l'arbre, puis tombent et se dispersent dans la mangrove.
- Le record de **longévité** d'une graine en dormance est détenu par le lotus sacré (*Nelumbo nucifera*) : des chercheurs ont réussi à faire germer une graine âgée de 1300 ans !

Des graines ? Miam !

Les graines contiennent les **protéines**, **lipides**, **sucres**, **minéraux** et autres nutriments nécessaires au développement ultérieur de l'embryon. Elles tiennent une part importante dans notre alimentation car tous ces nutriments sont essentiels pour notre **métabolisme**. En France, environ 30% de nos apports caloriques proviennent des céréales (blé, riz, maïs, orge, ...) et de leurs produits dérivés (farine, pain, pâtes, bière, ...).



Les graines, et principalement les céréales, tiennent une place prépondérante dans notre alimentation. Données : FAO

Malgré leurs excellentes capacités nutritives, les graines contiennent de nombreuses **molécules complexes**, faciles à stocker et à conserver, mais que notre corps a parfois des difficultés à digérer. Durant la germination, beaucoup de ces composés complexes sont dissociés en des molécules plus simples. L'**amidon** est par exemple transformé en sucres simples (**glucose**, **maltose**, etc.) grâce à des enzymes particulières : les **amylases**. Ces ressources facilement utilisables sont essentielles au développement rapide de l'embryon.

Les graines germées ont généralement de meilleures **qualités nutritionnelles** que les graines sèches : elles contiennent davantage de molécules **assimilables** par notre organisme et moins de facteurs pouvant interférer avec l'absorption des nutriments. L'inconvénient est qu'elles sont aussi propices au développement de **bactéries pathogènes**.



Graines de tournesol germées. © Wikimedia Commons

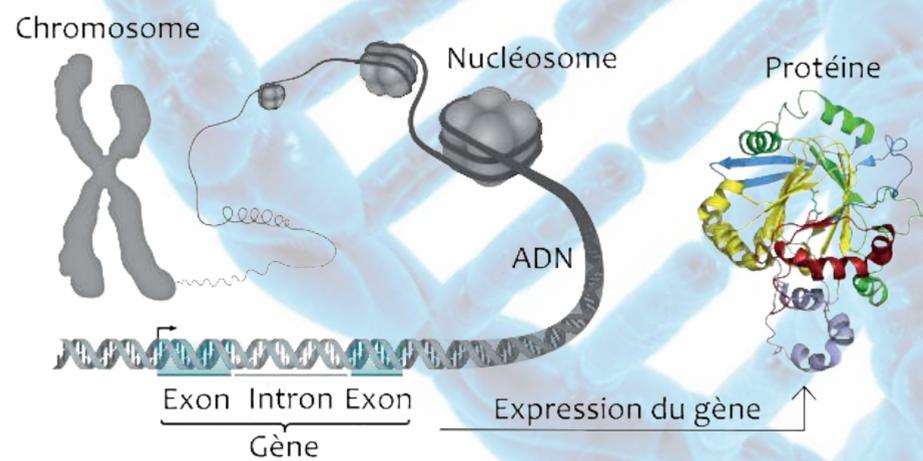
La germination est à la base de la fabrication de la **bière**. Des graines (en général d'orge) sont mises à tremper puis à germer plusieurs jours. Elles sont ensuite chauffées à des températures allant de 85°C (bière blonde) à 220°C (bière brune) puis débarrassées des radicules. Le **malt** ainsi obtenu est concassé, hydraté et chauffé afin de transformer l'amidon en sucres simples. Lors de la **fermentation**, ces sucres serviront de substrat aux **levures** pour produire de l'**alcool**.



Malt d'orge en grain pour la bière. © Pierre-Alain Dorange (Wikimedia Commons)

Des gènes architectes du développement

L'ADN est une molécule formée d'enchaînements de **nucléotides** (bases A, T, C et G). Il contient des séquences particulières, appelées **gènes**. Les gènes constituent un plan de production des **protéines**, lesquelles assurent le fonctionnement des cellules.



Les gènes servent à produire des protéines.
© Thomas Splettstoesser (Wikimedia Commons)

Certains gènes, appelés **gènes homéotiques**, sont de vrais architectes du développement de la plante : ils déterminent l'**identité cellulaire**, c'est-à-dire si une cellule sera plutôt une cellule de pétale ou de feuille. Pour étudier la fonction d'un tel gène, on modifie sa séquence et on observe les effets de cette **mutation** sur la **morphologie** de la plante.

Certains mutants de gènes homéotiques présentent des changements spectaculaires d'organisation des tissus. Par exemple, chez l'espèce *Arabidopsis thaliana*, des mutants du gène floral *AGAMOUS* produisent des pétales et des sépales à la place des organes reproducteurs. L'étude des gènes homéotiques donne des informations cruciales sur le développement des différents organes de la plante.



Deux fleurs d'Arabidopsis thaliana : à gauche une fleur « sauvage » (non mutante) et à droite une fleur mutante agamous ! © Yumul et al., 2013

Les graines d'*Arabidopsis* sont **brunes** à cause des **tanins** présents dans l'**endothélium**, couche interne des téguments. Dans les graines des mutants du gène *TT16*, les cellules de l'endothélium semblent avoir changé d'identité cellulaire : elles n'ont plus leur forme normale et ne produisent plus de tanins. Les graines apparaissent **jaunes**. *TT16* semble être un gène homéotique impliqué dans l'identité cellulaire des cellules de l'endothélium.



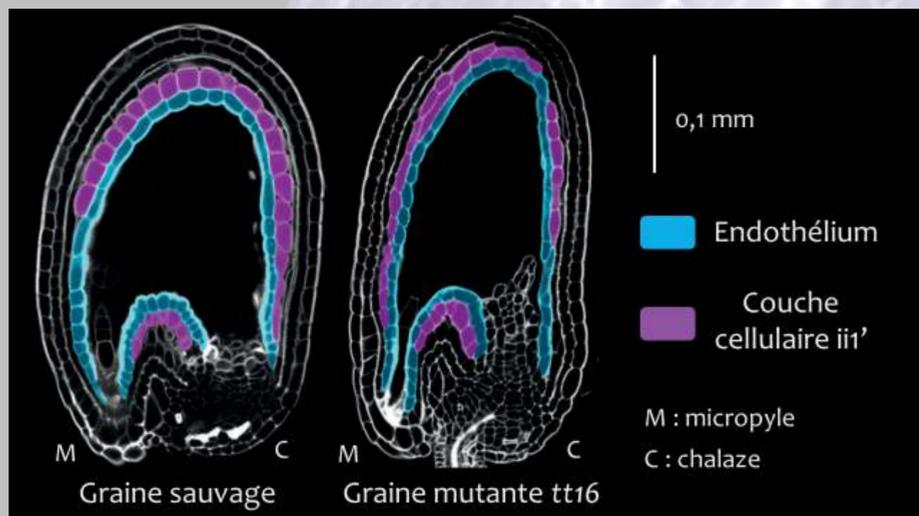
*A : L'endothélium des graines mutantes tt16 ne produit plus de tanins.
B : L'endothélium est la couche interne des téguments. © Olivier Coen*

Les tanins sont importants car ils **protègent les graines** et interviennent dans la **digestibilité des aliments**. Nous cherchons donc à savoir quels sont les facteurs qui dictent l'identité des cellules produisant des tanins dans les graines.

Étudiions le gène *TT16*

Le gène *TRANSPARENT TESTA 16* d'*Arabidopsis thaliana*, ou *TT16*, a été nommé en référence à ses mutants, qui présentent une enveloppe (ou *testa*) transparente au lieu d'être marron. L'équipe « Développement des graines » de l'INRA de Versailles cherche à savoir dans quelle mesure *TT16* orchestre le développement des téguments internes de la graine.

Pour comprendre sa fonction, nous étudions les **phénotypes** (ensemble des caractères observables) des mutants du gène. Les mutants que nous utilisons sont dits **knock-out** : les mutations bloquent la production des protéines en aval, ce qui rend le gène non fonctionnel. Comparer la morphologie de graines ayant ou n'ayant pas de gène *TT16* fonctionnel permettra de conclure sur son rôle.

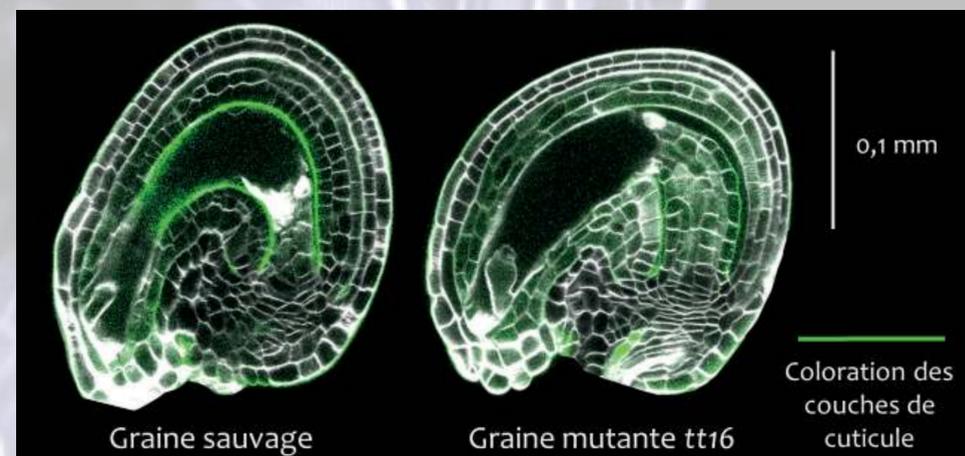


Coupes longitudinales de graines montrant les parois des cellules de graines sauvages et mutantes. © Olivier Coen

Dans les graines mutantes *TT16*, les cellules de l'endothélium et de sa couche adjacente, la couche ii1', sont moins gonflées et plus allongées que les cellules des graines sauvages (non mutantes).

Par ailleurs, le développement de la couche ii1' apparaît complètement décalé depuis la chalaze vers le micropyle dans les mutants *tt16*.

Un autre phénotype visible dans les graines des mutants *tt16* est la disparition, après la fécondation, de la **cuticule** qui sépare normalement les téguments internes de l'albumen. Les cuticules sont des couches de lipides qui recouvrent et isolent l'épiderme de nombreuses plantes. Elles permettent parfois de séparer des tissus distincts au sein d'une plante.



Coupes longitudinales de graines montrant la morphologie des cellules ainsi que les couches de cuticule (colorées ici en vert) dans les graines sauvages et mutantes *tt16*. © Olivier Coen

Outre ces phénotypes liés aux téguments, nous avons déjà montré que *TT16* était impliqué dans la dégénérescence (**mort cellulaire**) du nucelle après la fécondation de l'ovule. Nous pensons que *TT16*, en lien avec d'autres gènes, serait impliqué dans la réorganisation et le changement d'identité cellulaire des tissus entourant le sac embryonnaire, suite à la fécondation de la cellule centrale. Nos recherches nous ont amenés à étudier certaines protéines dites « **Polycomb** », qui contrôlent de façon essentielle le passage crucial de l'état d'ovule à celui de graine.