

BIOLOGIE VÉGÉTALE

Jean-Claude Laberche

Professeur des universités à l'IUT d'Amiens

3^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : © 2001 Brand X Pictures

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du

droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 1999, 2004, 2010
ISBN 978-2-10-054840-8

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.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos de la troisième édition	IX
Introduction. Qu'est-ce qu'un végétal ?	1
Chapitre 1 • Les cheminements de la connaissance en biologie végétale	3
1.1 L'acquisition des connaissances biologiques	3
1.2 Les théories de l'évolution et la biologie végétale	8
1.2.1 Le fixisme d'Aristote	8
1.2.2 Le transformisme de Lamarck et de Darwin	9
Chapitre 2 • Savoir décrire un végétal	12
2.1 La description d'une plante à cormus	13
2.1.1 La tige et l'appareil caulinaire	14
2.1.2 La feuille	20
2.1.3 La racine et l'appareil racinaire	22
2.1.4 La fleur	23
2.1.5 Les inflorescences	29
2.1.6 Les graines	31
2.1.7 Les fruits	34
2.2 Les plantes à thalle	40
2.2.1 Organisation des thalles des algues	40
2.2.2 Organisation du thalle des champignons	42
2.2.3 Organisation des lichens	43
Chapitre 3 • Comment s'appelle cette plante ? Quelle est sa parenté ? Quelle est son histoire ?	45
3.1 La classification des plantes en Europe jusqu'à Linné	45
3.2 La hiérarchie botanique et sa nomenclature	46
3.2.1 L'individu	46
3.2.2 L'espèce	46
3.2.3 Le genre	47
3.2.4 La famille	48
3.2.5 Les catégories supérieures	48
3.2.6 Le taxon	49
3.3 La nomenclature binaire de Linné	49

Table des matières

3.4 Les classifications végétales	50
3.4.1 Les classifications naturelles	51
3.4.2 Les classifications phylogénétiques	54
3.5 L'histoire des végétaux	65
Chapitre 4 • L'organisation cellulaire	69
4.1 La cellule bactérienne	71
4.2 La cellule eucaryotique végétale	74
4.2.1 Les membranes cellulaires	74
4.2.2 Le noyau	79
4.2.3 Le cytosol	83
4.2.4 Le réticulum endoplasmique et les plasmodesmes	83
4.2.5 Les ribosomes	84
4.2.6 Les organites cellulaires	85
4.2.7 La paroi cellulaire	91
Chapitre 5 • L'organisation tissulaire de la plante	95
5.1 Les méristèmes primaires	95
5.2 Les différents tissus primaires	97
5.3 Le fonctionnement des méristèmes chez les Angiospermes	99
5.3.1 Le fonctionnement du méristème caulinaire	99
5.3.2 La transformation du méristème apical en méristème floral	102
5.3.3 Le fonctionnement du méristème racinaire	103
5.4 La structure primaire des organes végétatifs	104
5.5 La structure des organes jeunes chez les Spermaphytes	105
5.5.1 La structure de la racine	106
5.5.2 La structure de la tige	107
5.5.3 La structure de la feuille	108
5.6 Les formations secondaires	110
5.6.1 Les méristèmes secondaires	110
5.6.2 Les tissus secondaires	113
5.7 Structure et importance des tissus conducteurs	116
Chapitre 6 • La reproduction	120
6.1 La méiose	121
6.1.1 La division réductionnelle	121
6.1.2 La division équationnelle	122
6.2 La formation du zygote	123
6.3 La reproduction sexuée chez les Thallophytes	124
6.3.1 La reproduction sexuée chez les algues	124
6.3.2 La reproduction sexuée chez les champignons	126
6.4 La reproduction sexuée chez les Cormophytes	132
6.4.1 La reproduction chez une Bryophyte : le polytric <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw, <i>Polytrichaceae</i>	132

6.4.2 La reproduction chez une Ptéridophyte : le polypode, <i>Polypodium vulgare</i> L., <i>Polypodiaceae</i>	134
6.4.3 La reproduction chez les Gymnospermes	136
6.4.4 La reproduction sexuée chez les Angiospermes	142
6.5 L'apomixie ou reproduction asexuée	153
6.5.1 La multiplication végétative	153
6.5.2 L'agamospermie	155
6.6 La dissémination des graines	156
Chapitre 7 • La nutrition de la plante	158
7.1 La nutrition hydrique	158
7.1.1 Les réservoirs d'eau	158
7.1.2 Les mouvements de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère	162
7.1.3 L'émission de l'eau : la transpiration	165
7.2 La nutrition minérale des plantes	173
7.2.1 La composition minérale des plantes	173
7.2.2 Les ions absorbés	175
7.2.3 L'absorption des éléments minéraux	178
7.2.4 L'utilisation de ces connaissances	180
7.3 Le cycle vital du carbone et de l'énergie	182
7.3.1 La photosynthèse	182
7.3.2 La respiration des cellules végétales	190
7.3.3 La photorespiration	199
7.4 La circulation de la sève brute et de la sève élaborée	200
7.4.1 L'ensemble transporteur : xylème et phloème	200
7.4.2 Le transport des assimilats	202
Chapitre 8 • La plante dans son milieu environnant	205
8.1 Les plantes et le rythme des saisons	205
8.1.1 Les types biologiques	205
8.1.2 La diapause et la dormance des graines	207
8.1.3 La dormance des bourgeons	210
8.1.4 Les conditions de la germination	212
8.1.5 Les conditions de mise à fleurs	215
8.1.6 La résistance des plantes à la sécheresse	219
8.2 Les plantes dans leur environnement édaphique	221
8.2.1 Les plantes nitrophiles	221
8.2.2 Les plantes calcicoles et les plantes calcifuges	221
8.2.3 Les plantes halophiles	222
8.3 Les plantes et les organismes qui les entourent	223
8.3.1 Le parasitisme	223
8.3.2 Les symbioses dans la rhizosphère	225
8.3.3 Les mycorhizes	225
8.3.4 La fixation symbiotique de l'azote	226
8.3.5 Les défenses contre les organismes pathogènes	228

Table des matières

8.4 Les plantes dans la biosphère	231
8.4.1 La biomasse et la productivité primaire	232
8.4.2 Chaînes alimentaires et pyramides écologiques	233
8.4.3 Les plantes dans le cycle du carbone	234
8.4.4 Les plantes dans le cycle de l'oxygène	236
8.4.5 Les plantes dans le cycle de l'azote	236
Chapitre 9 • L'homme et les plantes	239
9.1 Les mécanismes naturels de l'évolution chez les végétaux	239
9.1.1 Les notions de base	239
9.1.2 L'expression de la variation	241
9.1.3 Les mécanismes	243
9.1.4 Un exemple d'apparition spontanée d'une espèce nouvelle : <i>Spartina townsendii</i> Groves	247
9.2 La création de plantes cultivées	249
9.2.1 La sélection massale	251
9.2.2 L'utilisation des ressources génétiques	251
9.3 Les cultures <i>in vitro</i>	259
9.3.1 Les régulateurs de croissance	260
9.3.2 L'utilisation des cultures <i>in vitro</i>	263
Glossaire	275
Index	295

*À Sarah et Antoinette C. en hommage aux merveilleux propos
qu'elles tenaient sur les tagettes, les berclures
et autres salades à tondre de leur carreau aux Pendants.*

AVANT-PROPOS

Près de dix ans après sa parution, l'arrivée de cette troisième édition est l'occasion de compléter et poursuivre la révision entamée lors de la deuxième.

L'architecture même du livre n'a pas été modifiée afin de conserver une approche simple et facile des grandes notions de biologie végétale. Ainsi, s'écartant des traités de botanique ou de biologie végétale traditionnels, nous proposons à l'étudiant de premières années d'études supérieures, qu'il soit en licence, en IUT ou en BTS ou en classe préparatoire, d'aborder progressivement la richesse du monde végétal puis de découvrir les règles générales de la classification avant d'envisager les grandes lignes de l'organisation et de la nutrition des plantes.

À l'occasion de cette nouvelle édition ont été corrigées des maladresses qui avaient trouvé le moyen de passer au travers des mailles des différentes relectures. Mais ce fut surtout l'occasion de reprendre plusieurs chapitres qui ont été remaniés. Nous avons tenu compte, à la fois, des avancées des Sciences et des souhaits exprimés par nos collègues utilisateurs de cet ouvrage. C'est le cas, en particulier, du chapitre deux où plusieurs notions de biologie florale ont été précisées et complétées et du chapitre sept où un paragraphe traitant de la respiration végétale a été ajouté. Entre le désir de rester court et concis et les souhaits d'être le plus complet possible, il nous a fallu souvent trancher. L'avis de nos collègues français mais aussi étrangers, puisqu'au fil des ans ce livre se trouve aussi bien dans les bibliothèques africaines, américaines qu'asiatiques, a été souvent déterminant.

Cette nouvelle édition a été aussi l'occasion de retravailler complètement le glossaire en précisant le plus souvent les définitions. Le résultat final doit beaucoup à notre collègue et collaboratrice, Madame Josiane Paré, Docteur *es* Sciences de l'Université de Picardie Jules Verne, qui nous a suggéré bon nombre de modifications et compléments. Qu'elle en soit ici grandement remerciée.

Déjà initiée dans les précédentes éditions l'introduction d'encarts présentant des exemples intéressants, des anecdotes, des éléments de réflexion, est cette fois développée de manière significative. Ceci rend cet ouvrage moins austère, mais c'est surtout l'occasion pour le lecteur de remarquer que la biologie végétale n'est pas une science dispensée par des universitaires pour des universitaires, mais qu'au contraire, elle est présente dans tous les actes de la vie courante. Ces encarts permettront aussi au lecteur de réfléchir aux rôles dans notre environnement de ces organismes apparemment immobiles et d'appréhender les actions que l'Homme peut avoir sur les plantes.

Enfin, un index est introduit. Il sera, nous n'en doutons pas, apprécié des lecteurs.

Avant-propos

D'édition en édition, la mise en page change. Grâce à la compétence des éditions Dunod la présentation générale s'améliore. En effet, des schémas sont agrandis, d'autres, au contraire, diminués, des titres sont renforcés et des remarques mieux précisées. Tout ceci devrait faciliter la lecture de ce livre que nous avons voulu à la fois simple mais complet, précis mais non ésotérique.

Amiens, octobre 2009

INTRODUCTION.

QU'EST-CE QU'UN VÉGÉTAL ?

Pour répondre à cette question apparemment très simple, les étudiants de premier cycle universitaire qui abordent la biologie végétale sont parfois déconcertés.

Rapidement pourtant ils répondent qu'un végétal :

1. ce n'est pas un animal,
2. c'est un être vivant,
 - ♦ généralement chlorophyllien,
 - ♦ immobile,
 - ♦ composé de cellules, constituant des organes,
 - ♦ capable de se reproduire de différentes façons,
 - ♦ se nourrissant d'éléments minéraux simples.

Comme exemple de végétal, ils citent d'abord les plantes à fleurs, puis les arbres, enfin indistinctement les champignons, les mousses, les fougères et, beaucoup plus rarement, les algues.

C'est qu'effectivement toutes les plantes ne se ressemblent pas. Certaines comme les arbres sont très grandes, d'autres comme les algues des mares sont toutes petites. L'immense majorité arbore une couleur verte car chlorophyllienne, d'autres comme les algues peuvent être rouges, brunes, dorées ou bleues. Les champignons, quant à eux, sont généralement blanchâtres et pourtant tout notre héritage culturel nous invite à les considérer comme des plantes.

S'agit-il bien à chaque fois de plantes ?

Pour intéressant et neuf que soit ce problème pour un étudiant de premier cycle universitaire, il doit savoir que des générations de botanistes se sont penchées sur la question et ce depuis la plus haute antiquité. Il est apparu rapidement que devant la diversité du monde végétal (il y a plus de 250 000 espèces de plantes à fleurs dans le monde actuel), il fallait d'abord savoir donner un nom à chaque plante et les classer même grossièrement, afin de rassembler celles qui se ressemblent. Partant à la découverte de ce monde, l'étudiant découvrira l'organisation cellulaire du végétal avant de voir que ces cellules forment des tissus et des organes permettant à la plante de se développer et de se reproduire. Pour ces êtres généralement immobiles qui subissent continuellement les contraintes de l'environnement, les solutions adoptées pour survivre ne manquent pas d'originalité.

Introduction. Qu'est-ce qu'un végétal ?

Pour se développer le végétal doit se nourrir. Trois des grandes fonctions physiologiques seront présentées dans cet ouvrage : la nutrition hydrique, la nutrition minérale et enfin la nutrition carbonée.

Mais les plantes font partie des grands cycles écologiques. Éléments importants de l'environnement naturel, culturel et social de l'homme, les végétaux constituent aussi une grande part de sa nourriture mais aussi de sa pharmacopée. L'homme depuis les temps immémoriaux exerce son action sur les végétaux en sélectionnant des plantes qui satisfont ses ambitions.

Enfin, même si les végétaux nous semblent immuables dans leur forme et leur comportement, la vérité est qu'en réalité ils évoluent. À l'ère primaire (donc il y a plus de 500 millions d'années), les algues constituaient l'immense majorité des végétaux et si le secondaire fut le temps des conifères, ce n'est que depuis le début du tertiaire (il y a 65 millions d'années) que les plantes à fleurs sont apparues. Quelle passionnante gageure que celle de comprendre comment cela a pu se faire !

LES CHEMINEMENTS DE LA CONNAISSANCE EN BIOLOGIE VÉGÉTALE

1

À l'aube du troisième millénaire, au moment où les médias, pratiquement chaque jour, nous parlent d'organismes génétiquement modifiés (OGM), de clonages animaux (voire humains), de cultures biologiques avec des variétés anciennes, (toujours bien meilleures que les produits actuels !), on ne se rend que partiellement compte des progrès extraordinaires que la biologie a fait depuis quelques années.

Mais ces progrès sont le résultat d'une longue progression des connaissances et de la pensée biologique. Il est extraordinaire de constater que si, au fil des temps, le développement de la biologie dans notre civilisation occidentale s'est montré hésitant, les conclusions et les concepts biologiques qui s'en dégagent ont été le point de départ de réflexions philosophiques. L'œuvre de la plupart des grands philosophes témoigne de leur vif intérêt pour les disciplines biologiques.

Même si actuellement, après un cheminement commun, biologie et philosophie évoluent de manière indépendante, ceci ne veut pas dire, heureusement qu'elles s'ignorent. Il existe un parallèle entre des aspects de la biologie et les systèmes philosophiques.

C'est ce que nous découvrirons dans les paragraphes suivants.

1.1 L'ACQUISITION DES CONNAISSANCES BIOLOGIQUES

Le mot « biologie » a tout juste deux cents ans. Il a été utilisé la première fois peut-être par Roose en 1797, certainement par Lamarck en 1802. L'étude de la vie avait, cependant, fait l'objet d'observations et d'écrits depuis de nombreux siècles. Les données les plus anciennes que l'on puisse retrouver dans les premières civilisations de notre monde sont liées à l'utilisation des plantes par l'homme pour assurer sa subsistance par la cueillette, mais aussi comme moyen de défense contre les maladies (les « simples »). Ultérieurement, l'homme développera la culture et l'élevage. Mais dans notre monde occidental, c'est à la Grèce que l'on doit les premiers traités d'observations et de réflexions sur la vie.

La biologie a plus de 3 000 ans

Déjà à une période très reculée (plus de trois millénaires avant notre ère), il est sûr que les Chinois avaient des connaissances importantes en biologie, particulièrement sur l'élevage du ver à soie. De même de nombreux animaux étaient domestiqués et tout un cortège de plantes étaient reconnues pour leurs propriétés thérapeutiques. Les Indiens aussi, depuis des temps immémoriaux maîtrisaient les animaux domestiques. Plus près de nous les Mésopotamiens avec les jardins suspendus de Babylone connaissaient bien l'agronomie et des terres cuites qui nous sont parvenues montrent qu'ils pratiquaient les dissections animales. Les apports égyptiens sont beaucoup plus limités, ce qui paraît toujours très surprenant. Apparemment, ils avaient des connaissances dans l'anatomie humaine, mais n'étaient guère portés vers l'étude des animaux et encore moins des végétaux.

L'Empire romain, quant à lui, ne nous pas légué grand-chose dans ce domaine. De l'Antiquité au XVIII^e siècle, les progrès sont particulièrement lents. L'impossibilité par notre œil de voir l'infiniment petit en est techniquement la cause. L'invention du microscope par Hooke en 1655 lève ce handicap. Les sciences de la vie deviennent expérimentales. Simultanément se précisent les grandes réflexions concernant l'évolution. La formulation de la théorie cellulaire fait de la cellule l'unité de la vie. De nos jours les perfectionnements des microscopes, ainsi que la biochimie repoussent cette unité à l'échelle moléculaire. Dans le cadre de cet ouvrage, il ne saurait être question de présenter toute l'histoire de la biologie (les 3 tomes de *L'Histoire du développement de la biologie* de Hendrick C.D. De Wit aux Éditions polytechniques et universitaires romandes, n'y suffisent déjà pas). Seuls quelques points de repères seront donnés.

Plutôt qu'un long discours, sont réunis dans les tableaux 1a, 1b et 1c quelques grands noms de la biologie. Certains, plus médecins ou plus observateurs du monde animal que botanistes sont présentés en caractères typographiques plus petits.

Dans ces tableaux, dans lesquels beaucoup d'autres lignes auraient pu être rajoutées et qui essaient, seulement, de résumer la suite des découvertes en biologie depuis 2 500 ans, il est surprenant de voir que des notions aussi simples, aussi évidentes, pour nous tous, que la sexualité des plantes, ont à peine 250 ans, que la théorie de la génération spontanée n'a été abandonnée que grâce à Pasteur voici tout juste un peu plus d'un siècle. Rien d'étonnant alors que des concepts soient encore en discussion. La nutrition minérale, donc l'autotrophie des plantes n'est pas admise encore par tous. Quelques (rares) partisans de la culture biologique pensent que les plantes se nourrissent en partie de substances prélevées dans l'humus du sol. Ils reviennent en cela, aux idées d'Aristote. Pourtant depuis Bernard de Palissy, Lavoisier, Boussingault et Gautheret, on a tout lieu de penser que ce sont bien des ions minéraux prélevés dans le sol, qui servent d'aliments aux plantes. Pourtant, elles peuvent aussi absorber des molécules organiques produites par les champignons qui entourent l'extrémité des racines (dans les mycorhizes) et qu'elles sont incapables de synthétiser. Dans ce cas, peut-on vraiment dire que les végétaux sont autotrophes ?

Buffon, le transformiste, dans ses écrits s'opposait à Linné, le fixiste. Mais c'était surtout à sa nomenclature binaire qu'il s'en prenait. Pour lui la nature n'a pas rangé les plantes par tas. Beaucoup plus récemment Gorenflot, dans ses cours et ses écrits,

1.1 • L'acquisition des connaissances biologiques

Tableau 1.1a – Quelques grandes étapes des découvertes en biologie jusqu'à la fin du Moyen Âge.

Grands concepts		Dates	Ouvrages principaux	Acquisition des connaissances	Idées philosophiques
GRÈCE ANTIQUE					
	Hippocrate	459-377 av. J.-C.	<i>Corpus hippocratique</i>	Anatomie, physiologie, médecine	Les êtres vivants sont soumis à des lois immuables
Genre Espèce Créationnisme	Aristote	384-342 av. J.-C.	<i>Histoire des animaux</i> <i>De la génération des animaux,</i> <i>De l'âme.</i> <i>Traité de botanique</i> (perdu)	Classifications animales et végétales. Notions de genre et d'espèce. Les plantes se nourrissent de substances toutes élaborées qu'elles prélèvent dans l'humus du sol.	La vie est un principe immatériel animant la matière et la nature par une intelligence en vue d'un but suprême. Cette conception a influencé l'Eglise durant des siècles.
Classification	Théophraste	370-285 av. J.-C.	Deux traités de botanique	Classifications	Génération spontanée
	Galien	131-201	Grand nombre d'ouvrages médicaux	Décrit de nombreux organes observés lors de dissections. Il voit une communication entre les 2 ventricules cardiaques, seule possibilité pour lui d'expliquer la circulation sanguine	Partisan de la finalité absolue des choses. Déiste
L'EMPIRE ROMAIN					
	Pline l'Ancien	23-29	<i>Historia Naturalis</i> (37 volumes)	Compilation de données provenant des auteurs grecs	
MOYEN ÂGE (de 500 à 1453)					
	Albert le Grand	1193-1270	<i>Summa de creaturis</i>	Observations chez les animaux	Fixisme
	Frédéric II de Sicile	1272-1337	<i>De Arte venandi cum avibus</i>	Observations chez les oiseaux. Dissection humaine	
	Ibn-al-Nafis	1210-1288		Circulation pulmonaire chez l'homme	

dit qu'il ne faut pas chercher à mettre la nature dans des petites boîtes. Effectivement, rien n'est jamais absolu, rien n'est jamais conforme au modèle décrit et quand on aborde la biologie, il faut comme dans toutes les sciences savoir être observateur et ne pas essayer, coûte que coûte, de faire coïncider théorie préétablie et observation des faits. En cela, nous ne faisons que suivre les enseignements de Descartes. Certainement parce qu'elle aborde le problème de la vie, plus que toute autre science, la biologie, aussi bien végétale qu'animale a servi de terreau à de nombreuses réflexions philosophiques particulièrement sur l'apparition et l'évolution des organismes sur la terre. Cette question fut l'objet de discussions homériques à l'Académie des Sciences de Paris au XIX^e siècle. Avec plus de calme et de tolérance, elle sera très rapidement résumée dans le paragraphe suivant.

Chapitre 1 • Les cheminements de la connaissance en biologie végétale

Tableau 1.1b – Quelques grandes étapes des découvertes en biologie jusqu'à la fin du XVIII^e siècle.

Grands concepts		Dates	Ouvrages principaux	Acquisition des connaissances	Idées philosophiques
LA RENAISSANCE (1453-1600)					
	Léonard de Vinci	1452-1519	Nombreux dessins	Physiologie humaine	
Nutrition minérale des plantes	Bernard de Palissy	1510-1589		Les plantes se nourrissent de sels.	
Mycologie	Charles de l'Écluse	1526-1609	<i>Fungorum Historia</i>	Agronomie	Tolérance et indulgence
Taxonomie	Cesalpino	1519-1603	<i>De plantis libri XVI</i>	Introduction à la physiologie végétale	Primauté de la forme sur la fonction
XVIII ^e SIÈCLE					
Observations et expériences	Francis Bacon	1561-1626	<i>Novum organum</i>	Classification basée sur la distinction des facultés	La connaissance scientifique permet de connaître la cause des faits
Règles de la recherche scientifique	Descartes	1596-1650	<i>Discours de la Méthode</i>	Loi de l'optique, physiologie	N'admettre dans les sciences que la raison
La cellule	Hooke	1635-1703	<i>Micrographia</i>	Observation de cellules	
Les tissus végétaux	Grew	1641-1712	<i>Anatomia Plantarum</i>	Les tissus végétaux	
Pas de génération spontanée	Redi	1626-1697	Expériences sur la génération des insectes	Description du parasitisme animal	Conception de la continuité vitale
LE SIÈCLE DES LUMIÈRES					
Classification binaire	Linné	1707-1778	<i>Systema naturae Fundamenta botanica</i>	Classification binaire chez les végétaux et les animaux	Fixiste Admet un transformisme restreint
Classification naturelle	Buffon	1707-1788	<i>Histoire naturelle</i> (44 volumes)	Description du monde vivant	Transformiste
Biologie expérimentale	Réaumur	1683-1757	<i>Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes</i>	Connaissance des insectes Physio. animale	Rejet de la tradition biblique du créationnisme
Sexualité des plantes	Camerianus	1665-1721	<i>De seu plantarum epistola</i>	La sexualité des plantes	
Transpiration végétale	Hales	1677-1761	<i>Vegetable statics</i>	La plante et l'eau	
Composition minérale	Lavoisier	1743-1794		Respiration Composition des végétaux	Transformiste

D'autres très nombreuses questions ont passionné les biologistes. La génération spontanée, l'épigénisme (préformation des êtres dans l'œuf) n'en sont que quelques exemples. Le lecteur intéressé par tous ces problèmes pourra utilement consulter *L'Histoire du développement de la biologie* de H.C.D. de Wit déjà cité, ainsi que les petits ouvrages de Denis Bucan : *Évolution de la pensée biologique*, *L'évolution aujourd'hui* (Fondamentaux Hachette), *Histoire de la Biologie* (128 Nathan Université).

1.1 • L'acquisition des connaissances biologiques

Tableau 1.1c – Quelques grandes étapes des découvertes en biologie du XIX^e siècle jusqu'à nos jours.

Grands concepts		Dates	Ouvrages principaux	Acquisition des connaissances	Idées philosophiques
XIX ^e SIÈCLE					
Respiration	Priestley	1733-1804		Dégagement d'oxygène	
Première théorie de l'évolution	Lamarck	1744-1829	<i>La flore française</i>	Zoologie, connaissance des Invertébrés	Transformisme Hérédité des caractères acquis
Anatomie comparée	Cuvier	1769-1832	Règne animal	Paléontologie	Fixisme
Tératologie	Geoffroy Saint-Hilaire	1772-1844	<i>Philosophie anatomique</i>	Connaissance des mammifères	Transformisme
Théorie cellulaire	Schleiden	1804-1881	<i>Beitrag zur Phyto-genesis</i>	La plante est un agrégat de cellules	La vie ne peut venir que de la vie
Mitose	Strasburger	1844-1912	<i>Zellbildung und Zellheilung</i>	La mitose	Transformisme
Fécondation	Thuret	1817-1875		Fécondation chez le Fucus	
Nutrition	Boussingault	1802-1887		Rôle de l'azote	
Génétique	Mendel	1822-1884	<i>Versuche über Pflanzenhybriden</i>	Les lois de la génétique	
Seconde théorie de l'évolution	Darwin	1809-1882	<i>The origins of species</i>	Influence de la sélection naturelle	Théorie de l'évolution
Microbiologie	Pasteur	1822-1895		Fermentations, microbiologie	
Biochimie	von Liebig	1803-1873	<i>Nouvelles lettres sur la chimie</i>	Énergétique biologique	
Continuité du plasma germinatif	Weismann	1834-1914	<i>Über germinal Selektion</i>	Relation entre hérédité et sélection	
XX ^e SIÈCLE					
Dégradation des glucides	Krebs 1900-1981	Prix Nobel 1953		Cycle de Krebs	
Cultures <i>in vitro</i>	Gautheret	1910-1996		Cultures cellulaires	
Structure de l'ADN	Watson et Cricks	Prix Nobel 1962		Forme hélicoïdale de l'ADN	
Synthèse protéique	Monod, Jacob et Lwoff	Prix Nobel 1965		Synthèse protéique	
Chimiosmose mitochondriale	Mitchell 1920-1992	Prix Nobel 1978		Protons et synthèse ATP	
Aquaporines	Agre Né en 1949	Prix Nobel 1992		Canaux hydriques	
Fonctionnement ATP-synthase	Boyer, Wolker et Skou	Prix Nobel 1997		Moteur moléculaire	

1.2 LES THÉORIES DE L'ÉVOLUTION ET LA BIOLOGIE VÉGÉTALE

La pensée biologique trouve ses racines dans l'antiquité grecque et romaine d'où germèrent les prémices des idées développées encore aujourd'hui. Après la traversée du désert que représente le Moyen Âge, la pensée biologique a fait l'objet de réflexions passionnées dès la Renaissance mais elle s'est véritablement épanouie au cours des XVII^e et XIX^e siècles. Loin d'être terminée, cette réflexion sur l'origine et l'évolution des êtres vivants se prolonge actuellement, enrichie qu'elle est de tous les progrès apportés par la biologie moléculaire ou le génie génétique.

La grande question, qui a traversé les siècles, concerne le **fixisme**¹ ou le **transformisme** des espèces. Il est arbitraire de séparer l'étude de l'une de l'autre, tant elles sont imbriquées. Parfois même, chez les plus farouches partisans d'une théorie, on peut trouver des arguments que ne renieraient certainement pas les partisans de l'autre. Pourtant par commodité elles seront étudiées successivement.

1.2.1 Le fixisme d'Aristote

Il est habituel de présenter l'origine du fixisme dans la pensée d'Aristote. Grand admirateur des êtres vivants car « en toutes les parties de la nature, il y a des merveilles », il met l'homme au-dessus de tout. Pour lui, c'est le seul être vivant qui réaliserait toutes les intentions de la nature. Les animaux et les végétaux ne seraient, alors, que des ensembles inachevés, incomplets. De ces observations, il soutenait l'immobilité des êtres vivants, d'où le nom de **fixisme** donné à sa théorie. Ces notions furent développées par Galien (131-201 après J.-C.) qui était persuadé que la structure de chaque animal, de chaque plante portait la marque d'un être suprême doué d'une intelligence et d'une sagesse surnaturelles. Pour Galien, cet être est Dieu, d'où le nom de **déisme** donné à sa pensée. Rien d'étonnant que durant des siècles, l'Église ait fait de Galien un pilier de sa doctrine. Pourtant Galien s'oppose à la genèse biblique de la vie qui consiste en la création d'un être vivant à partir de matière morte. Pour lui, tous les êtres proviennent de germes vivants qui ont grandi (théorie de l'**épigenèse**). Il serait faux de croire qu'Aristote ainsi que Galien aient pu penser que les êtres vivants fussent toujours immuables. Ainsi quand le premier affirmait que les organismes faibles disparaissaient, il s'agissait d'une assertion qui rappelle la sélection naturelle que Darwin postulera plus de 2 000 ans plus tard.

Cette théorie du fixisme a trouvé, plusieurs siècles après, son plus célèbre représentant en Linné (1707-1778) pour qui « il y a autant d'espèces diverses que de formes diverses, créées au commencement, par l'être infini » (*Species tot sunt diverseae quot diverseas formas ab initio creavit infinitum ens*), pourtant il dit aussi « (qu'il) a longtemps nourri le soupçon, (qu'il) n'ose présenter comme hypothèse, que toutes les espèces d'un même genre n'ont constitué à l'origine qu'une même espèce qui s'est

1. Les mots en gras sont expliqués dans le glossaire (pages 275 à 294).

diversifiée par voie d'hybridation ». Il ouvrait une petite porte au transformisme, comme l'avaient déjà fait avant lui, Léonard de Vinci ou Bernard de Palissy.

1.2.2 Le transformisme de Lamarck et de Darwin

Avec Linné, on se trouve déjà dans le XVIII^e siècle qui voit l'abandon progressif du fixisme au profit du transformisme. C'est dans l'observation du monde animal que les différents auteurs tireront le plus souvent leurs exemples. C'est à Lamarck (1744-1829) que l'on doit la première théorie du transformisme. Elle est basée sur deux mécanismes très précis.

1. L'emploi d'un organe chez un animal le développe ; son défaut d'utilisation au contraire l'affaiblit, voire le supprime.
2. Les changements acquis par le corps des êtres vivants peuvent se transmettre à leur descendance : il s'agit de la loi de l'hérédité des caractères acquis.

Le lamarckisme

À l'appui de sa théorie, Lamarck apportait un certain nombre d'arguments qui pouvaient et peuvent emporter, encore, l'adhésion de profanes. La girafe, par exemple, vit dans des milieux arides, sans herbage, ce qui l'oblige à brouter le feuillage des arbres. Il en serait résulté pour Lamarck, un allongement des pattes mais aussi du cou. À l'inverse, la taupe vivant dans le sol, donc à l'obscurité n'a pas besoin d'yeux pour y voir. Tout naturellement ils s'atrophient.

Bien évidemment, une telle théorie ne pouvait que susciter des controverses. Ce fut le cas de Cuvier (1769-1832), fondateur de la paléontologie et de l'anatomie comparée, et en même temps le plus célèbre représentant du fixisme avec Linné. Il comparait le transformisme de Lamarck à « des palais enchantés de vieux romans ».

En 1859, soit juste 50 ans après la publication de la théorie de Lamarck, paraissait *l'Origine des Espèces* de Charles Darwin (1809-1882). Ce livre devait imposer le **darwinisme** parmi les scientifiques mais aussi dans l'opinion publique mondiale. Pour Darwin, les populations naturelles qu'elles soient animales ou végétales, se transforment. Ces transformations s'effectuent sous l'action de la **sélection naturelle**. Cette théorie de la lutte pour l'existence (**évolutionnisme**), impose qu'en un lieu donné, seul l'individu le mieux adapté puisse survivre. La sélection naturelle au sein d'une même espèce ou entre des espèces différentes est seule responsable de toutes les adaptations naturelles.

Le darwinisme fut amendé plusieurs fois. Ainsi, dès le tout début du XX^e siècle, Auguste Weismann (1834-1914) signe l'acte de naissance du **néo-darwinisme** en s'attaquant à l'hérédité de l'acquis, puis il fut modifié une seconde fois à partir de 1950, particulièrement après la découverte de la structure de l'acide désoxyribonucléique (ADN) par les Américains Watson et Crick. Ceci a permis l'émergence de la théorie synthétique de l'**évolution**. L'évolution y est décrite comme un processus lent et graduel d'accumulation de petites modifications génétiques, conduisant à l'apparition d'**espèces** nouvelles, uniquement sous le contrôle exercé par la sélection naturelle.

La théorie synthétique, avec son principe de **mutation**-sélection, est devenue la position dominante de la communauté scientifique internationale. Aujourd'hui, l'évolution n'est plus envisagée comme la transformation d'individus isolés mais comme celle de groupements d'individus de même espèce, c'est-à-dire des populations. Mais le principe de base est le même : elle explique l'évolution par l'action de la sélection naturelle sur des populations.

Elle peut être résumée par trois idées essentielles :

1. l'évolution est le fruit d'une modification progressive et continue des êtres vivants au cours des générations ;
2. la reproduction implique une hérédité : le matériel héréditaire (les gènes) subit, au niveau moléculaire, des modifications par mutations, aboutissant ainsi à une grande diversité ;
3. le mécanisme central est la sélection naturelle qui opère au niveau des populations en sélectionnant les individus les mieux adaptés à leur environnement.

Une population évolue quand la fréquence d'un gène (ou plusieurs gènes) change. Des caractères ayant acquis une valeur adaptative nouvelle généralement en raison de changements du milieu, se répandent chez certaines espèces. Les individus porteurs de ces caractères sont favorisés dans le nouveau milieu ; ils constituent alors rapidement une grande partie de la population ou même toute la population de l'espèce. Les caractères qui se répandent correspondent à des allèles existant auparavant « silencieusement » au sein de l'espèce. Lorsque l'ensemble des individus qui constituent une espèce forme plusieurs populations isolées, chacune de ces populations peut acquérir des caractères particuliers et donner naissance à des variétés différentes au sein de la même espèce. Si ces variations sont, par la suite, dans l'impossibilité de se croiser, elles divergent de plus en plus et finalement sont inter-stériles : elles constituent alors des espèces distinctes.

Cette théorie synthétique de l'évolution s'est imposée progressivement, malgré quelques combats d'arrière-garde jusqu'aux environs des années 1960 en France. Elle permet de comprendre la microévolution, comme l'apparition d'une espèce nouvelle, dans un milieu naturel. L'expérimentation permet, en effet, de créer des espèces nouvelles en suivant, pas à pas, les mécanismes présentés par Darwin. Mais, elle est moins à l'aise pour expliquer la macroévolution comme le passage de la vie aquatique à la vie terrestre, l'apparition des **Gymnospermes**, des **Angiospermes**, etc. Les exemples manquent et l'expérimentation est impossible. Malgré ce handicap, le **darwinisme** reste à ce jour, la théorie de l'évolution, permettant de comprendre le mieux la diversité des espèces animales et végétales sur la Terre. L'homme utilise à son profit les mécanismes décrits par Darwin pour créer de nouvelles espèces végétales. Des exemples seront présentés et détaillés dans le chapitre 9 intitulé « L'homme et les plantes ».

Résumé

La biologie actuelle est le résultat d'une longue série d'observations qui dans notre monde occidental a commencé en Grèce dès Aristote. Après la période bien obscure du Moyen Âge, c'est l'utilisation des premiers microscopes qui a permis de reconnaître les cellules puis les tissus constituant les végétaux. Les grandes fonctions physiologiques datent du XIX^e siècle et la biologie moléculaire de la seconde moitié du XX^e. Parce qu'elle touche à la vie, la biologie fut longtemps indissociable de la philosophie. Longtemps sous l'influence de l'Église, le fixisme et le déisme constituèrent la doctrine officielle. C'est à Darwin que l'on doit la théorie de l'évolution basée sur l'importance de la sélection naturelle. Elle permet de comprendre la microévolution, comme l'apparition d'une espèce nouvelle, dans un milieu naturel. Mais, elle est moins à l'aise pour expliquer la macroévolution comme le passage de la vie aquatique à la vie terrestre, l'apparition des Gymnospermes, des Angiospermes, etc. L'homme, et particulièrement le biologiste végétal, utilise les différentes séquences décrites par Darwin pour créer des espèces voire des genres nouveaux.

2

SAVOIR DÉCRIRE UN VÉGÉTAL

La biologie étant par essence même, d'abord une science d'observation, il faut savoir reconnaître les différentes parties qui composent les plantes, puis les nommer correctement. Il est donc indispensable d'utiliser un vocabulaire commun à tous. C'est le but de ce chapitre.

Intuitivement, quand on parle d'un végétal, on pense aux plantes ayant des tiges, des feuilles et des racines. Les biologistes les appellent les **Cormophytes**. Elles possèdent un ensemble de tiges feuillées pourvues ou non de racines, le **cormus**. Elles représentent, à elles seules, plus de 70 % des végétaux qui se développent sur la terre. La pâquerette, le géranium, les mousses sont des Cormophytes.

Mais nous connaissons tous d'autres végétaux n'ayant pas de tige, de feuille et de racine comme les champignons et les algues. L'agaric champêtre (fig. 2.1) et la laminaire (fig. 2.2) sont des **Thallophytes** car l'appareil végétatif est un **thalle**.

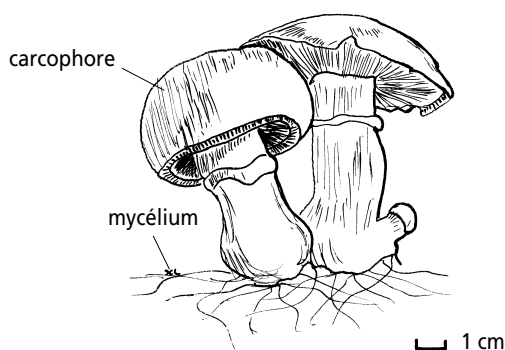


Figure 2.1 - L'agaric champêtre est beaucoup plus connu sous sa dénomination commerciale de « Champignon de Paris » en référence à sa culture dans les anciennes carrières souterraines de Paris.

Certaines définitions qui émergeront de l'observation des Cormophytes, seront tout à fait valables pour les Thallophytes. D'autres ne le seront manifestement pas. Ceci permettra d'appréhender la diversité d'organisation, de forme et de fonctionnement du monde végétal.

2.1 • La description d'une plante à cormus

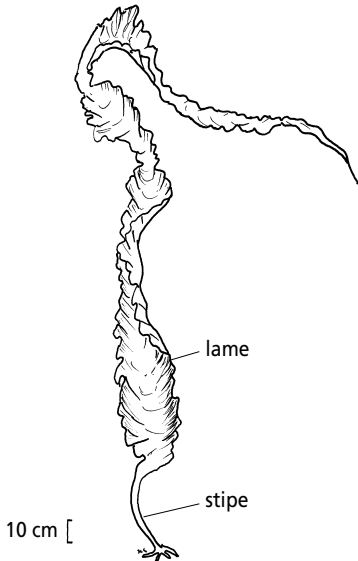


Figure 2.2 - La laminaire est une grande algue de nos côtes.

2.1 LA DESCRIPTION D'UNE PLANTE À CORMUS

Le trèfle blanc est une petite plante très commune des prairies. Couvrant le sol, il est facilement identifiable par ses feuilles caractéristiques en trois parties, ses tiges rampantes sur le sol et ses petites fleurs blanches irrégulières regroupées en boules. **Tige, feuille, racine, fleurs** sont des termes connus de tous, facilement reconnaissables chez les végétaux et participant à l'organisation générale des plantes (fig. 2.3).

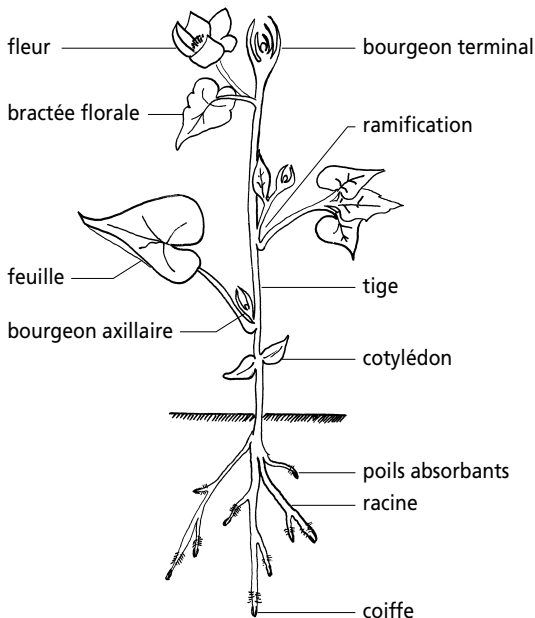
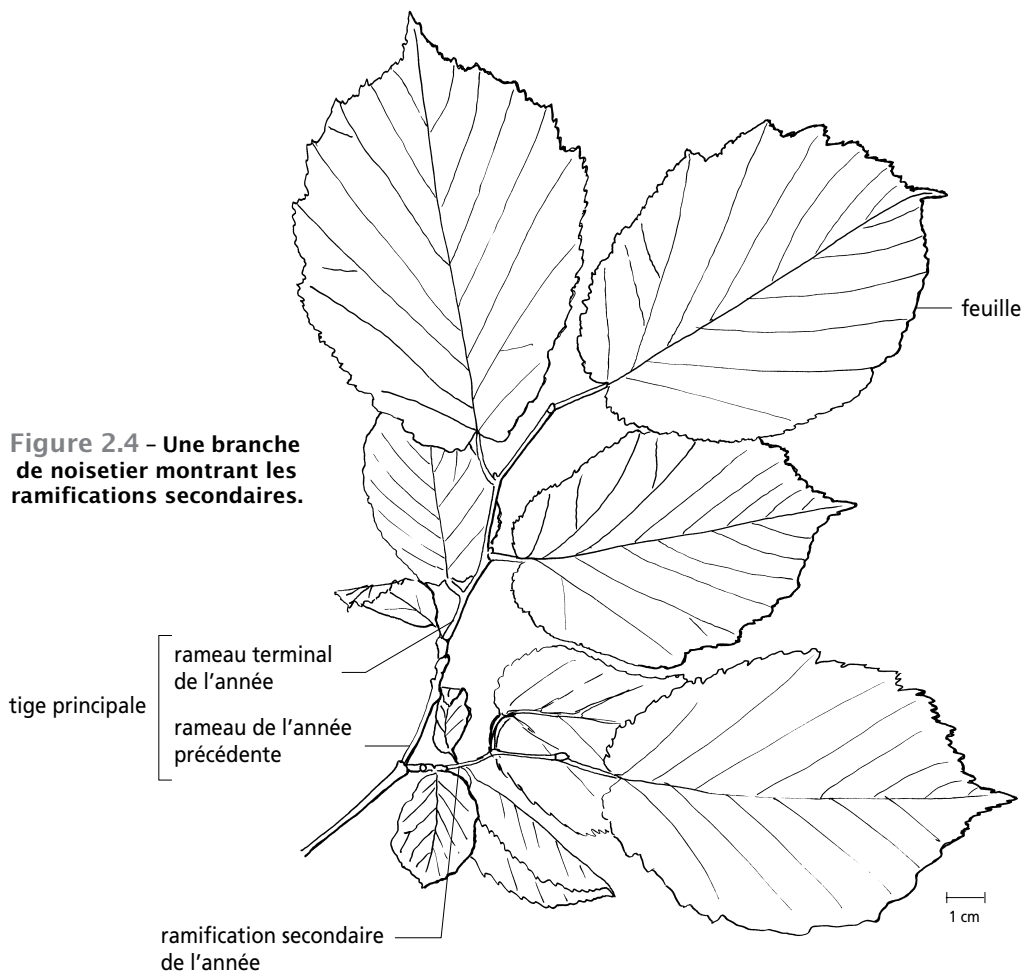


Figure 2.3 - Organisation schématique d'une plante à fleurs.

2.1.1 La tige et l'appareil caulinair

Avec les feuilles, les tiges sont les organes que l'on observe le plus facilement chez les plantes. Chez le trèfle blanc, certaines **tiges** sont dressées, d'autres sont rampantes mais dans tous les cas, il s'agit d'organes allongés portant les feuilles et les fleurs. La tige est tendre et fragile. On la dit **herbacée**. Elle est annuelle, car elle ne vit qu'un an, même si la plante survit par sa souche enterrée. Les branches et les **rameaux** que l'on distingue chez les arbres et les arbustes sont également des tiges. Ce sont des **ramifications**. Elles sont **ligneuses** lorsqu'elles sont dures et solides. Elles sont vivaces, car vivent des années durant, voire des siècles dans le cas des arbres. Le tronc est une tige ligneuse de grande taille. C'est la tige principale. Une branche d'arbre est également une tige ligneuse mais c'est une **ramification** secondaire (fig. 2.4). À l'inverse des troncs, certaines tiges peuvent être très courtes, la plante est alors dite **acaule** et les feuilles forment un bouquet qui semble émerger du sol. C'est le cas des plantes en rosettes comme les pissenlits ou les plantains.



2.1 • La description d'une plante à cormus

Bien évidemment, on trouve dans le monde végétal de très nombreux autres types de tiges.

- Les **stolons** (de *stolo* = rejeton) qui sont des tiges rampantes non souterraines à feuilles réduites et produisant à leur extrémité une tige à feuilles développées, semblable à celle dont elle est issue. Le fraisier est une plante acaule formant une rosette de feuilles : il émet des stolons avec de petites rosettes à leur extrémité qui donnent de nouvelles plantes (fig. 2.5). Une variante du stolon, le **tubercule**, est bien connue. Chez la pomme de terre (fig. 2.6), c'est la partie terminale du stolon enterré qui se développe et se charge de réserves.

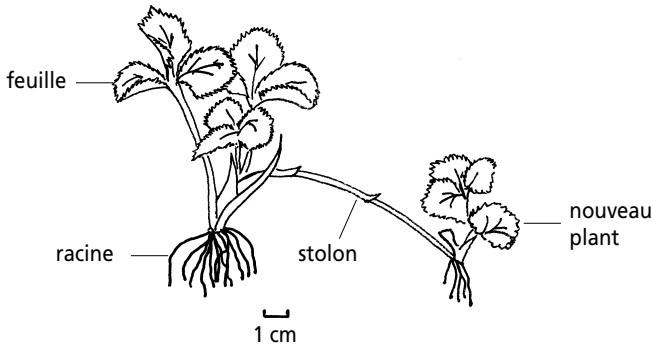
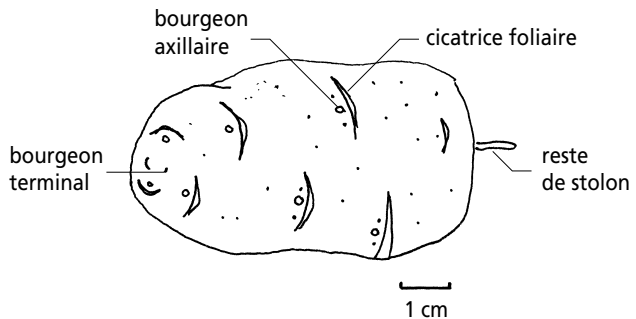


Figure 2.5 - Le stolon de fraisier est une tige aérienne courant sur le sol.

Figure 2.6 - Le tubercule de pomme de terre est une tige souterraine, renflée qui accumule des réserves à son extrémité.



- Le **rhizome** (de *rhizoma* = racine), qui, malgré son nom, ne doit pas être confondu avec une racine. C'est une tige puisqu'il porte des feuilles (certes réduites à l'état d'écaillés et non fonctionnelles) et des bourgeons. Le rhizome du sceau de Salomon (fig. 2.7) est épais, charnu. C'est un organe qui contient des réserves utilisées par la plante pour sa croissance printanière.
- Les **bulbes** (de *bulbos* = bulbe) sont des ensembles souterrains constitués d'une tige très courte (le plateau) et de feuilles charnues bourrées de substances de réserve et accolées les unes contre les autres (fig. 2.8). Ce sont les oignons de tulipe, de lis, d'échalote du langage familier.

Connaissez-vous les usages de la pomme de terre ?

Première culture vivrière non céréalière au monde, la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L., *Solanaceae*) se situe au quatrième rang de l'ensemble des cultures vivrières derrière le maïs, le blé et le riz. Poussant dans tous les types de sols, exception faite des sols salés et alcalins, elle s'acclimate facilement ce qui fait qu'elle est présente dans plus d'une centaine de pays, qu'ils soient tempérés, subtropicaux et tropicaux.

Une fois récoltée, la pomme de terre peut être utilisée de diverses manières. D'après les chiffres de la FAO (données 2008), plus des deux tiers des 320 millions de tonnes de pommes de terre produites en 2005 ont été réservés à un usage alimentaire. En fait, moins de la moitié des tubercules produits dans le monde sont consommés frais. Le reste est transformé en produits dérivés ou en fécule destinée à l'industrie ou bien réutilisé sous forme de plants pour la prochaine saison agricole.

Les usages alimentaires

Depuis quelques années, la consommation mondiale a changé. Les tubercules sont de plus en plus consommés, non plus frais mais sous forme de produits transformés : ainsi, les produits surgelés dépassent les 11 millions de tonnes par an. Les propriétés liantes de la fécule de pomme de terre, une poudre fine au goût neutre et à la texture excellente, sont supérieures à celles de l'amidon de blé et de maïs et permettent d'élaborer des produits plus goûteux. Elle est utilisée ainsi pour épaissir sauces et ragoûts, et comme agent liant pour les gâteaux, pâtes, biscuits et crèmes glacées. Enfin, en Europe de l'Est et en Scandinavie, les pommes de terre sont utilisées dans l'alimentation animale ou broyées puis soumises à un traitement thermique pour convertir la fécule en sucres, qui après fermentation est distillée afin de produire des boissons alcoolisées, comme la vodka et l'aquavit.

Usages non alimentaires

La fécule de pomme de terre est aussi utilisée par les industries pharmaceutiques, textiles ou du bois et les papeteries comme adhésif, liant, apprêt et mastic, ainsi que par les compagnies qui perforent les puits pétroliers pour laver les puits. C'est un substitut cent pour cent biodégradable des polystyrènes et autres matières plastiques servant par exemple à fabriquer les assiettes, les couverts jetables et les sacs.

D'après Cécile Cassier, « Préserver la pomme de terre pour nourrir la planète », *Univers-nature* du 30-12-2008.

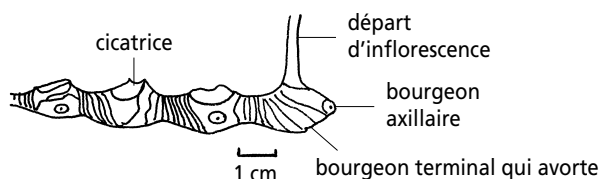


Figure 2.7 – Rhizome du sceau de Salomon.

C'est une tige charnue, portant des feuilles écailleuses. Elle se ramifie et ses bourgeons axillaires sont à l'origine des feuilles et des fleurs aériennes.

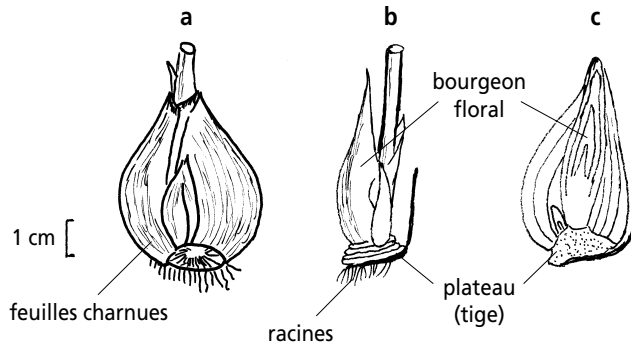


Figure 2.8 - Le bulbe de tulipe.

a, aspect général ; b, les feuilles charnues ont été enlevées permettant de voir le plateau et le bourgeon floral central ; c, coupe longitudinale.

Les tiges s'allongent et se ramifient. Deux variantes sont observables.

1. La ramification **monopodiale** quand le bourgeon terminal de la tige principale reste fonctionnel d'une année sur l'autre. La tige principale et les ramifications sont donc constituées d'unités annuelles résultant de l'activité périodique d'un seul et vrai bourgeon terminal (fig. 2.9).

Du plus grand au plus petit

L'arbre le plus haut du monde est un séquoia « toujours vert » (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., *Cupressaceae*) qui culmine à 111 mètres et qui pousse dans le Redwood National Park de Californie aux États-Unis. L'arbre le plus haut de France, à une hauteur plus modeste : 50 mètres seulement. C'est le sapin « Président » (*Abies alba* Mill., *Pinaceae*) de la forêt de Russey dans le Doubs. Il détient ce record depuis qu'un arbre de 55 mètres de haut situé lui aussi dans la forêt de Russey a été abattu par la tempête de décembre 1999.

À l'inverse, le saule herbacé (*Salix herbacea* L., *Salicaceae*) est un saule des régions arctiques et montagnardes. Il pousse dans les prairies d'altitude, principalement à l'étage alpin aussi bien dans les Alpes que dans les Pyrénées. Cet arbre est réduit à sa plus simple expression, deux feuilles et quelques fruits au milieu. Cette espèce d'arbre a une hauteur généralement comprise entre 0,5 et 5 centimètres. Il s'agit néanmoins d'un arbre car l'espèce produit du xylème secondaire (voir chapitre 5.6).

Mais l'arbre le plus haut du monde, n'est pas (et de loin !) le plus âgé. Le plus vieil arbre actuellement vivant est un pin Bristlecone (*Pinus longaeva* D.K. Bailey, *Pinaceae*) baptisé Mathusalem et situé à 3 050 mètres d'altitude dans les *White Mountains* en Californie. Son âge a été déterminé en 2008 précisément à 4 773 ans par dendrochronologie.

En France, le record de longévité (2 500 ans) appartient au chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ehrh., *Fagaceae*) ou aux châtaigniers (*Castanea sativa* Mill., *Fagaceae*).

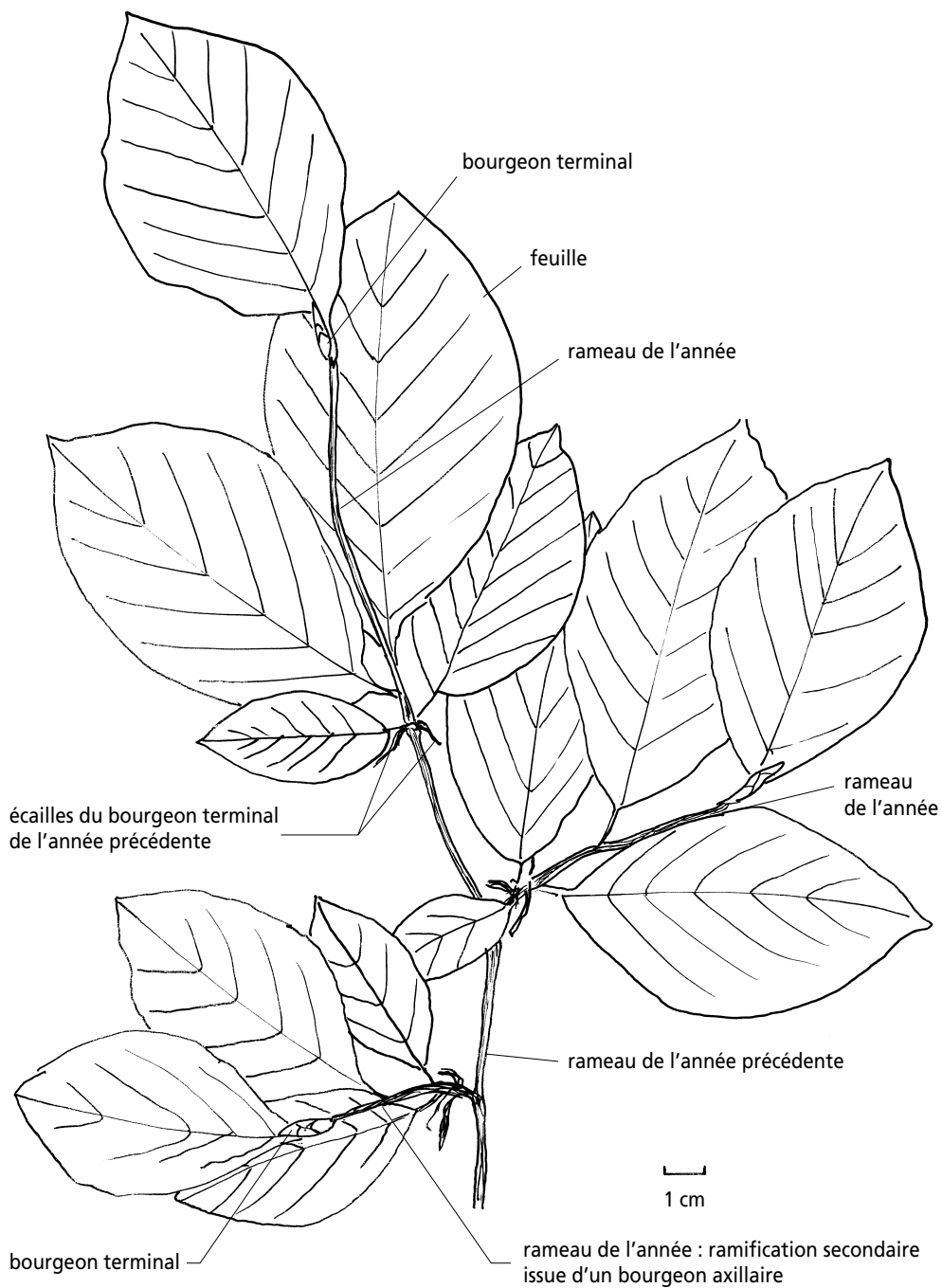


Figure 2.9 - La ramification monopodiale chez le hêtre.

Le bourgeon terminal se développe. Les bourgeons axillaires peuvent aussi se développer et donner des rameaux secondaires.

2. La ramification **sympodiale**. Le bourgeon terminal avorte et est remplacé par un **bourgeon axillaire** qui se redresse et se met en position sub-terminale. C'est le cas du châtaignier (fig. 2.10) ; la ramification est dite sympodiale-monochasiale. Chez le lilas, le bourgeon terminal est remplacé par deux bourgeons axillaires redressés. C'est une ramification sympodiale-dichasiale.

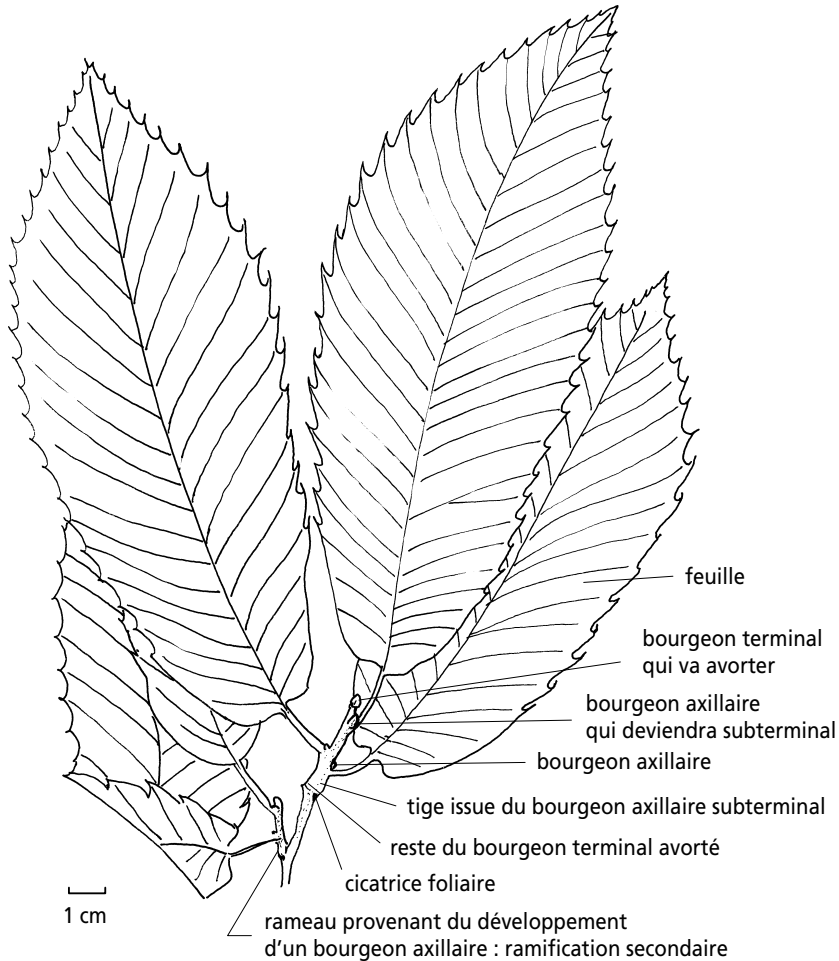


Figure 2.10 - La ramification sympodiale monochasiale chez le châtaignier.

Le bourgeon terminal avorte et est remplacé par le bourgeon axillaire subterminal qui se redresse et se développe.

Ainsi la tige peut être considérée comme un axe qui porte ou a porté des feuilles. Cette notion purement morphologique est générale et s'étend aux mousses et aux fougères. Les champignons et les algues n'ont pas de tige. Parmi ces dernières, les laminaires présentent un stipe (fig. 2.2) qui pourrait faire penser à une tige. L'étude structurale montre qu'il n'en est rien.

2.1.2 La feuille

Chez le trèfle blanc, on observe que les feuilles sont portées par une tige sur laquelle elles s'insèrent au niveau d'un nœud. Cette feuille est composée de trois **folioles** planes, étalées transversalement. Elle admet un plan de symétrie. Une feuille comporte typiquement un **pétiole** (de *petiolus* = petit pied) intermédiaire entre la tige et le **limbe** (de *limbus* = coin, rebord). Elle a une croissance définie dans le temps.

Comment reconnaître une feuille d'une foliole ?

À l'insertion de la feuille sur la tige on distingue un bourgeon axillaire, qui sera à l'origine d'une nouvelle ramification. À la base des folioles il n'y a pas de bourgeon.

Le pétiole est généralement étroit, plus ou moins cylindrique s'élargissant à sa base, comme chez le marronnier, et s'épanouissant au sommet en un limbe étalé. Celui-ci est une lame verte, parcourue de **nervures** constituant une ornementation caractéristique (palmée, pennée ou parallèle). La forme du limbe est très variée. Elle peut être entière, dentée, lobée, palmatiséquée, palmatifidée... (fig. 2.11).

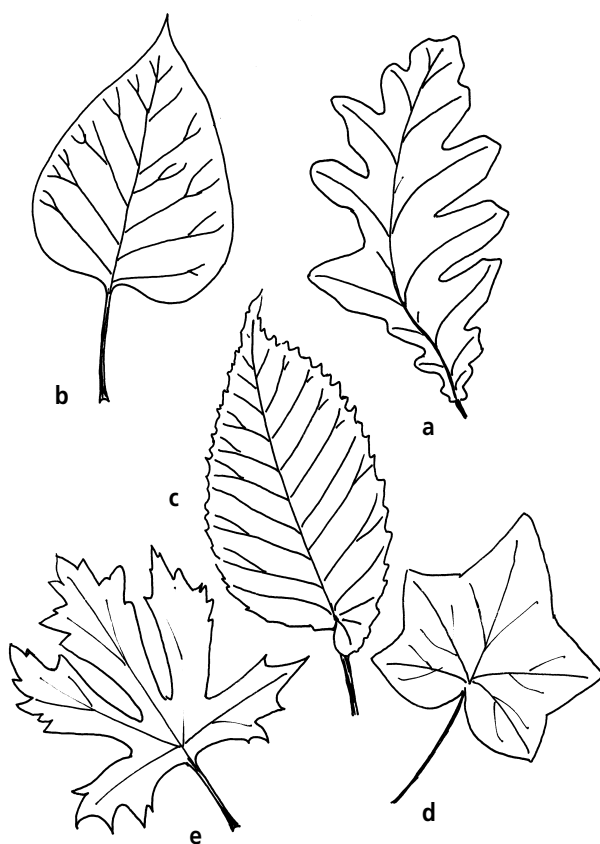
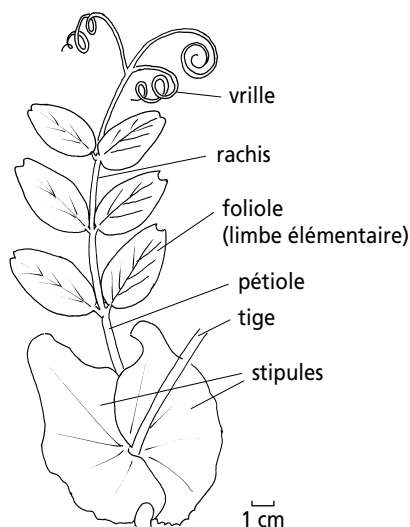


Figure 2.11 – Quelques types de feuilles.

a, lobée : chêne ; b, entière : bouleau ; c, dentée : orme ; d, palmatifidée : lierre ; e, palmatiséquée : érable.

Certaines feuilles, comme celles du pois sont composées. Elles ont des **folioles**. À leur point d'insertion sur la tige des **stipules** se développent (fig. 2.12). Ce sont des appendices plus ou moins développés, verts ou membraneux, entiers ou divisés, épineux ou unis deux à deux.

Figure 2.12 - Les stipules de la feuille de pois, ainsi que les folioles transformées en vrilles, lui permettant de s'accrocher à différents supports.



La disposition des feuilles sur la tige n'est pas liée au hasard. Elles peuvent être alternes (une seule à chaque nœud), opposées (deux feuilles en vis-à-vis de chaque nœud) ou **verticillées** quand il y a trois feuilles, ou plus, disposées en couronne à chaque nœud. Elles se placent selon des règles de **phyllotaxie** très précises. Quand on observe deux feuilles qui se suivent sur une tige, on constate qu'elles ne sont pas placées l'une au-dessus de l'autre. Elles forment toujours entre elles, un angle défini constituant une caractéristique du végétal. Il peut tourner soit vers la droite (dextre) ou vers la gauche (sénestre). Cette disposition des feuilles conditionne la place des bourgeons axillaires sur la tige qui ultérieurement assureront les ramifications. Par là même, cette phyllotaxie est l'un des facteurs responsables de l'architecture, on dit aussi du **port**, des plantes. La durée de vie des feuilles est limitée. Dans nos régions la majorité des plantes ont des feuilles annuelles. Elles sont **caduques**. Pour une forêt dont les arbres sont à feuilles caduques, on parle de forêt **décidue**. Certaines feuilles vivent plus longtemps. Ce sont des feuilles **persistantes**. C'est le cas de l'olivier, du houx, du laurier...

Il existe de très nombreux types de feuilles dont :

- les écailles de bourgeon comme chez le marronnier ;
- les feuilles vrilles du pois qui permettent la fixation de la plante à un support (fig. 2.12) ;
- les feuilles des plantes carnivores qui peuvent être couvertes de poils glanduleux (droséra) ou repliées pour former des urnes (utriculaire) ;
- les feuilles succulentes chez les joubarbes et les sédums ;

- les feuilles bulbeuses chargées de réserves des bulbes déjà signalées dans les tiges particulières (cf. fig. 2.8) ;
- les feuilles épineuses chez les ajoncs.

Variations chez les feuilles et les bourgeons

Chez le chêne, les feuilles restent sur l'arbre à l'automne, bien qu'elles ne soient plus fonctionnelles. Ce n'est qu'au printemps, lors du débourrement des bourgeons qu'elles tomberont ; on dit qu'elles sont marcescentes.

Tous les bourgeons ne sont pas entourés d'écaillés. Le chou de Bruxelles est un bourgeon axillaire nu. L'absence de bourgeon sur les racines est générale, sauf dans le cas des drageons, comme chez les ronces, les peupliers...

Comme la tige précédemment étudiée, la feuille peut être définie d'après des caractères morphologiques. Elle se caractérise par sa position latérale sur les tiges et sa symétrie bilatérale ainsi que par sa croissance limitée dans le temps et l'espace. Elle axile un bourgeon, situé sur la tige. Cette définition convient aux mousses, fougères et aux plantes à fleurs. Elle ne peut s'appliquer aux algues et aux champignons. Pourtant certaines algues comme la délesseria sanglante, présentent des analogies de formes surprenantes. L'étude de la structure montre cependant que ce n'est qu'une coïncidence.

Notion d'homologie et d'analogie

Un organe est analogue à un autre quand il a la même forme, le même aspect mais pas le même rôle physiologique. Inversement un organe est homologue d'un autre organe quand il a le même rôle physiologique tout en n'ayant pas la même forme ou le même aspect. Les épines d'*Euphorba pulvinata* (un cactus) et du rosier sont analogues, car les premiers sont des rameaux, les secondes des expansions superficielles de l'épiderme.

2.1.3 La racine et l'appareil racinaire

Des graines de poireau ou de haricot mises à germer montrent que la racine est un axe qui croît vers le bas (**géotropisme** positif) et fuit la lumière (phototropisme négatif). Elle n'est pas chlorophyllienne et ne porte ni feuille, ni bourgeon. Les jeunes racines portent des **poils absorbants** à leur extrémité et assurent la fixation de la plante au sol.

Cette morphologie de la racine se complique quand la plante se développe. Elle se ramifie et devient pivotante, tubéreuse, fasciculée (fig. 2.13).

Cette classification correspond-elle à la majorité des racines observables ? Dans l'ensemble oui, si l'on considère les plantes à fleurs. Quelques plantes cependant vivent sans racines apparentes comme le gui. D'autres plantes ont des racines spécialisées.

On peut trouver ainsi :

- des **racines aériennes adventives** qui apparaissent le long d'une tige comme chez les philodendrons ;
- les **racines crampons** qui fixent la plante à un support (le lierre) ;

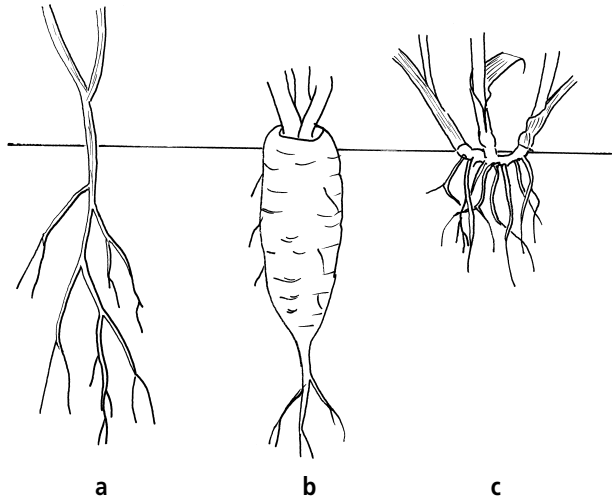


Figure 2.13 - Différents types de racines.

a, pivotante (giroflée) ; b, tubéreuse (carotte) ; c, fasciculée (blé). Il peut arriver que des racines soient chlorophylliennes comme des phylodendrons. De même sur les racines peuvent apparaître des bourgeons, à l'origine des drageons (framboisier, peuplier).

- des **racines aplaties** chez des orchidées tropicales vivant sur d'autres végétaux. Elles peuvent être chlorophylliennes et former des voiles qui recueillent l'eau (de pluie ou la rosée) indispensable à la vie de la plante.

La racine est un axe qui ne porte jamais de feuilles. Les champignons n'ont pas de racines comme celles observées chez le trèfle blanc ou chez les fougères. Chez les mousses, la présence de racines est moins évidente, un chevelu de filaments épais et courts, les **rhizoïdes**, fixe la plante au sol.

2.1.4 La fleur

La fleur est un ensemble composite constitué de diverses pièces spécialisées. Elle contient les organes sexuels de la plante et se trouve en position terminale ou latérale sur la tige.

C'est un organe qui a servi et sert encore d'élément de reconnaissance et de classification pour de nombreux botanistes. La petite flore de Gaston Bonnier « Les noms des fleurs trouvés par méthode simple » (Librairie Générale de l'Enseignement) en est l'illustration parfaite. C'est qu'en effet, le nombre de pièces florales, leur couleur, leur disposition varient. Cependant les caractères généraux de l'appareil reproducteur sont relativement constants.

Les paragraphes, **fleur**, **graine** et **fruit** ne concernent que les plantes à fleurs. En effet, plusieurs catégories de Cormophytes ainsi que les Thallophytes n'ont pas de fleur. Les caractéristiques des organes de reproduction de celles-ci seront étudiées dans le chapitre 6.

Les tulipes de Hollande

Les fleurs exercent depuis toujours une puissante fascination sur l'homme. Ceci se transforma en véritable passion au ^{xvi}^e siècle, lorsque les premières tulipes furent introduites en Europe. L'histoire raconte que le premier européen à les voir fut A. Bousbecq, ambassadeur en Turquie de l'empereur germanique Ferdinand 1^{er}. Celui-ci reçut par la valise diplomatique, quelques bulbes qui furent plantés à la Cour. La floraison de ces fleurs déclencha des passions et le prix des bulbes atteignit rapidement des sommes exorbitantes, notamment en Hollande où leur culture fut rapidement maîtrisée. Avec le temps, les prix sont redevenus plus raisonnables, mais l'engouement que cette fleur eût, reste unique en son genre et même les orchidées si fascinantes n'ont jamais connu une telle gloire.

Les botanistes ont l'habitude de dire que la fleur est constituée de quatre verticilles de pièces florales placées sur un **réceptacle**, au sommet d'un **pédoncule** floral axilé par une **bractée**.

Il est possible de schématiser l'organisation générale d'une fleur (fig. 2.14).

On distingue alors de l'extérieur vers l'intérieur :

- le **calice** comprenant des pièces chlorophylliennes, les **sépales** ;
- la **corolle** constituée de pièces non chlorophylliennes, diversement colorées, les **pétales** ;
- l'**androcée**, constitué des **étamines** portant à l'extrémité du **filet** les **sacs polliniques** contenant le **pollen** ;
- le **gynécée**, ou **pistil** formé de l'**ovaire**, contenant des **ovules**, surmonté du **style** et des **stigmates**.

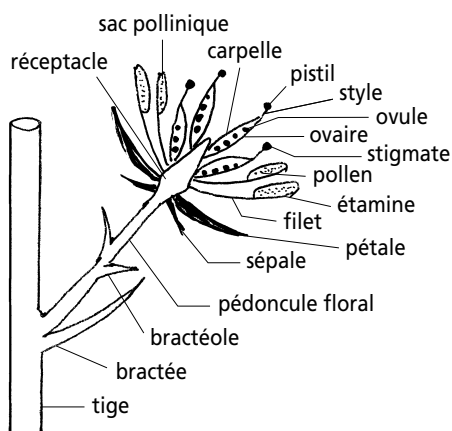


Figure 2.14 - Organisation générale d'une fleur d'Angiosperme.

Le pollen de l'ambroisie provoque des allergies

L'ambroisie à feuille d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L. *Asteraceae*) fait partie de ce que l'on appelle couramment « les mauvaises herbes » même si elle entre parfois dans des décoctions alcooliques comme en Allemagne. C'est une plante annuelle qui, au moment de la floraison, apparaît comme un buisson qui peut atteindre plus d'un mètre de haut. Or le pollen de l'ambroisie provoque chez de nombreuses personnes des réactions allergiques. Si l'on se réfère aux données du ministère de la Santé (<http://www.ambroisie.info/>), il suffit de 5 grains de pollen par mètre cube d'air pour que les symptômes apparaissent ! Il s'agit le plus souvent de rhinite (nez qui pique et coule, éternuements), de conjonctivite (les yeux sont rouges, gonflés, larmoyants et ils grattent), de trachéite (toux sèche), d'asthme (difficulté à respirer) ou d'urticaire et d'eczéma (rougeurs, boutons, démangeaisons). En France, on estime que 6 à 12 % de la population est sensible à l'ambroisie. Incommodante, cette plante l'est d'autant plus qu'elle est extrêmement envahissante. Largement implantée en région Rhône-Alpes, elle a, depuis, investi les départements voisins des vallées de la Saône et du Rhône. Si les plaines et les collines de basse altitude lui sont propices, cela ne l'empêche pas de se fixer jusqu'à plus de 800 mètres d'altitude. Elle colonise des types de terrains variés. Il n'est pas rare de l'apercevoir sur les bas-côtés des routes. Elle affectionne également les aires incultes et les sites en friche. Enfin, elle se développe dans les cultures agricoles.

Quant aux moyens de lutte contre l'ambroisie, ils sont très restreints. Le recours à l'arrachage ou au fauchage s'imposent dans les terrains non cultivés mais beaucoup plus aléatoire est sa destruction dans les champs surtout si on veut à intervenir avant la floraison, laquelle commence à la mi-août.

Le calice et la corolle constituent la partie stérile de la fleur, le **périanthe**. L'androcée est la partie mâle, le gynécée la partie femelle. Ensemble, ils forment la partie sexuée. On va trouver toutes les formes de variations possibles par rapport à ce schéma théorique. Souvent, on observera qu'une ou plusieurs pièces peuvent être absentes à l'intérieur d'un ou de plusieurs **verticilles**, qu'un ou plusieurs verticilles peuvent manquer complètement ou que des verticilles peuvent se dédoubler. Ceci entraîne une terminologie particulière qu'il est bon d'avoir vu, à défaut de la connaître.

Ainsi pour des variations au niveau du périanthe on parlera :

- de **tépales**, quand les pétales et les sépales sont de forme et de coloration identiques (cas de la tulipe ou de la colchique) ;
- de fleur **actinomorphe**, quand elle est régulière, c'est-à-dire quand elle présente une symétrie radiale (le tabac) ;
- de fleur **zygomorphe**, quand elle est irrégulière et présente un plan de symétrie, généralement antéro-postérieur comme chez l'aconit ;
- de fleur **asymétrique**, quand elle est dépourvue de tout plan de symétrie (la valériane).

Le lieu d'insertion des pièces florales permet de distinguer :

- les plantes **thalamiflores** quand les fleurs présentent une double enveloppe florale à pétales distincts insérés sur le réceptacle ;
- les **calcyflores** quand un ou plusieurs pétales libres ou soudés sont attachés au calice ;
- les **coroliflores** quand plusieurs pétales soudés en une corolle gamopétale est insérée sur le réceptacle ;
- les **disciflores** quand l'ovaire super repose sur un disque nectarifère.

Au niveau de la répartition des sexes dans les fleurs et les individus on distingue :

- les fleurs **hermaphrodites** possédant à la fois l'androcée et le gynécée (cas du trèfle blanc) ;
- les fleurs **unisexuées** ne possédant que l'androcée, (il s'agit alors d'une **fleur staminée** appelée aussi **fleur mâle**), ou le gynécée (**fleur pistillée** ou **fleur femelle**) ;
- une plante est **dioïque**, si chaque individu ne porte que des fleurs mâles ou des fleurs femelles. Le saule marsault est un exemple de plante dioïque : des arbres portent des fleurs mâles (« les chatons » qui apparaissent au printemps) à l'extrémité des rameaux feuillés, d'autres des fleurs femelles formant aussi des « chatons » d'un vert plus sombre et disposés sur des rameaux âgés ;
- une plante est **monoïque** quand elle ne produit que des fleurs unisexuées mais chaque individu porte à la fois des fleurs mâles et femelles. C'est le cas du noisetier, du bouleau, de l'aulne, du maïs et du ricin.

Pour les cycles reproducteurs, de nombreuses distinctions sont possibles

Dans l'androcée on distingue les étamines **introrses**, pour lesquelles la fente de déhiscence est située sur la face supérieure et les étamines **extrorses** où la fente se trouve sur la face inférieure.

Quant au gynécée, la position de l'**ovaire** par rapport aux pièces florales est importante. Il est dit **supère**, comme chez la tomate et l'oranger par exemple, s'il est au-dessus de l'insertion du périanthe et des étamines et **infère** si l'insertion est en dessous, cas du pommier ou du bégonia par exemple. Quand l'insertion se fait à mi-hauteur du réceptacle on parle alors d'ovaire **semi-infère**.

Le gynécée est composé de **carpelles** et du style (cf. fig. 2.14). L'ensemble des carpelles forme l'**ovaire** de la fleur. Il contient les **ovules** qui seront à l'origine des graines. Il est dit simple ou composé selon qu'il comporte un ou plusieurs carpelles.

Les ovules sont de petites masses ovoïdes de quelques dixièmes de millimètre de long. Leurs différents tissus seront détaillés dans le chapitre concernant la reproduction. Mais déjà, on peut observer qu'ils sont entourés de **téguments**, délimitant à l'une des extrémités de l'ovule une invagination, le **micropyle**. L'intérieur contient un tissu, le **nucelle**, dans lequel est inclus le **sac embryonnaire**. L'ovule n'est pas libre dans le carpelle. Il est attaché par le **funicule** constitué d'un tissu nourricier, le placenta. Le point d'insertion du funicule sur l'ovule est le **hile**. Pratiquement c'est la cicatrice que porte une graine au point où elle était attachée à la plante (dans la gousse, la capsule) dont elle est issue. On appelle aussi chalaze, le point dans la graine où le funicule franchit l'épaisseur du tégument interne du nucelle.

Le carpelle : nom masculin

Sur les 600 mots environ de la langue française se terminant par *-elle*, seuls nucelle et carpelle sont du masculin et constituent des exceptions à la règle générale qui veut que les mots se terminant par *-elle* soient du féminin.

Cette originalité est à l'origine de fautes typographiques qui se perpétuent au cours des âges. Ainsi dans « Les nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale » de A. Richard, Membre de l'Institut et publié à Paris en 1852, chez Béchet, l'ouvrage commence par un *errata* :

« Par suite d'une erreur typographique (...) les mots carpelle et nucelle ont été indiqués être du genre *féminin*, quoique l'étymologie de ces mots ne permette de les écrire qu'au *masculin*. Le lecteur voudra bien ne leur attribuer que ce genre... »

À l'inverse, dans l'article « Le sexe du melon » publié dans le magazine de l'INRA n° 6, d'octobre 2008, le mot carpelle perd sa terminaison double et est écrit *carpel* (il retrouve cependant sa bonne écriture un peu plus loin dans les notes). Peut-être s'agit-il ici d'une simple faute de relecture par un non-botaniste à moins qu'il ne s'agisse d'une conséquence de l'influence grandissante de la langue anglaise comme outil de communication scientifique sachant qu'effectivement dans cette langue le carpelle se traduit par *the carpel*.

Les **ovules** sont de trois grands types (fig. 2.15) :

- L'**ovule orthotrope** (de *orthos* = droit) est dressé sur un funicule très court. Le hile, la chalaze et le micropyle restent parfaitement alignés (exemple : le noyer).
- L'**ovule anatrophe** (de *ana* = vers le haut) est porté par un funicule recourbé et uni à l'ovule sur sa plus grande longueur. Le micropyle est en bas, proche du placenta. Le plan de raccordement du funicule et de l'ovule s'appelle le hile. Dans le funicule, pénètre un faisceau de tissus conducteurs qui se ramifient au niveau de la chalaze (exemple : la renoncule).

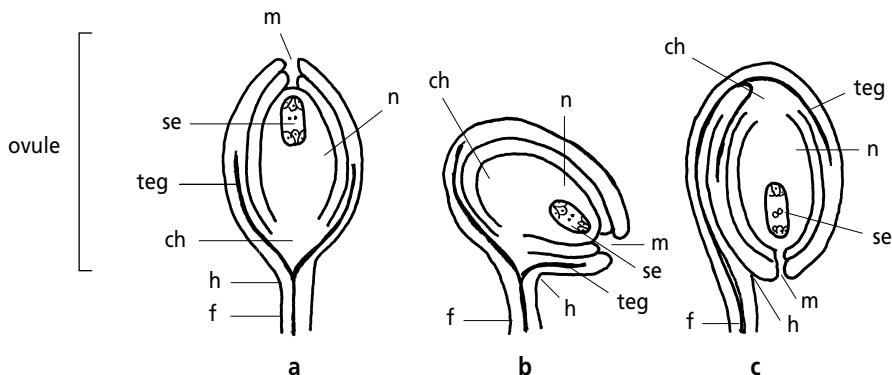


Figure 2.15 - Représentation schématique des différents types d'ovules.

a, orthotrope ; b, campylotrope ; c, anatrophe

m : micropyle, teg : téguments, se : sac embryonnaire, n : nucelle, ch : chalaze, h : hile, f : funicule

- L'**ovule campylotrope** (de *campylos* = recourbé) est couché et porté latéralement par le funicule. Le micropyle et le hile sont éloignés l'un de l'autre et forment une droite parallèle à la paroi de l'ovaire. Du fait de la croissance inégale de l'ovule, le sac embryonnaire se trouve déporté près du micropyle (exemple l'œillet).

Beaucoup plus rarement on parle aussi :

- d'ovule hémित्रope. Il s'agit d'un ovule dont le corps est courbe (pas entièrement renversé comme chez un ovule anatrophe) et dont la croissance est symétrique de part et d'autre du plan médian du sac embryonnaire (pas comme chez un ovule campylotrope). Le micropyle est relativement proche du funicule ;
- ovule crassinucellé quand l'ovule est pourvu d'un nucelle épais ou d'ovule ténuicellé quand le nucelle est réduit ;
- d'ovule unitegminé quand l'ovule ne possède qu'un tégument et d'ovule bitegminé quand l'ovule possède deux téguments : la primine interne et la secondine externe.

La **placentation** définit la position des ovules à l'intérieur de l'ovaire. Celle-ci est fort variable. Il est possible de les regrouper en quatre grands types, même si l'observation peut en dévoiler d'autres moins fréquents.

Il s'agit (fig. 2.16) de la placentation :

- axile, les ovules sont réunis au centre de l'ovaire (la tulipe, la bryonne) ;
- pariétale, les ovules sont soudés aux sutures des carpelles ouverts (le pavot, le bégonia, la violette) ;
- centrale, les ovules se dressent au centre de la cavité ovarienne (la primevère) ;
- axile devenant centrale avec la disparition des cloisons radiaires (le lychnis).

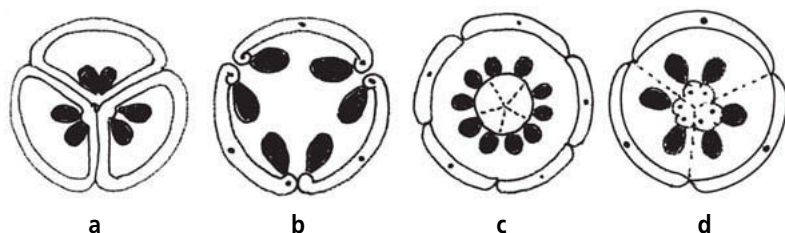


Figure 2.16 – Quelques exemples de placentation.

a, axile ; b, pariétale ; c, centrale ; d, axile devenant centrale.

Il est traditionnel aussi de représenter schématiquement la fleur. Elle est symbolisée par autant de cercles concentriques (pour les fleurs régulières) ou d'ellipses (pour les fleurs irrégulières) qu'elle possède de cycles. La formule florale est une expression condensée de la structure de la fleur. Elle s'écrit par une série de chiffres et de symboles qui correspondent à un code international. Le trèfle blanc a, ainsi, pour formule (fig. 2.17) : 5S, 5P, (9) + 1 E, 1C pour : 5 sépales, 5 pétales, 10 étamines dont une libre et 1 carpelle. On peut aussi préciser : **•I•** pour zygomorphe et **C** pour carpelle supère.

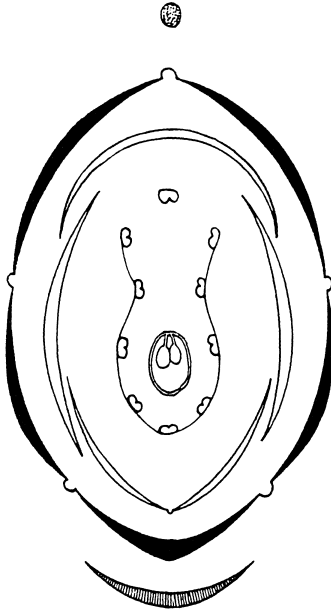


Figure 2.17 - Diagramme floral du trèfle blanc. 5S ; 5P ; (9) + 1E ; 1C

2.1.5 Les inflorescences

À l'inverse de la tulipe, qui lors de sa floraison, présente une fleur isolée et unique, le trèfle blanc montre des capitules globuleux comportant de 20 à 100 fleurs. Il s'agit d'**inflorescences**. Elles sont en position latérale sur la tige. D'autres comme celles du lilas sont en position terminale.

À première vue, les différents types d'inflorescences paraissent très nombreux. Pourtant leurs architectures reposent sur les lois qui régissent la ramification des tiges. De ce fait, elles appartiennent seulement à deux grands types fondamentaux.

a) Les inflorescences de type monopodial

Ces inflorescences à croissance indéfinie, faciles à reconnaître, sont souvent aussi appelées **racémeuses** (du latin *racemus* = grappe de raisin). Ceci rappelle que la grappe est le type fondamental d'inflorescence monopodiale.

1. La **grappe** (fig. 2.18a). Les fleurs **pédicellées**, sont portées directement par le rameau principal. Les fleurs les plus âgées sont à la base, les plus jeunes au sommet. Plusieurs variantes sont possibles :
 - ♦ grappe ouverte, quand la croissance de l'axe est indéfinie (épilobe, linare...) ;
 - ♦ grappe fermée, quand la croissance de l'axe est limitée. Dans ce cas la grappe se termine par une fleur.
2. L'**épi** (fig. 2.18c). C'est une grappe dont les fleurs sont **sessiles**, c'est-à-dire sans pédicelle. Le chaton (de saule ou de noisetier) est un épi portant des fleurs incomplètes (sans pétales et unisexuées). L'épillet est un petit groupe de fleurs très

incomplètes, enveloppées de bractées minces, sèches (scarieuses) formant l'unité élémentaire dont sont constituées les inflorescences des Graminées (blé, avoine, brome, ivraie...) (fig. 2.18d) et des *Cyperaceae* comme les carex.

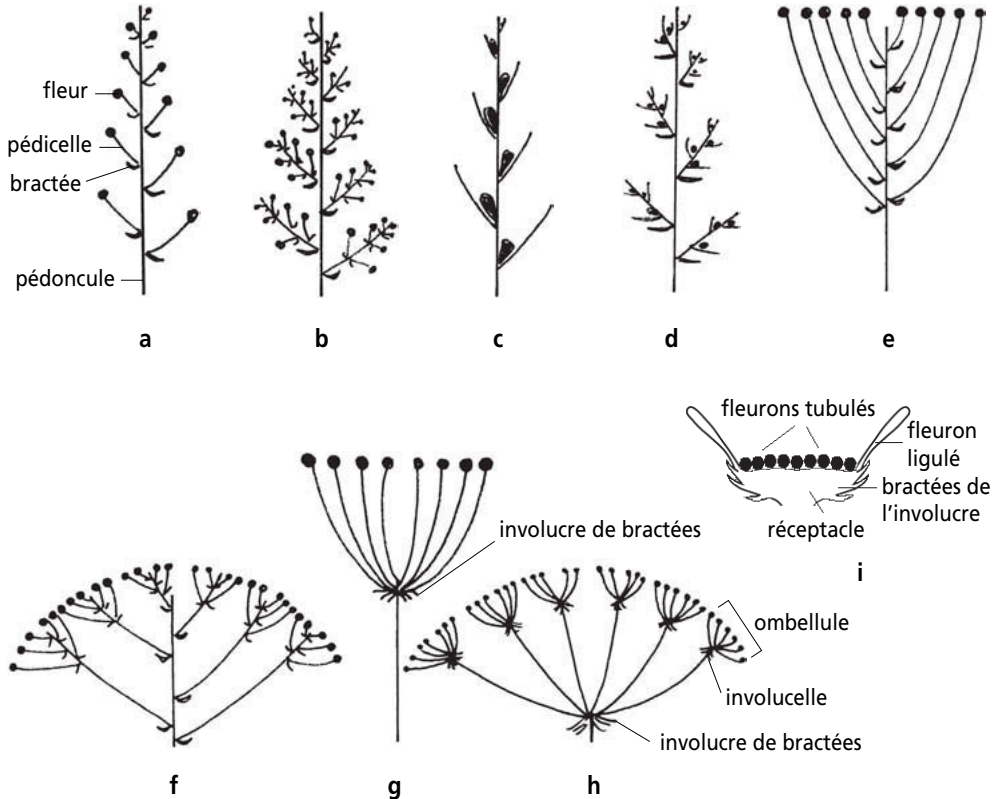


Figure 2.18 - Inflorescences de type monopodial.

a, grappe ; b, grappe de grappes ; c, épi ; d, épi d'épillets ; e, corymbe ; f, corymbe de corymbes ; g, ombelle ; h, ombelle d'ombellules ; i, capitule.

3. Le **corymbe**. Il s'agit d'une grappe (fig. 2.18e) dont toutes les fleurs se disposent sur un plan du fait de l'inégalité des pédicelles (les fleurs de pommier).
4. L'**ombelle** diffère du corymbe par le fait que les fleurs sont toutes rattachées à l'axe au même niveau, matérialisé par l'involucre des bractées (fig. 2.18g). Les ombelles simples sont assez rares, bien souvent il s'agit d'ombelles composées. Les rameaux les plus proches de la tige ne portent pas de fleurs mais de petites ombelles, les ombellules (fig. 2.18h).
5. Le **capitule** (fig. 18i) est une grappe de fleurs sessiles insérées sur le sommet d'une tige élargie en plateau. Il est homologue d'une ombelle dans laquelle tous les pédicelles seraient nuls. Le trèfle blanc a une inflorescence en capitule. Il arrive de trouver dans la littérature que les fleurs des capitules soient appelées fleurons.

Les grappes sont souvent composées. On peut trouver des grappes de grappes (fig. 2.18b), des corymbes de corymbes (fig. 2.18f), des épis d'épillets (le blé) mais aussi des grappes d'épis (les palmiers), des grappes d'ombelles (le lierre) ou des corymbes de capitules (les achillées).

b) Les inflorescences de type sympodial

Ces inflorescences de type **cyme**, sont définies parce que l'axe primaire se termine par une fleur ce qui provoque l'arrêt de la croissance. Elles sont généralement unipares (une fleur d'un côté, comme chez la grande consoude (fig. 2.19a) ou bipares, deux fleurs de chaque côté de l'axe, bégonias (fig. 2.19d) et ont une organisation centrifuge, orientée vers l'extérieur (fig. 2.19b). Si les axes successifs des cymes deviennent très courts, les fleurs apparaissent toutes insérées au même niveau sur une cyme contractée appelée glomérule, que l'on rencontre chez les labiées par exemple (fig. 2.19c).

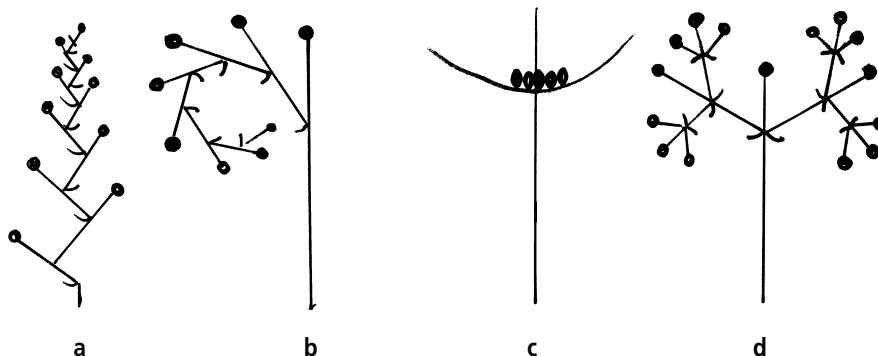


Figure 2.19 - Quelques exemples de cymes.

a, cyme unipare hélicoïdale ; b, cyme unipare scorpioïde ; c, glomérule ; d, cyme bipare.

2.1.6 Les graines

D'une manière générale, chez les plantes à fleurs, dès la double fécondation réalisée (cf. 6.4.4 – La reproduction sexuée chez les Angiospermes), la fleur fane entraînant la chute des pièces florales. L'ovaire, quant à lui, subit de profondes modifications morphologiques qui aboutiront à la formation du **fruit**, tandis que les ovules deviennent des **graines** (fig. 2.20).

Les graines conservent la forme générale de l'ovule, mais leurs dimensions sont tout autres. Elles sont beaucoup plus grosses et contiennent :

1. L'**embryon** qui est une **plantule** pluricellulaire, différenciée en une **radicule** (première racine), une **gémule** (bourgeon apical), une **tigelle** (première tige) et le ou les **cotylédon(s)** (première(s) feuille(s) assurant la nutrition de la plante).

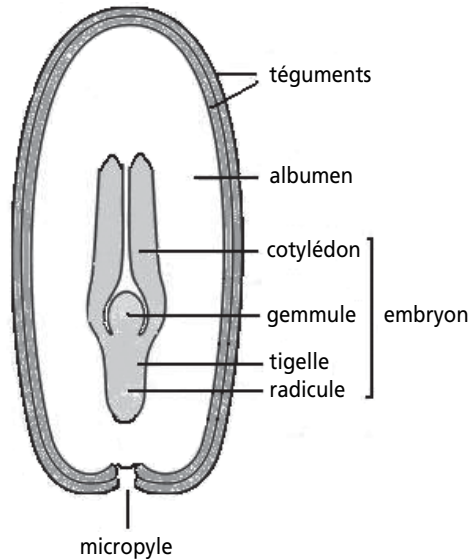


Figure 2.20 – Schéma d'organisation d'une graine théorique albuminée d'Angiosperme dicotylédone.

2. Les **téguments** plus ou moins durs et coriaces qui résultent de la transformation des téguments de l'ovule. A leur surface, il est possible de reconnaître l'emplacement du **hile** (lieu de fixation de l'ovule dans le carpelle) et le **micropyle** (espace entre les téguments ovulaires permettant le passage du tube pollinique lors de la fécondation).
3. Les substances de réserve qui entourent l'embryon. Chez les plantes à fleurs le tissu de réserve est essentiellement l'**albumen**. Cependant, c'est un tissu transitoire formé au dépens du nucelle. Chez certaines plantes cette digestion est incomplète et le nucelle s'enrichit alors de réserves pour former un tissu nourricier original, le **périsperme**. Cet albumen, lui aussi peut se résorber ; les glucides passent alors dans le ou les cotylédons et forment de l'amidon.

Ces différents tissus de réserves permettent de différencier trois types de graines :

- Les **graines à périsperme** chez lesquelles le nucelle s'enrichit en totalité ou en partie de réserves (cas du canna ou du nénuphar).
- Les **graines albuminées**, où l'albumen constitue le tissu de réserve. Dans ce cas les plantules sont minces et fines car noyées littéralement dans l'albumen qui s'est substitué au nucelle pendant le grossissement de la graine. La graine de ricin (fig. 2.21) est la plus connue des graines albuminées.
- Les **graines exalbuminées** où l'albumen a été digéré. Les glucides ont migré vers les cotylédons pour former de l'amidon. Les cotylédons occupent tout l'espace entre les téguments. Les graines de pois, de haricot (fig. 2.22) ou de trèfle sont des graines exalbuminées.

2.1 • La description d'une plante à cormus

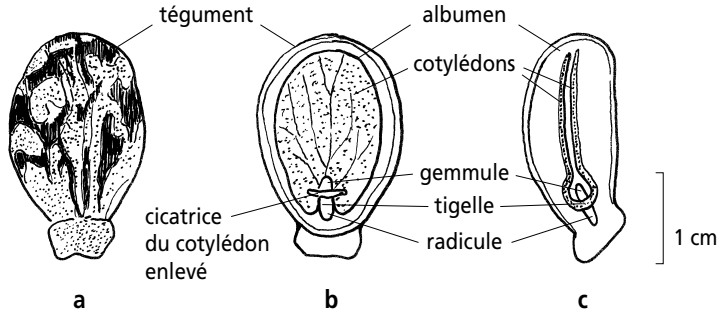


Figure 2.21 – Graine albuminée de ricin.

a, aspect extérieur ; b, un cotylédon et la plantule (coupe entre les 2 cotylédons) ; c, coupe longitudinale au niveau de l'embryon.

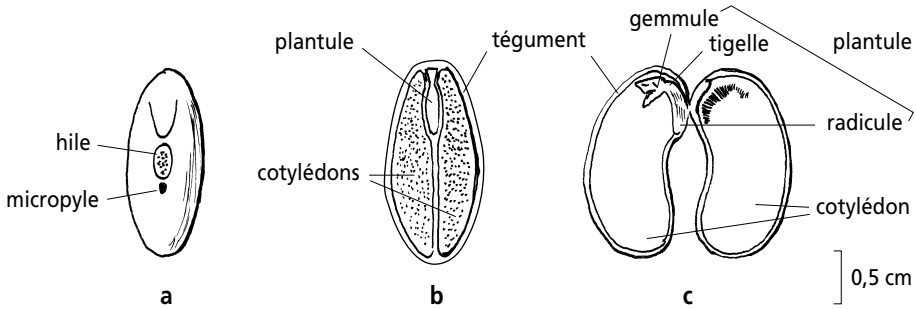


Figure 2.22 – Graine exalbuminée de haricot.

a, aspect extérieur ; b, coupe longitudinale montrant les deux cotylédons et la plantule ; c, le haricot ouvert.

Un conservatoire des graines

Une « chambre forte semencière mondiale » propriété du gouvernement norvégien et située sur une île isolée du Cercle polaire fonctionne depuis 2006. Elle est constituée de trois pièces sécurisées placées au bout d'un tunnel long de 125 mètres, creusé dans la montagne de Svalbard en Norvège. Sa conception et sa localisation permettent au bâtiment de maintenir une température de stockage des graines de - 18 degrés Celsius.

Cette chambre forte est conçue pour accueillir 4,5 millions d'échantillons, soit environ 2 milliards de semences. Le but du projet est, d'abord, la mise en place d'une garantie contre la perte régulière de la diversité et, ensuite, de permettre un redémarrage de la production agricole en cas de catastrophe d'origine naturelle ou humaine. Chaque pays ou région restent propriétaire des semences qu'il a déposées.

Le système a été conçu pour maintenir une activité métabolique réduite, assurant, selon les types de semence, une viabilité allant de plusieurs décennies à plusieurs millénaires. Ainsi les caryopses d'orge (*Hordeum vulgare* L. *Poaceae*) doivent pouvoir survivre 2 000 ans, ceux du blé (*Triticum sp.*, *Poaceae*) 1 700 ans, quant à ceux du sorgho (*Sorghum bicolor* (L.) Moench, *Poaceae*) presque 20 000 ans.

D'après Michel Sage, *Univers-nature* 27-02-2008

Chez les Orchidées l'embryon est très petit, indifférencié et les réserves très restreintes. Pour germer les graines ont besoin d'un champignon (*Rhizoctonia*) qui vivra en symbiose avec l'orchidée.

2.1.7 Les fruits

En même temps que se forment les graines, les parois de l'ovaire subissent des transformations importantes et évoluent en **fruit**. Dans un fruit, on reconnaît trois ensembles cellulaires (fig. 2.23) qui forment le **péricarpe** :

- l'**épicarpe** correspondant à l'épiderme externe du fruit ;
- le **mésocarpe** (le tissu médian) ;
- l'**endocarpe** ou épiderme interne.

Mais ces transformations peuvent affecter, aussi, le réceptacle floral qui peut s'hypertrophier comme chez la pomme (fig. 2.24). Dans ce cas, on n'est plus en

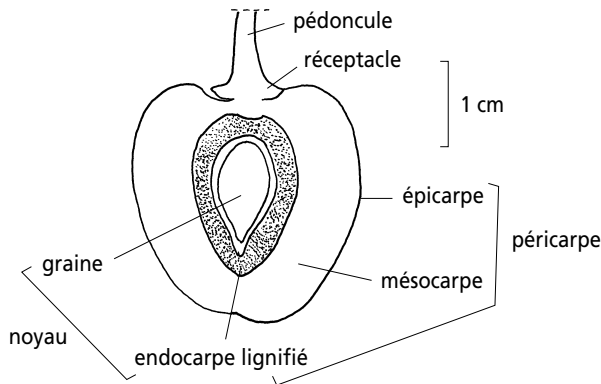


Figure 2.23 - La formation d'un fruit : la cerise.

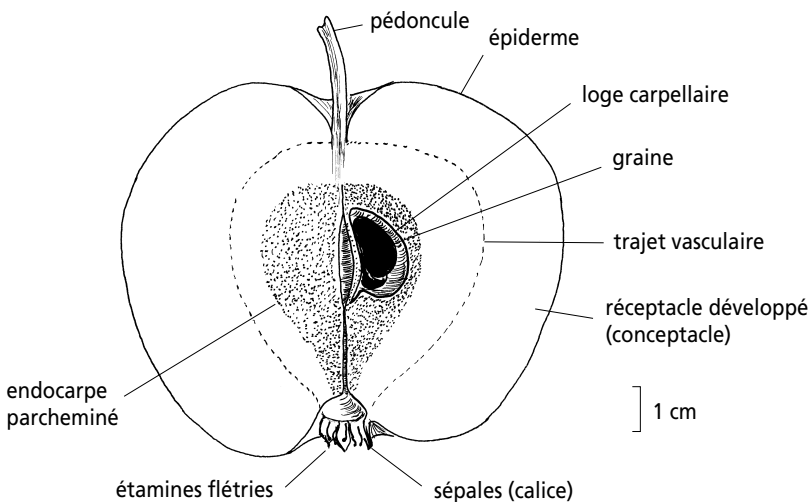


Figure 2.24 - Coupe longitudinale d'une pomme.

présence d'un fruit, *sensu stricto*, mais de quelque chose de complexe qui porte le nom de **pseudo-fruit**, ou **faux fruit**. On l'oppose donc au **vrai fruit**.

Ces notions de vrais et faux fruits sont à rattacher à la position de l'ovaire sur le réceptacle. Ainsi, l'ovaire supère donne de vrais fruits et l'ovaire infère, invaginé et protégé par les parois du réceptacle donne des faux fruits.

a) Les vrais fruits

L'évolution du péricarpe au cours de leur formation permet de distinguer les fruits secs des fruits charnus.

- Chez les fruits secs, le péricarpe se déshydrate et se lignifie, il devient dur. Certains fruits s'ouvrent à maturité et libèrent les graines. Ce sont des **fruits secs déhiscents** (fig. 2.25). On peut reconnaître :
 - ◇ le **follicule** comprenant un carpelle et s'ouvrant selon une fente (l'hellébore) ;
 - ◇ la **gousse** à un carpelle et deux fentes (le trèfle blanc, le pois) ;
 - ◇ la **silique** à deux carpelles et quatre fentes (la moutarde) ;
 - ◇ la **capsule** à plusieurs carpelles et nombreuse fentes et pores de déhiscences (le pavot).

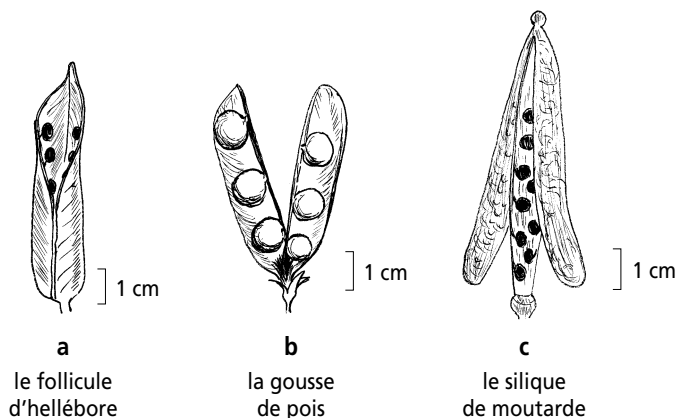


Figure 2.25 – Exemples de fruits secs déhiscents.

a, follicule de l'hellébore ; b, la gousse de pois ; c, la silique de la moutarde.

- D'autres fruits secs restent fermés à maturité. Ce sont des **fruits secs indéhiscents**. Ils sont de trois types (fig. 2.26) :
 - ◇ les **akènes** renfermant une seule graine libre (le gland du chêne) ;
 - ◇ la **samare**, qui est un akène ailé (le frêne) ;
 - ◇ le **caryopse** contenant une graine soudée au péricarpe sec. C'est le fruit caractéristique des céréales.

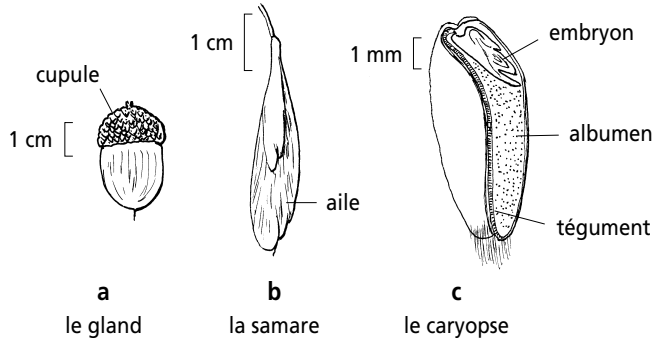


Figure 2.26 – Exemples de fruits secs indéhiscents.

a, le gland du chêne est un akène ; b, la samare du frêne ; c, le caryopse de blé (coupe).

- Dans les **fruits charnus**, les parois du mésocarpe s’hypertrophient pour donner la pulpe. Deux types sont reconnaissables :
 - ♦ les **baies** entièrement charnues comme le raisin (fig. 2.27) et la tomate (fig. 2.28a) ou globuleuse : l’orange (fig. 2.28b) ;

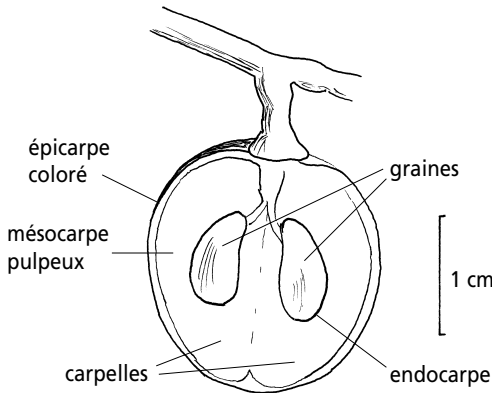
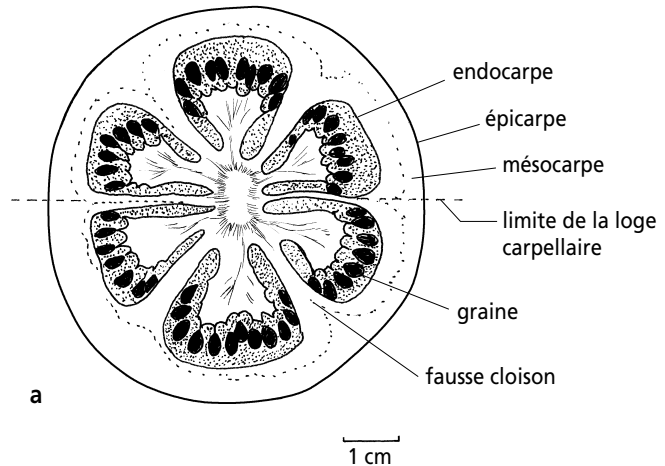


Figure 2.27 – La baie de raisin.

Elle est formée à partir d'un ovaire composé supère à deux loges carpellaires.

Figure 2.28a – La tomate est une baie qui s'est développée à partir d'un ovaire composé de deux carpelles.



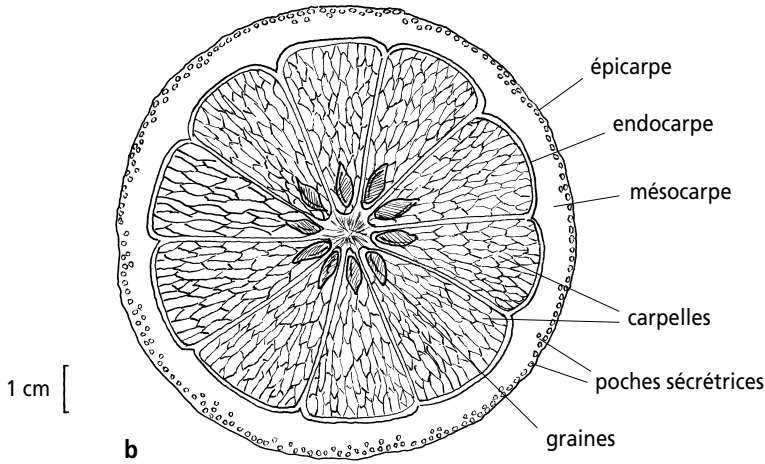


Figure 2.28b - La baie globuleuse de l'orange.

- ♦ les **drupes** dont l'endocarpe lignifié forme un **noyau** qui protège les graines appelées aussi **amandes** : la cerise (cf. fig. 2.23).

b) Les pseudo-fruits ou faux fruits

La pomme est l'exemple classique de pseudo-fruit. Elle comporte (fig. 2.24) 5 loges centrales, aux parois membraneuses, qui contiennent chacune deux graines (les pépins). La partie charnue peut être comprise de diverses manières suivant l'interprétation que l'on donne aux limites de l'ovaire infère. La paroi membraneuse des loges représente l'endocarpe tandis que la partie charnue serait pour partie d'origine péricarpique et pour partie d'origine réceptaculaire. Pour d'autres auteurs, la paroi membraneuse des loges correspondrait à la totalité du carpelle.

Il existe bien d'autres pseudo-fruits. Le fruit des rosiers, le cynorrhodon, est d'un type analogue à celui du pommier, excepté le fait que les carpelles sont libres au fond de la coupelle. Chez le fraisier (fig. 2.29) la partie charnue est d'origine réceptaculaire

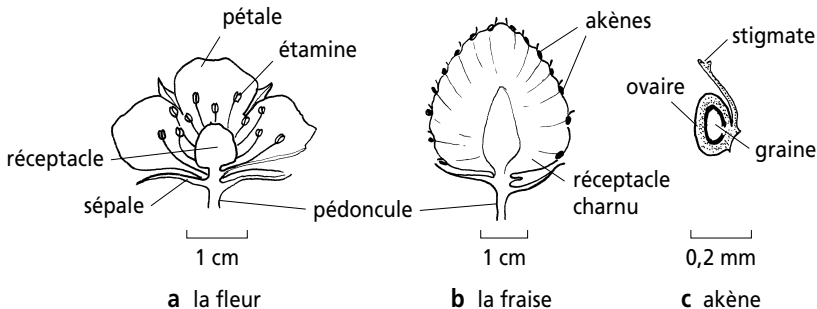


Figure 2.29 - Le fraisier.

a, coupe longitudinale de la fleur ; b, coupe longitudinale du « fruit » ; c, détail d'un akène.

et les fruits sont les akènes disposés dessus selon des spirales génératrices rappelant les spirales phyllotaxiques.

c) Les fruits composés

La liste des fruits ne serait pas complète sans les fruits composés, qui sont des ensembles auxquels participe l'ensemble des fleurs d'une inflorescence. Chez la figue (fig. 2.30) c'est le réceptacle de l'inflorescence qui est charnu et creux. Les fruits sont des akènes disposés à l'intérieur. L'ananas est la coalescence des baies, des bractées et de l'axe d'une inflorescence.

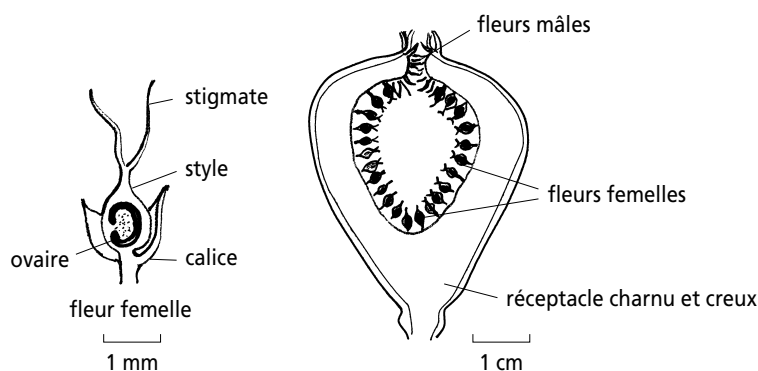


Figure 2.30 – Le figuier.

a, détail de l'une des fleurs femelles ; **b**, coupe longitudinale du fruit (la figure est l'homologue d'un capitule invaginé).

Une autre classification des fruits est souvent présentée. Elle privilégie les types d'organisation des fruits et non plus le développement du réceptacle. Il est ainsi possible de distinguer suivant la disposition et le développement des carpelles les fruits simples, multiples et composés. Des divisions secondaires sont faites. Ainsi, il y a les fruits secs et d'autres qui sont charnus ; des fruits déhiscent ou indéhiscents ; des fruits oligospermes à une graine et des fruits polyspermes à plusieurs graines. C'est en combinant ces différents caractères que les Botanistes ont établi la classification présentée dans le tableau 2.1. Cette classification n'est pas nouvelle. Elle reprend et complète celles déjà citées par Richard en 1852, dans ses « Nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale » ou par Guillermond et Mangelot en 1941 dans leur « Précis de biologie végétale ». D'un usage beaucoup moins facile que la classification basée sur la notion de vrai et de faux fruit, elle est effectivement beaucoup plus précise mais combien plus ésotérique quant au vocabulaire utilisé.

2.1 • La description d'une plante à cormus

Tableau 2.1 – Les différents types de fruits

Types de fruit	Description	Exemples
Fruits simples		
Fruits simples charnus		
Baie	Fruit simple, charnu, généralement indéhiscent, ayant une ou plusieurs graines.	Raisin, datte, aubergine, kaki, tomate, poivre vert, myrtille groseille à maquereau, goyave, banane
Hespéride	Baie polysperme ; le péricarpe a l'aspect de cuir et est parsemé de poches à essence.	Tous les agrumes tels que : orange citron, pamplemousse
Péponide	Baie énorme à enveloppe coriace	Citrouille, concombre, courge, melon, pastèque
Piridion	Fruit intermédiaire entre la baie et la drupe ; la majeure partie du fruit (mésocarpe) provient pour partie du réceptacle floral, pour partie des carpelles.	Poire, pomme
Drupe	Graine unique entourée d'un endocarpe sclérifié généralement appelé noyau. Le mésocarpe et l'exocarpe sont généralement charnus ou fibreux.	Olive, pêche, amande, cerise, prune, abricot, noix de coco
Fruits simples, déhiscents secs		
Follicule	Fruit constitué d'un seul carpelle, s'ouvrant le long d'une seule suture lorsque les graines mûres sont prêtes à être libérées.	Ancolie, pivoine, magnolia
Gousse	Fruit à une seule loge, qui s'ouvre en deux valves dont chacune porte une rangée de graines.	Pois, fève, arachide, haricot
Silique	Fruit de la grande famille des <i>Fabaceae</i> . Les graines peuvent provenir d'un ovaire commun ou de loges séparées.	Chou, cresson, radis
Capsule	Fruit au moins trois fois plus long que large, formé de deux valves séparées par une cloison portant les graines.	Pavot, iris, mufler, orchidée
Pyxide	Fruit ayant deux carpelles ou plus, qui se séparent de différentes façons à maturité : souvent le long des marges des carpelles, ou par une fente transversale ce qui délimite une sorte de couvercle qui se soulève à maturité, ou encore par des pores.	Amarante

Tableau 2.1 – Les différents types de fruits (*suite*)

Types de fruit	Description	Exemples
Fruits simples, indéhiscents secs		
Akène (<i>sensu stricto</i>)	Fruit simple uniloculaire s'ouvrant par une scissure (fente) circulaire en deux valves superposées formant une sorte d'opercule (couvercle).	Tournesol, renoncule, fraise
Samare	Petit fruit à une seule graine, dont le péricarpe est de consistance membraneuse ; la graine unique est attachée au péricarpe seulement par sa base.	Érable, orme, frêne
Nucule	Fruit sec, indéhiscents, à une ou deux graines, dont le péricarpe porte une excroissance en forme d'aile qui facilite la dispersion par le vent.	Noisette, gland du chêne, châtaigne
Caryopse	Fruit à graine unique, dont le péricarpe est étroitement uni au tégument de la graine qu'il entoure.	Caractérise les <i>Poaceae</i> telles que blé, maïs et riz
Schizocarpe	Fruits provenant d'ovaires à carpelles soudés dont chaque loge se transforme en un akène qui, à maturité, se sépare en loges monospermes.	Familles des <i>Asteraceae</i> , <i>Rubiaceae</i> , <i>Lamiaceae</i> , <i>Borraginaceae</i> , <i>Malvaceae</i>
Fruits multiples		
Fruits polycarpés	Fruits produits à partir d'une fleur à plusieurs carpelles.	Mûre (roncier), framboise
Fruits composés		
Fruits synanthocarpés	Fruits formés par la fusion des carpelles de plusieurs fleurs sur un réceptacle commun.	Ananas, mûre (mûrier), figue

2.2 LES PLANTES À THALLE

Même si dans notre subconscient le terme de plante évoque une plante à fleurs, l'ensemble des végétaux ne se limite pas seulement à eux. L'appareil végétatif des algues, des champignons et des lichens, est un **thalle**, d'où leur nom de Thallophytes. Ils ont des structures variées qu'il faut savoir décrire.

2.2.1 Organisation des thalles des algues

Les thalles des algues sont uni- ou pluricellulaires. En effet, certains peuvent avoir des dimensions très respectables, comme les laminaires. Ils appartiennent à trois grands types d'organisation.

a) Les archéthalles

Ce sont des thalles constitués d'une cellule unique, ou de cellules semblables entre elles qui se divisent par bipartition ou se transforment en cellules reproductrices. Il s'agit essentiellement d'algues unicellulaires (libres ou en colonies) et plus rarement des thalles massifs de petite taille (fig. 2.31).

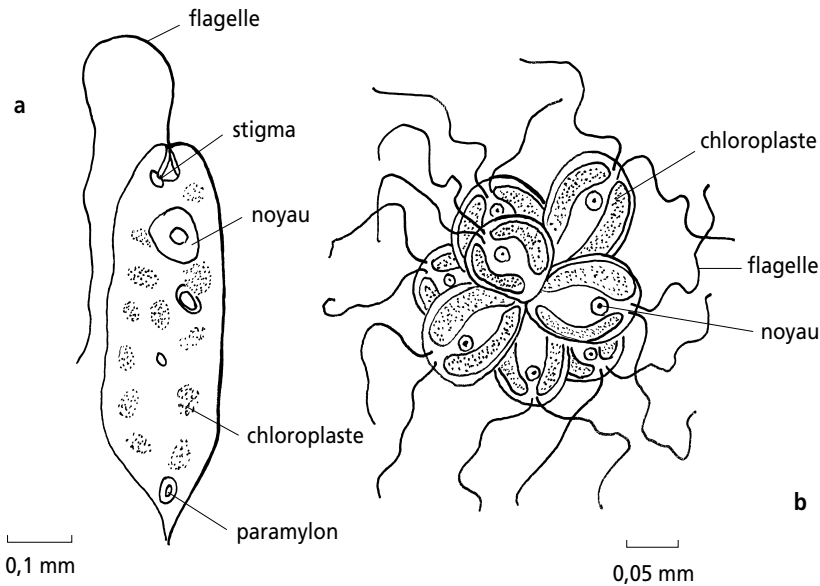


Figure 2.31 – Exemples d'archéthalles.

a, l'euglène ; **b**, synura. (D'après Gorenflot.)

b) Les nématothalles

Il s'agit de thalles constitués d'un ensemble de filaments ramifiés. Ils proviennent d'un archéthalle qui émet des filaments rampants sur lesquels se développent des filaments dressés porteurs d'organes reproducteurs. Le thalle peut ne pas conserver son aspect filamenteux. Des filaments comportent plusieurs files de cellules et l'ensemble peut prendre un aspect de lame comme chez la laitue de mer : l'ulve.

c) Les cladothalles

Ils constituent incontestablement un plus grand degré de complexité. Les filaments se ramifient pour donner des **cladomes**. L'architecture d'un thalle cladodien préfigure la tige feuillée des Cormophytes. Plusieurs types de cladomes peuvent être observés. Certains comme celui de la délesséria présente une analogie de forme surprenante avec une feuille d'arbre.

2.2.2 Organisation du thalle des champignons

Aux nématho- et cladothalles des algues, chez les champignons correspond un **mycélium** constitué par l'enchevêtrement de nombreux filaments ramifiés.

Ils sont de deux types.

- **Cénocytiques**, quand les filaments ne sont pas cloisonnés. Tous les noyaux sont répartis dans les filaments. Les filaments sont des siphons.
- **Cloisonnés**, quand chaque cellule est bien délimitée par une cloison. Les filaments sont des **hyphes**.

Un champignon insecticide

Les invasions de criquets pèlerins (*Schistocerca gregaria* Forsskål, *Acrididae*), qui dévorent toute la végétation sur leur passage sont une calamité en Afrique de l'Est et méridionale. De par le nombre considérable d'individus constituant un essaim en déplacement, une concentration de taille moyenne mange autant en une journée que l'équivalent de 2 500 personnes environ. Autrement dit, le passage des criquets est synonyme de cultures ravagées et de famines dans des régions où la situation alimentaire est souvent déjà très difficile. Pour lutter contre ces prédateurs, le recours à des pulvérisations massives de pesticides est quasiment systématique. Si les résultats demeurent fréquemment perfectibles, les pesticides causent également des dégâts chez d'autres insectes, tels que les pollinisateurs, dont le rôle est essentiel quant au volume des récoltes. De même, les études scientifiques sur le sujet, dénoncent depuis longtemps l'effet non-négligeable de ces pratiques sur les ennemis naturels des criquets et les hommes. Depuis quelques années, les responsables de la lutte anti-acridienne testent des traitements alternatifs sans substances chimiques. Ainsi, l'épandage de spores du champignon *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin, *Clavicipitaceae* (Green Muscle®, un champignon qui pousse naturellement dans les sols à travers le monde et cause des maladies chez une gamme variée d'insectes en agissant comme un parasite, champignon entomopathogène) a été mené avec succès sur près de 10 000 hectares de Tanzanie. Le succès rencontré devrait, à l'avenir, ouvrir les portes d'un large recours à cette préparation.

D'après « Invasion de criquets : succès d'un insecticide biologique à grande échelle » par Pascal Farcy, *Univers-nature* du 29-06-2009.

Par rapport aux algues, les champignons ont aussi des thalles bourgeonnants, comme chez la levure de bière. Elle bourgeonne quand sa croissance est rapide. Les différents éléments ainsi formés s'apparentent à un filament en chapelet très fragile qui par séparation peut redonner un nouveau filament. La reproduction des algues et des champignons est généralement discrète, c'est pourquoi les éléments qui interviennent ne seront pas décrits ici, mais dans le chapitre concernant la reproduction. Remarquons cependant que ce que chacun appelle champignon est en réalité le **carpophore** (cf. fig. 2.1) constitué d'hyphes accolés, et qui porte les fructifications à la face inférieure du chapeau.

2.2.3 Organisation des lichens

Les **lichens** résultent de l'association (fig. 2.32) entre une algue (bleue, rarement verte) et un champignon, le plus souvent, à **asques**.

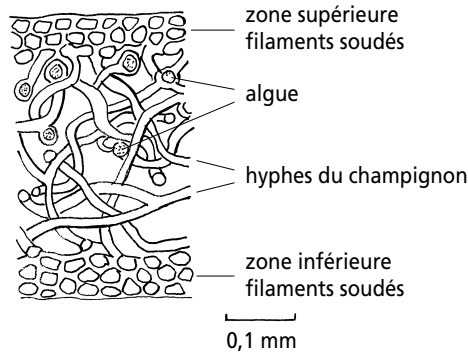


Figure 2.32 - Structure hétérogène chez un lichen foliacé.

Les thalles des lichens ne sont pas de simples enchevêtrements d'hyphes fongiques et de cellules d'algues. Ils se répartissent en plusieurs catégories (fig. 2.33).

- Les thalles **fruticuleux** ou buissonnants. Ce sont ceux que l'on remarque le plus souvent, car ils donnent des touffes pendantes ou dressées d'assez grandes dimensions. Ils sont constitués, soit de tiges cylindriques plus ou moins ramifiées, soit de lames entières ou divisées.
- Les thalles **foliacés** sont formés de lames plus ou moins divisées en lobes appliqués au support qui les porte. Ils sont fixés par des crampons.
- Les thalles **squamuleux** sont constitués par des écailles qui adhèrent au substrat par toute leur face inférieure, sauf sur les bords.

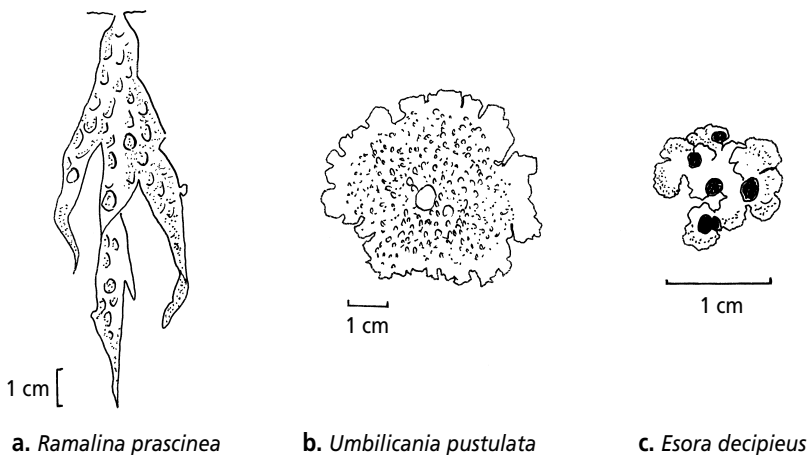


Figure 2.33 - Quelques types de thalles de lichens.

a, fruticuleux ; b, foliacé ; c, squamuleux. (D'après Souchon, simplifié.)

Chapitre 2 • Savoir décrire un végétal

- Les thalles **crustacés** sont étroitement appliqués au support et font corps avec lui.
- Les thalles **gélatineux** sont noirâtres, rigides et opaques quand ils sont secs. Ils gonflent en masses gélatineuses sombres mais translucides sous l'influence de l'humidité.
- Les thalles **complexes** sont formés de touffes dressées simples ou ramifiées portées par un thalle foliacé, squamuleux ou crustacé.

Racine, tige, feuille, fleur, fruit, thalle, la variabilité entre les différentes formes est immense, surtout que près de 300 000 plantes ont été recensées sur notre terre. Il va falloir d'abord savoir les nommer puis aussi les classer en réunissant par commodité, les plantes semblables. Ceci fera l'objet du chapitre suivant.

Résumé

Décrire les végétaux nécessite la connaissance d'un vocabulaire précis. Les Cormophytes, les plus fréquentes, sont constituées de tiges, de feuilles, de racines. Si l'organisation théorique est relativement simple, elle recouvre en réalité de très nombreuses variantes aussi bien dans les formes que dans les fonctions. La reproduction chez les plantes à fleurs, se fait dans les fleurs comprenant classiquement quatre verticilles de pièces : les sépales forment le calice et les pétales la corolle, l'androcée est constitué des étamines et le gynécée est composé de l'ovaire. Ce dernier est formé de carpelles dans lesquels se trouvent les ovules. Après fécondation, l'ovule donne la graine et l'ovaire le fruit. Quand seul l'ovaire se développe, c'est un vrai fruit, quand le réceptacle croît aussi, c'est un pseudo-fruit.

Chez les Thallophytes l'appareil végétatif est constitué de cellules isolées ou plus fréquemment d'hyphes pouvant être cénocytiques ou cloisonnés.

COMMENT S'APPELLE CETTE PLANTE ? QUELLE EST SA PARENTÉ ? QUELLE EST SON HISTOIRE ?

La nomenclature végétale a pour but de nommer et de désigner les innombrables plantes qui poussent à la surface du globe, mais aussi de les rassembler en groupes plus ou moins vastes, mettant en évidence leurs caractères communs, leurs ressemblances ou leurs différences.

Les premières classifications ont été établies sur des bases purement morphologiques. L'étude de l'anatomie, des phénomènes de reproduction, et plus récemment les caractères biochimiques et moléculaires, ne sont venus que bien plus tard et n'ont fait, le plus souvent, que confirmer les premières classifications. Ceci apporte quelque confiance dans les systèmes actuels.

3.1 LA CLASSIFICATION DES PLANTES EN EUROPE JUSQU'À LINNÉ

Bien peu de choses nous sont parvenues des œuvres de Théophraste (IV^e siècle av. J.-C.), ou de Dioscoride (médecin grec du I^{er} siècle). Pourtant, ils connaissaient quelques centaines de plantes qu'ils divisaient simplement en arbres, arbustes et herbes.

Au temps des Grecs

Théophraste, élève d'Aristote est l'auteur d'une *Histoire des Plantes*, dans laquelle il traitait des plantes des rivières, des marais et des lacs, spécialement en Égypte. Il mettait à profit les expéditions de son Maître et ami, Alexandre le Grand. Le *Traité Sur la Matière Médicale* de Dioscoride, nous est seulement connu par les copies successives qui en furent faites comme le *Codex Lutetianus* datant du IX^e siècle.

La botanique moderne date de la Renaissance. Les premiers botanistes descripteurs comme Brunfels (*Herbarum Vivae Eicones*, 1530), Fuchs (*De Herboria Stirpium*, 1532), établirent les catalogues descriptifs des plantes cultivées ou connues dans leurs pays respectifs. Ils groupèrent ensemble les plantes qui leur paraissaient voisines et

constituèrent souvent l'ébauche des premières familles végétales comme les Ombellifères, les Composées, les Lamiacées ou les Légumineuses. Pendant le ^{xvii}^e siècle, les progrès de la botanique générale, l'emploi du microscope, la découverte de la sexualité des fleurs et du rôle de leurs diverses parties amenèrent de rapides progrès dans les classifications. L'Anglais John Ray (1623-1703) édifie la première classification d'allure moderne, basée sur le nombre de cotylédons de la graine. C'est de lui que date la distinction entre Monocotylédones et Dicotylédones. Au ^{xviii}^e siècle, au milieu des hommes éminents dont les travaux et les découvertes ont amené la botanique à l'état où la voyons aujourd'hui, trois d'entre eux se distinguent.

Tournefort, né à Aix-en-Provence, le 5 juin 1656 a eu le mérite de tracer avec une admirable précision les caractères de toutes les plantes connues à cette époque. Linné peut être considéré, à juste titre, comme le fondateur de la botanique moderne. Né à Roeskild, en Suède, le 23 mai 1707, il précisa les caractères des plantes et donna les moyens de les reconnaître et de les identifier grâce à un système binaire d'appellation. Enfin Jussieu, ou plus exactement les Jussieu, puisqu'il s'agit de Bernard de Jussieu et de son frère Laurent fondèrent la méthode des familles naturelles. Elle est toujours appliquée à la botanique mais aussi à toutes les branches des sciences naturelles.

3.2 LA HIÉRARCHIE BOTANIQUE ET SA NOMENCLATURE

Les premiers botanistes désignaient les plantes soit par leur nom populaire (on dit aussi vernaculaire), ou alors par une suite de mots latins difficilement utilisables quand il faut classer, ou même seulement répertorier, un grand nombre de plantes. Progressivement des repères hiérarchiques ont été employés. Il est indispensable de les connaître avant d'aborder un système de classification.

3.2.1 L'individu

Le nom d'**individu** s'applique à chaque être distinct formant un tout et que l'on ne peut diviser sans lui faire perdre une partie de ses caractères et de ses propriétés. Ainsi dans un champ de tabac, dans un champ de trèfle blanc chaque pied de tabac ou de trèfle est un individu.

3.2.2 L'espèce

L'**espèce** est l'ensemble de tous les individus qui ont sensiblement les mêmes caractères. Tous les individus qui la composent peuvent se féconder mutuellement et donner naissance à une suite d'individus se reproduisant dans les mêmes conditions. Tous les individus d'un champ de trèfle blanc appartiennent à l'espèce trèfle rampant. Les individus qui composent une espèce présentent ordinairement les mêmes caractères essentiels. Des différences mineures (couleur, pilosité...) n'altèrent pas les caractères essentiels. On parle alors de **variétés**. Ce terme est très utilisé en agriculture.

Histoire du tabac

Christophe Colomb, en 1493, à son retour des Antilles, introduisit en Europe une espèce de tabac (à priser), qui est à l'origine des variétés industrielles (tabac brun, blond et tabac Burley) qui ont été obtenues par sélection à l'intérieur de cette espèce originelle. C'est une autre espèce plus rustique abandonnée actuellement en Europe, que Nicot aurait introduite dans notre pays en 1560. Ces deux espèces de tabac, font partie des 67 espèces de tabac actuellement connues et dont certaines sont cultivées pour la décoration florale. Ensemble, elles forment le genre tabac qui appartient à la famille des *Solanaceae*. Les tomates, les aubergines, les poivrons, les pommes de terre et les pétunias appartiennent aussi à la famille des *Solanaceae*.

3.2.3 Le genre

De même que la réunion des individus forme l'espèce, les différentes espèces qui ont entre elles une ressemblance évidente constituent le **genre**. L'espèce trèfle des prés de couleur rouge (fig. 3.1b), ainsi que l'espèce trèfle rampant (fig. 3.1a) appartiennent toutes deux au genre trèfle.

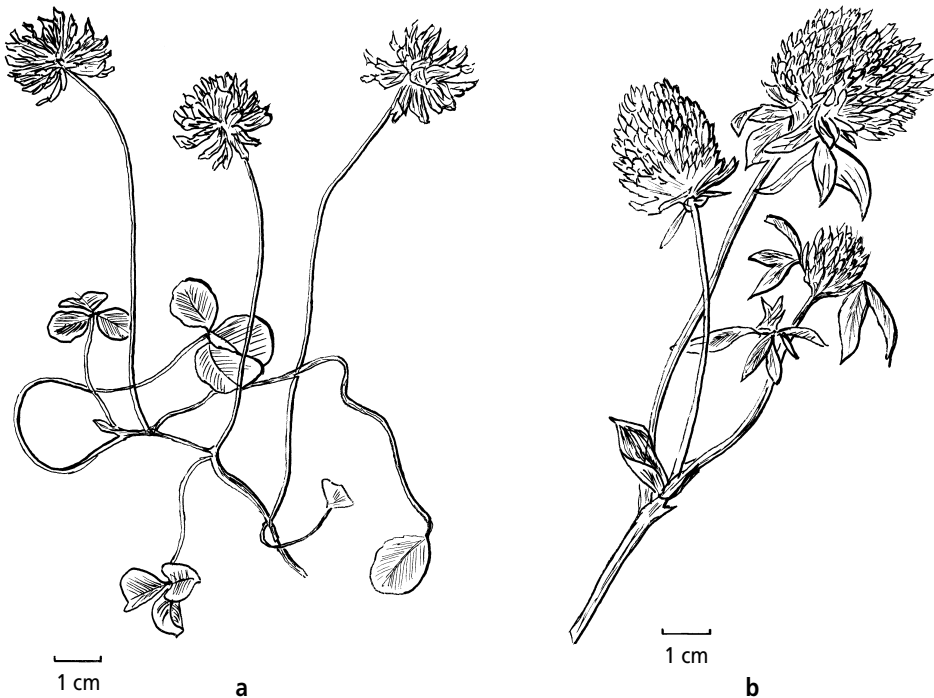


Figure 3.1 - Deux genres de l'espèce Trèfle.
a, le trèfle rampant ; b, le trèfle des prés.

3.2.4 La famille

Les biologistes regroupent dans une **famille** toutes les espèces ayant un certain nombre de caractères communs comme par exemple la forme des fleurs. Les trèfles, les pois, les fèves se ressemblent aussi bien dans leur morphologie que dans la forme de leurs fleurs. Ils appartiennent à la famille des *Fabaceae*.

3.2.5 Les catégories supérieures

Les familles proches les unes des autres sont groupées en **ordre**, les ordres proches en **classes**, elles-mêmes assemblées en **divisions** (appelées aussi **phylum**) avec la possibilité de créer des sous-divisions, des sur-ordres, des sous-ordres, des sous-phylums, etc. L'ensemble des divisions constitue le règne végétal.

Cette hiérarchie étant universellement reconnue et adoptée par les biologistes, la nécessité de fixer indiscutablement les noms a entraîné l'adoption de règles de nomenclature. Le premier texte date de 1867, puis régulièrement les lois sont réactualisées. Selon les prescriptions de l'*International Code of Botanical Nomenclature* adoptées en juillet 2005 au XVII^e Congrès international de botanique à Vienne, tous les noms utilisés doivent être en latin et la terminaison doit correspondre à un niveau hiérarchique. Le trèfle rampant blanc doit dorénavant s'écrire :

Règne : *Eucaryotae*
Sous-règne : *Plantae*
Embranchement : *Spermatophyta*
Sous-embranchement : *Magnoliophytina* (ex. : *Angiospermae*)
Classe : *Magnolitaе*
Ordre : *Fabales*
Famille : *Fabaceae*
Genre : *Trifolium*
Espèce : *repens*

Heureusement les anciennes dénominations comme *Angiospermae*, voire Angiospermes pour *Magnoliophytina*, Dicotylédones pour *Magnolitaе*, Fabacées (ex Papilionacées) pour *Fabaceae* sont encore tolérées pour l'usage local.

Le poids des traditions

Il est encore toléré que huit familles portent des noms plus traditionnels :

Compositae = *Asteraceae*,
Cruciferae = *Brassicaceae*,
Gramineae = *Poaceae*,
Labiatae = *Lamiaceae*,
Umbelliferae = *Apiaceae*,
Guttiferae = *Clusiaceae*,
Palmeae = *Arecaceae*,
Leguminosae = *Fabaceae*

Il en sera parfois, fait usage dans cet ouvrage, mais dans les publications internationales le code doit être adopté. La typographie latine est obligatoire, quel que soit l'alphabet utilisé dans le reste des écrits.

La nomenclature horticole a des règles de nomenclature aussi codifiées

1. Les formes cultivées sont les cultivars.
2. Une plante hybride est précédée du signe x.
3. Une plante chimère du signe +.
4. Les noms des cultivars sont tirés des langues vivantes et non du latin.
5. Le nom s'écrit avec une initiale capitale.
6. Le nom est signalé par des « » simples.
7. Il s'écrit en lettres droites.

3.2.6 Le taxon

Cette classification en espèce, genre, famille paraît simple, mais devant la diversité du monde vivant, bon nombre de naturalistes, dans un souci initialement louable de précision, ont pris l'habitude de subdiviser les familles en sous-familles, les variétés en sous-variétés, il devient parfois bien difficile de s'y retrouver. C'est pourquoi a été introduite voici quelques années, la notion de **taxa** (singulier **taxon**). C'est l'unité occupant un rang défini dans la classification. Elle présente l'avantage de ne pas préciser le niveau où l'on se trouve. Toujours pour le commun trèfle rampant on parlera du taxon des *Fabaceae* ou du taxon des trèfles.

3.3 LA NOMENCLATURE BINAIRE DE LINNÉ

Le grand mérite de Carl von Linné, professeur de botanique à Uppsala en Suède, fut de donner pour chaque plante une nomenclature binaire basée sur le nom de genre et d'espèce. Elle a été publiée le 1^{er} mai 1753, dans son ouvrage « *Species Plantarum* ». Cette classification est universellement utilisée aussi bien dans le monde végétal qu'animal.

Chaque genre est désigné par un nom particulier qui reste le même pour toutes les espèces qu'il réunit. Chaque espèce d'un genre se distingue des autres par un second nom ajouté au genre.

La nomenclature binaire : une simplification

Le trèfle blanc (nom vernaculaire) appelé Trèfle rampant (*Trifolium repens* L.) par Linné en 1753, était nommé *Trifolium pratense album* par Tournefort en 1700, et *Trifolium caule repente, spicis depressis, siliquis tetraspermis* par Haller en 1732.

Ainsi toutes les espèces de chênes, formant le genre Chêne, sont dénommées universellement par *Quercus* (notez le **Q** majuscule). Mais chaque espèce de ce genre a un nom spécifique ajouté au premier. Ainsi le chêne pédonculé s'appellera *Quercus pedunculata* (avec un **p** minuscule), le chêne vert : *Quercus ilex*, le chêne liège : *Quercus suber*.

L'origine des noms latins

Le nom de genre correspond bien souvent aux noms qu'ils portent dans la langue latine : *Quercus* (chêne), *Pinus* (pin), *Prunus* (prunier), *Rosa* (rose) ou *Triticum* (blé). Le nom d'espèce exprime souvent un caractère saillant : *repens* (rampant), *pratense* (des champs), *odoratum* (odorant), à moins qu'il ne soit forgé de toutes pièces par le botaniste qui le premier a décrit cette espèce et qui veut honorer sa famille ou un botaniste célèbre ou un(e) ami(e). La rose *Rosa serafini* Viviani, a été décrite en 1824 par Viviani et dédiée à Sérafini, botaniste italien.

Ces noms spécifiques sont souvent d'origine latine ou latinisée. Ceci leur confère l'universalité et explique qu'ils soient écrits soit en *italique*, soit soulignés, règles typographiques habituelles quand on utilise en français un mot d'origine étrangère. À ces deux noms de genre et d'espèce, on ajoute traditionnellement les initiales du botaniste qui a décrit cette espèce. Le plus célèbre est incontestablement Linné, ce qui fait que bien des noms de plantes sont suivis de L. ; dans les flores les plus récentes on dénombre plus de 300 initiales. Ainsi, chez les pins qui appartiennent à la famille des *Abietineaceae*, *Pinus silvestris* L. correspond au pin sylvestre décrit par Linné, et *Pinus maritima* Lam. au pin maritime décrit par Lamarck (1744-1829). Dans un texte écrit, il est d'usage de ne donner le nom d'auteur que lors de la première citation.

Quelques botanistes ayant décrit des espèces

DC.	Augustin Pyrame de Candolle, botaniste suisse (1778-1841)
Fr.	Elias Magnus Fries, botaniste suédois (1794-1878)
Jacq.	Nikolaus Joseph von Jacquin, botaniste néerlandais, (1727-1817)
Juss. A	Antoine Laurent de Jussieu, naturaliste français (1748-1836)
K.Koch	Karl Koch, botaniste allemand (1809-1879)
L.	Karl Linné, naturaliste suédois (1707-1778)
L'Hérit.	Charles-Louis l'Héritier de Brutelle, naturaliste français (1746-1800)
Lam.	Jean-Baptiste Monnet, chevalier de Lamarck naturaliste français (1744-1829)
Mill.	Philip Miller botaniste d'origine écossaise, (1691-1771)
Poepp.	Eduard Friedrich Poeppig, naturaliste allemand (1798-1868)
Rchb.	Heinrich Gottlieb Ludwig Reichenbach, naturaliste allemand (1793-1879)
Thunb.	Carl Peter Thunberg, naturaliste suédois (1743-1828)
Tourn.	Joseph Pitton de Tournefort, naturaliste français (1656-1708)
Trin.	Carl Bernhard von Trinius, naturaliste allemand (1778-1844)

On retrouvera la liste des abréviations d'auteur en taxinomie végétale sur le site : http://fr.wikipedia.org/wiki/Liste_des_abr%C3%A9viations_d%27auteur_en_taxinomie_v%C3%A9g%C3%A9tale#L

3.4 LES CLASSIFICATIONS VÉGÉTALES

Dès les temps les plus anciens, les savants ont cherché à classer les plantes. Tout naturellement, ce sont des caractères faciles à observer qui servirent d'abord de clefs de classement. Les classifications de Tournefort, Linné et de Jussieu sont les plus

connues. À partir du XIX^e siècle, simultanément aux débats sur les notions d'évolution, les naturalistes ont tenté d'établir les enchaînements des groupes en allant des plus primitifs aux plus évolués. Il s'agit alors de **classifications phylogénétiques**. Science d'observation, la **taxonomie** (science de la classification des taxons) a aussi fait appel à la **paléontologie** (science de l'étude des fossiles) pour retrouver des ancêtres parfois disparus. Actuellement, elle fait aussi appel aux techniques les plus modernes de biologie moléculaire (analyse des protéines et des acides nucléiques) pour préciser les liens de parenté entre les différents groupes de plantes. Les classifications se modifient rapidement. C'est une conséquence de l'important travail scientifique effectué mais aussi de la complexité du problème à vouloir systématiquement classer la nature dans des « petites boîtes ». Dans le cadre de cet ouvrage quelques classifications seront évoquées. Même si, intellectuellement, les classifications phylogénétiques sont plus satisfaisantes pour l'esprit, ce sont les classifications naturelles beaucoup plus didactiques, malgré leurs imprécisions, qui servent de fil conducteur dans l'approche de la biologie végétale.

3.4.1 Les classifications naturelles

Tableau 3.1 – Classification (simplifiée) de Tournefort
d'après Le Maout, 1846 (la terminologie présentée est celle du XIX^e siècle).

						Classes		Exemples	
fleurs	herbes	pétalées	simples	monopétales	régulières	1	CAMPANIFORMES	Belladone	
						2	INFUNDIBULIFORMES	Liseron	
				Irrégulières		3	PERSONNÉES	Muflier	
						4	LABIÉES	Sauge	
			polypétales	régulières		5	CRUCIFORMES	Giroflée	
						6	ROSACÉES	Fraisier	
						7	OMBELLIFÈRES	Carotte	
						8	CARYOPHYLLÉES	Céillet	
						9	LILIACÉES	Tulipe	
				irrégulières		10	PAPILIONACÉES	Pois	
						11	ANOMALES	Violette	
		composées				12	FLOSCULEUSES	Chardon	
						13	SEMI-FLOSCULEUSES	Pissenlit	
						14	RADIÉES	Pâquerette	
						15	À ÉTAMINES	Avoine	
	apétalées				16	SANS FLEURS	Fougères		
					17	SANS FLEURS NI FRUIT	Champignons		
		arbres	apétalées				18	APÉTALES	Laurier
							19	AMENTACÉES	Saule
		pétalées	monopétales				20	MONOPÉTALES	Sureau
				polypétales	régulières	21	ROSACÉES	Cerisier	
			irrégulières		22	PAPILIONACÉES	Robinier		

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Chapitre 3 • Comment s'appelle cette plante ?

La classification des plantes établie par Tournefort en 1693 se base sur la consistance de la tige, sur la présence ou l'absence de corolle (et pour lui toute enveloppe florale non verte est une corolle), sur l'isolement ou l'agglomération des fleurs et sur la forme des pétales. Cette méthode comprenant 10 000 espèces était fondée sur la partie la plus saillante de la plante, donc facile à pratiquer et à comprendre (tabl. 3.1). Elle obtint immédiatement un succès universel, mais très vite l'augmentation des espèces connues, dont un grand nombre ne pouvait entrer dans aucune de ses classes, l'a faite tomber en désuétude.

Le système de Linné, qui parut quarante deux ans après celui de Tournefort date de 1735. Il était essentiellement fondé sur les modifications variées que peuvent présenter les organes sexuels, étamines et carpelles. Suivant la philosophie des époques antérieures (période grecque, loi salique...) Linné donnait dans le choix des critères de classification, la priorité au sexe mâle (tabl. 3.2).

Tableau 3.2 – Clef du système de classification de Linné.
(D'après Le Maout, 1846, simplifié.)

							Classes	Exemples
étamines et pistil	visibles	présents sur la même fleur	étamines non adhérentes au pistil	libres entre elles et égales	1 étamine	1	MONANDRIE	Centranthe
					2 étamines	2	DIANDRIE	Véronique
					3 étamines	3	TRIANDRIE	Iris
					4 étamines	4	TÉRANDRIE	Plantain
					5 étamines	5	PÉTANDRIE	Mouron
					6 étamines	6	HEXANDRIE	Lis
					7 étamines	7	HEPTANDRIE	Marronnier
					8 étamines	8	OCTANDRIE	Épilobe
					9 étamines	9	ENNÉANDRIE	Laurier
					10 étamines	10	DÉCANDRIE	Œillet
					11 à 19 étamines	11	DODÉCANDRIE	Joubarbe
					+ 20 sur calice	12	ICOSANDRIE	Fraisier
					+ 20 sur réceptacle	13	POLYANDRIE	Renoncule
				libres et inégales	4 dont 2 longues	14	DIDYNAMIE	Muflier
					6 dont 2 longues	15	TÉTRADYNAMIE	Giroflée
				soudées par leurs filets	en un corps	16	MONADELPHIE	Mauve
					en deux corps	17	DIADELPHIE	Pois
					en <i>n</i> corps	18	POLYADELPHIE	Millepertuis
				soudées en un cylindre		19	SYNGÉNÉSIE	Bleuet
				étamines adhérentes au pistil		20	GYNANDRIE	Orchidée
	non visibles	présents sur des fleurs différentes	fleurs sur le même individu		21	MONOÉCIE	Arum	
			fleurs sur deux individus différents		22	DIOÉCIE	Urtica	
			fleurs sur un ou plusieurs individus		23	POLYGAMIE	Pariétaire	
					24	CRYPTOGAMIE	Fougère	

Cette classification qui comprenait 24 classes de plantes n’a gardé qu’un intérêt historique. Ce système très artificiel réunissait côte à côte l’oseille et la bruyère, la carotte et la belladone.

Géranium ou pélargonium ?

En 1753 Linné décrivait dans le genre *Geranium* plusieurs espèces dont *Geranium robertianum* L. et *Geranium peltatum* L. (le géranium lierre). En 1783, le botaniste L’Héritier s’appuyant sur de nouveaux critères a fragmenté le genre *Geranium* et a créé le genre nouveau *Pelargonium* où il a inclus *Geranium peltatum* L. qui depuis s’appelle *Pelargonium peltatum* (L.) l’Hérit. (L.) rappelle que précédemment Linné avait décrit cette espèce, mais que c’est L’Héritier, L’Her., qui en a fixé les canons actuels. Dans le langage courant on conserve le nom de géranium pour les *Pelargonium*. C’est une réminiscence de la botanique de Linné.

C’est en 1789, qu’Antoine-Laurent de Jussieu présenta dans son ouvrage *Genera plantarum*, la première classification naturelle des végétaux. Il établissait une méthode réunissant en 15 classes des familles végétales ayant des points communs. Les critères de classement sont pris dans les organes les plus importants. En première ligne, il considérait la structure de l’embryon et ensuite la position relative des organes sexuels entre eux. Les végétaux ont été divisés en trois grands embranchements : les Acotylédones auxquelles manque l’embryon, les Monocotylédones à un cotylédon et les Dicotylédones à deux. Puis une seconde série de caractères, permet d’établir les classes. Elle est fondée sur l’insertion relative des étamines, ou de la corolle par rapport aux organes femelles de reproduction. Les Dicotylédones étant les plus nombreuses chaque classe a été subdivisée selon le fait que les anthères sont libres ou soudées entre elles (tabl. 3.3).

Tableau 3.3 – Classification naturelle de Jussieu. (D’après Le Maout, 1846, simplifié.)

					Classes	Exemples
Acotylédones				1	ACOTYLÉDONES	Champignons
Mono-cotylédones	Étamines insérées sur le réceptacle			2	MONO-HYPOGYNIE	Avoine
	Étamines insérées sur le calyce*			3	MONO-PÉRIGYNIE	Iris
	Étamines insérées sur l'ovaire			4	MONO-ÉPIGÉNIE	Orchidée
Dicotylédones	Fleur apétale	Étamines insérées sur l'ovaire		5	ÉPISTAMINIE	Aristolochie
		Étamines insérées sur le calyce*		6	PÉRISTAMINIE	Rumex
		Étamines insérées sur le réceptacle		7	HYPOSTAMINIE	Plantain
	Fleur monopétale avec corolle staminifère	insérée sur le réceptacle		8	HYPOCOROLLIE	Belladone
		insérée sur le calyce*		9	PÉRICOROLLIE	Campanule
		insérée sur l'ovaire	épicorollie	10	SYNANTHÉRIE	Bleuet
			épicorollie	11	CORISANTHÉRIE	Sureau
	Fleur polypétale	Étamines insérées sur l'ovaire		12	ÉPIPÉTALIE	Carotte
		Étamines insérées sur le calyce*		13	HYPOPÉTALIE	Renoncule
		Étamines insérées sur le réceptacle		14	PÉRIPÉTALIE	Fraisier
Fleurs staminées et pistillées sur individus différents			15	DICLINE	Ortie	

* En 1846, dans l'Atlas élémentaire de Botanique d'Emmanuel le Maout, paru chez Fortin et Masson, libraires des Sociétés savantes à Paris, le calice, partie stérile de la fleur, est orthographié avec un y.

Le choix judicieux des critères de classement permit à Jussieu de placer les plantes de manière qu'elles soient précédées et suivies de celles qui avaient le plus d'affinité. Il introduisait sciemment ou inconsciemment l'idée d'une progression naturelle entre les familles, concept à la base des classifications phylogénétiques actuelles. Cette classification naturelle et celles qui suivirent comme celle du botaniste suisse De Candolle (1778-1841) eurent de très grandes applications pratiques puisqu'elles sont à la base des flores couramment utilisées, depuis les plus simples comme *Les noms des fleurs trouvés par méthode simple* de Gaston Bonnier du début du xx^e siècle, jusqu'à la *Flore* de Marcel Guinochet et René de Vilmorin en 5 volumes publiée en 1983.

Pourquoi des herbiers ?

L'herbier est un outil indispensable aux études de systématique végétale. Les herbiers (8 millions d'échantillons au Muséum national d'histoire naturelle de Paris) servent de références pour les chercheurs. Ce sont d'abord des conservatoires d'échantillons et aussi, des témoins de l'évolution récente des plantes. Ils constituent des outils biologiques qui reflètent les conditions dans lesquelles les plantes ont poussé.

3.4.2 Les classifications phylogénétiques

Les classifications actuelles tentent d'établir l'enchaînement des groupes de plantes des plus primitifs aux plus évolués. Ce sont les **classifications phylogénétiques**. Elles ont commencé à se développer au xix^e siècle ; ainsi dès 1866 Haeckel en Allemagne proposait une classification où toutes les plantes avaient un ancêtre commun et en dérivait par l'action de diversifications multiples. Depuis près de 150 ans les botanistes recherchent une classification universelle devant refléter les ressemblances entre les espèces et résumer les étapes de l'évolution. Pour y arriver, ils se basent sur des critères morphologiques (comme les classifications naturelles antérieures), mais aussi sur les résultats des sciences nouvelles : biochimie, palynologie, taxonomie expérimentale... Depuis le milieu du xx^e siècle, plusieurs grandes classifications phylogénétiques ont été proposées. Citons seulement celles de l'américain Arthur Cronquist de 1988 et du russe Armen Thakhtajan de 1997. Loin d'être immuables, les classifications sont modifiées en fonction des progrès des connaissances permettant de proposer de nouvelles hypothèses. Il reste, cependant, de nombreuses difficultés qui proviennent du fait que très peu de formes actuellement vivantes sont réellement primitives et qu'il arrive que des plantes partagent un caractère qui n'est pas dû à une parenté proche mais à une simple convergence évolutive. L'utilisation de la biologie moléculaire depuis quelques années donne aux botanistes une nouvelle méthode de comparaison entre familles et ordres permettant de préciser plusieurs points encore obscurs ou imprécis de la classification des végétaux. Pour construire ces classifications phylogénétiques, les botanistes s'appuient sur des critères très précis :

a) Importance de la structure cellulaire : Procaryotes et Eucaryotes

Une importante distinction apportée par les biologistes dans la classification naturelle fut de distinguer dès la fin du xix^e siècle, que le monde vivant est constitué des

Procaryotes et des **Eucaryotes** (du grec *karuon* = noyau, *proto* = premier et *eu* = bien). Les procaryotes sont des organismes de petite taille, aux cellules dépourvues de noyaux et délimitées par une membrane. Le plus souvent, ils sont microscopiques, en majorité unicellulaires. Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne connaît pas de reproduction sexuée typique mais seulement une multiplication cellulaire correspondant à une fission binaire de chaque cellule. À l'opposé, le groupe des Eucaryotes rassemble des organismes pour la plupart pluricellulaires et très différents tant par leur taille et leur forme que par leur complexité structurale. Ils possèdent un noyau vrai, délimité habituellement par une membrane.

Deux hypothèses sur l'origine des Eucaryotes

Selon l'hypothèse de l'origine autogène, la complexité de la cellule eucaryote proviendrait de l'invagination et de la spécialisation de la membrane plasmique, tandis que selon l'hypothèse de l'origine endosymbiotique, la cellule eucaryote proviendrait d'un conglomérat de procaryotes qui ont établi des relations symbiotiques. Les membranes des mitochondries et des chloroplastes seraient alors des vestiges des anciens procaryotes.

b) Thallophytes et Cormophytes

En se basant sur l'organisation générale des végétaux eucaryotes, les biologistes ont distingué les **Thallophytes** et les **Cormophytes**, dont l'appareil végétatif est respectivement un thalle ou un cormus. Ce dernier est constitué de rameaux feuillés tandis que le premier ne comprend jamais de tiges, de feuilles, de racines et pas de tissus conducteurs. Il était donc logique de trouver chez les Thallophytes, les algues et les champignons. Cette distinction apparemment simple entre le thalle et le cormus s'accompagne de différences beaucoup plus importantes au niveau des organes reproducteurs : au moment de la reproduction les Thallophytes eucaryotiques produisent à partir d'une cellule mère des spores et des gamètes qui restent à l'intérieur de la paroi squelettique de celle-ci en formant un **sporocyste** ou un **gamétocyste**. Au contraire chez les Cormophytes, au cours des premières divisions d'une cellule mère une couche pluricellulaire forme un sac qui contiendra spores et gamètes : le **sporange** ou le **gamétange** (fig. 3.2).

Le gamétange femelle des Cormophytes est l'**archégone** (du grec *gonê* = semence et *arca* = coffre) en forme de bouteille. Le ventre est surmonté d'un col et contient un seul gamète femelle : l'**oosphère** (fig. 3.3). Les Cormophytes sont aussi appelées des **Archégoniates**, même si certaines Cormophytes (les Angiospermes) présentent des archégonies modifiées.

L'ensemble des Cormophytes comprend l'immense majorité des plantes terrestres. Pour mieux les décrire de nombreux biologistes ont introduit des séparations basées sur des observations morphologiques.

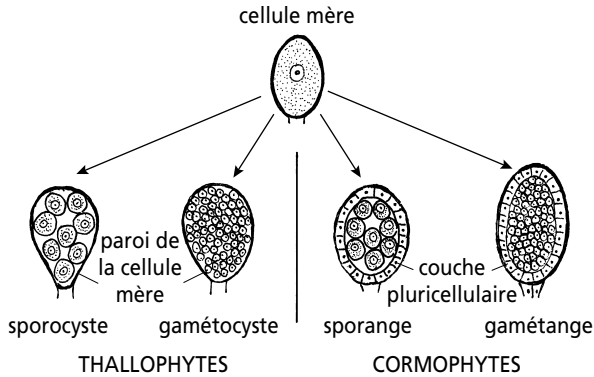


Figure 3.2 - Thallophytes et Cormophytes, différences quant aux organes reproducteurs.

Les Thallophytes produisent des spores et des gamètes qui restent à l'intérieur de la paroi squelettique. Chez les Cormophytes, une couche pluricellulaire forme un sac qui contiendra spores et gamètes. (D'après Gorenflot, modifié.)

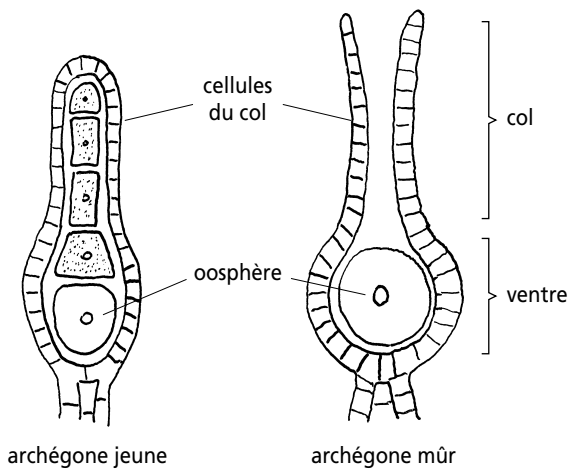


Figure 3.3 - L'archéogone et l'oosphère des Cormophytes (Archégoniates). (D'après Feldmann, in Gorenflot, 1997.)

1. La présence de racines et de vaisseaux conducteurs caractérise les **Rhizophytes**.
2. La présence de fleurs n'appartient qu'aux **Phanérogames** (de *phaneros* = visible et *gamos* = mariage), les plantes ayant des organes de reproduction moins voyants étant les **Cryptogames** (de *cryptos* = caché),
3. La présence du carpelle clos ne s'observe que chez les **Angiospermes**. La feuille carpellaire ouverte appartient aux **Gymnospermes**.
4. La présence de graines définit les **Spermaphytes**.

Plusieurs de ces critères sont redondants entre eux, ce qui ne facilite pas toujours la compréhension. Néanmoins, traditionnellement en France, on avait l'habitude jusqu'aux années 1960, de classer les végétaux de la manière suivante (tabl. 3.4) :

**Tableau 3.4 – Classification très utilisée en France jusque vers 1960.
(D'après J.-L. Guignard, simplifiée.)**

Procaryotes <i>Sans noyau</i>	Bactéries		
	Cyanophycées		
Eucaryotes <i>Avec noyau</i>	Thallophytes <i>Thalle</i>	Algues	
		Champignons	
		Lichens	
	Cormophytes <i>Cormus</i>	Bryophytes	
		Rhizophytes <i>Racines</i>	Ptéridophytes
			Préspermaphytes
		Trachéophytes	Gymnospermes
			Chlamydospermes
			Angiospermes

Cette classification avait le mérite d'être simple tout en montrant la progression de la complexité organisationnelle des végétaux. Elle soulevait cependant des problèmes quant aux limites qu'il faut donner aux différentes classes. Algues et champignons sont le plus souvent sources de difficultés. Ainsi les Myxomycètes (classiquement placés durant des siècles parmi les champignons, mais parfois aussi considérés comme des animaux) sont absolument aberrants ; amiboïdes et mobiles, ils semblent cependant parfois appartenir au monde végétal et forment des appareils reproducteurs semblables à ceux que l'on trouve chez les fougères (cf. 6.3.2). Plusieurs auteurs les ont donc séparés des autres champignons pour en faire un ensemble distinct. Mais justement, les champignons sont-ils des végétaux ? Si on compare un champignon, comme un bolet, et un plant de blé, le premier est incolore car dépourvu de chlorophylle, alors que le second est vert, car chlorophyllien. Le champignon est **hétérotrophe** ; il se nourrit de molécules organiques complexes et le second **autotrophe** car il synthétise ses molécules organiques à partir d'eau, d'anhydride carbonique, de sels minéraux et de lumière. Ceci a amené plusieurs auteurs à repenser complètement la classification ; Whittaker en 1969, proposait, ainsi, chez les Eucaryotes trois règnes distincts : les végétaux autotrophes, les champignons **saprophytes** et les animaux pourvus d'une fonction digestive.

De la difficulté d'établir une classification uniquement sur des critères morphologiques

Si on observe les euphorbes (plantes très communes des friches, aux tiges épaisses contenant un latex allergisant) et les cactées (famille des cactus), elles présentent toutes deux le caractère de succulence, qui pourrait laisser penser qu'elles sont apparentées. Il n'en est rigoureusement rien puisqu'elles n'appartiennent ni aux mêmes familles botaniques, ni aux mêmes ordres. Cette convergence morphologique ou homologie des formes (certains botanistes parlent aussi d'homoplasie) est une adaptation commune à la sécheresse. Une confusion identique pourrait être faite avec les cônes de pins et les cônes des aulnes qui présentent d'importantes ressemblances physiologiques, ce qui fait que les anciens botanistes avaient classés ces plantes ensemble bien que les premiers soient des Gymnospermes et les autres des Angiospermes.

c) L'apport des nouvelles sciences biologiques

Au milieu du ^{xx}e siècle, l'apport à la botanique de nouvelles sciences permit de faire évoluer les classifications naturelles définitivement vers des classifications phylogénétiques, qui reflètent les étapes de l'évolution. Jusque vers les années 1990, il s'agissait essentiellement des études embryologiques (développées par Souègues vers 1950 et plus récemment par Lebègue), de la taxonomie expérimentale et numérique de Guinocet à partir des années 1960, ou de la paléobotanique (étude des végétaux fossiles) et la palynologie (étude des pollens) mais aussi de la biochimie. La paléobotanique a confirmé, par exemple, que les Gymnospermes à ovules nus sont plus primitives que les Angiospermes à ovules enclos. Ceci ne veut pas dire cependant que ces dernières dérivent directement des premières. Ils viennent d'ancêtres communs, très anciens, aujourd'hui disparus.

Les outils expérimentaux

La taxonomie expérimentale étudie particulièrement la plasticité des espèces. Les résultats obtenus sur leur facilité d'adaptation à de nouvelles conditions écologiques naturelles ou expérimentales, ainsi que leurs possibilité de croisement permettent de rapprocher ou de séparer de nombreux taxons. La paléobotanique en s'intéressant aux formes anciennes rapproche les maillons manquants dans l'enchaînement des groupes les plus primitifs aux plus évolués. La biochimie apporte des éléments permettant de préciser les classifications phylogénétiques, ainsi, chaque genre de *Papaveraceae* (comme le coquelicot ou le pavot) à sa propre combinaison d'alcaloïdes. De même, dans le genre *Iris*, on peut classer les espèces d'après leur composition en glucides et cette classification est bien meilleure que toutes les classifications morphologiques.

Toutes ces informations nouvelles font que la classification des végétaux a été continuellement révisée. Aline Raynal-Roques en 1994 a rapporté une classification synoptique du règne végétal rajoutant aux critères morphologiques déjà admis dans les classifications naturelles, la composition des pigments (tabl. 3.5).

En analysant ce schéma on constate que les divisions proposées constituent des unités taxonomiques reconnues et bien différenciées depuis de nombreuses années. Certaines comprennent un grand nombre de représentants, alors que d'autres sont numériquement plus limitées. Mais, comme le précisait Aline Raynal-Roques, ce qui est important et novateur dans ce tableau, c'est que « les divisions sont ordonnées de manière à voir progresser la complexité de l'organisation des êtres ; on voit apparaître successivement des structures qui s'ajoutent aux précédentes, permettant des stratégies biologiques de plus en plus élaborées¹ ».

Ce tableau ne présente que les grandes divisions ou phylums du règne végétal. Il devient en effet, beaucoup plus difficile de représenter une classification allant jusqu'aux ordres, voire aux familles surtout quand on sait que des botanistes comme Arthur Cronquist du jardin botanique de New York de 1957 à 1988 a changé trois fois sa classification et reconnaît dans sa dernière mouture, 321 familles et 64 ordres, tandis qu'après plus de 50 ans de travail, Armen Takhtajan et son équipe de chercheurs de l'Académie

1. *La botanique redécouverte*, Belin/Inra éditeurs, 1994, page 98.

Tableau 3.5 – Présentation synoptique des divisions du règne végétal actuel.
(D'après A. Raynal-Roques, 1994, simplifié.)

PROCARYOTES		Bactéries
	<i>algues bleues</i>	Cyanobactéries
EUCARYOTES		
Pas de chlorophylle	<i>champignons</i>	Oomycètes
	<i>champignons</i>	Eumycètes
		Myxomycètes
Chlorophylle a + Pigments accessoires		Pyrrhophytes
		Chrysophytes
		Bacillariophytes
	<i>algues brunes</i>	Phaeophytes
	<i>algues rouges</i>	Rhodophytes
	<i>algues jaunes</i>	Xanthophytes
Chlorophylle a + Chlorophylle b		
Zygote sans protection	<i>euglènes</i>	Euglénophytes
	<i>algues vertes</i>	Chlorophytes
Zygote protégé par une coque dure (oogone)		Charophytes
Gamète femelle contenu dans un archégone		
pas d'appareil vasculaire	<i>mousses</i>	Bryophytes
un appareil vasculaire		
sexualité aquatique ni fleur ni graines		Psilophytes
		Lycophytes
		Phénophytes
	<i>fougères</i>	Ptéridophytes
sexualité aérienne : gamétophyte femelle dans un ovule		
ovules nus, pendus à des organes dans lesquels ils ne sont pas enfermés		Cycadophytes
		Gnétophytes
	<i>Ginkyo</i>	Ginkophytes
	<i>Gymnospermes</i>	Coniférophytes
ovules enfermés dans un carpelle, fleurs, graines	<i>Angiospermes</i>	Anthophytes

des Sciences de Russie à Saint-Pétersbourg, proposaient en 1997, 589 familles et 232 ordres ! De ce fait la présentation des classifications modernes devient complexe (et le plus souvent partielle) dans la mesure où elles tentent d'exprimer à la fois les relations de ressemblance-dissemblance entre les groupes de plantes et leurs relations phylogénétiques. Elles abandonnent souvent la présentation du tableau aux sections emboîtées au profit de l'arbuste aux multiples ramifications (fig. 3.4).

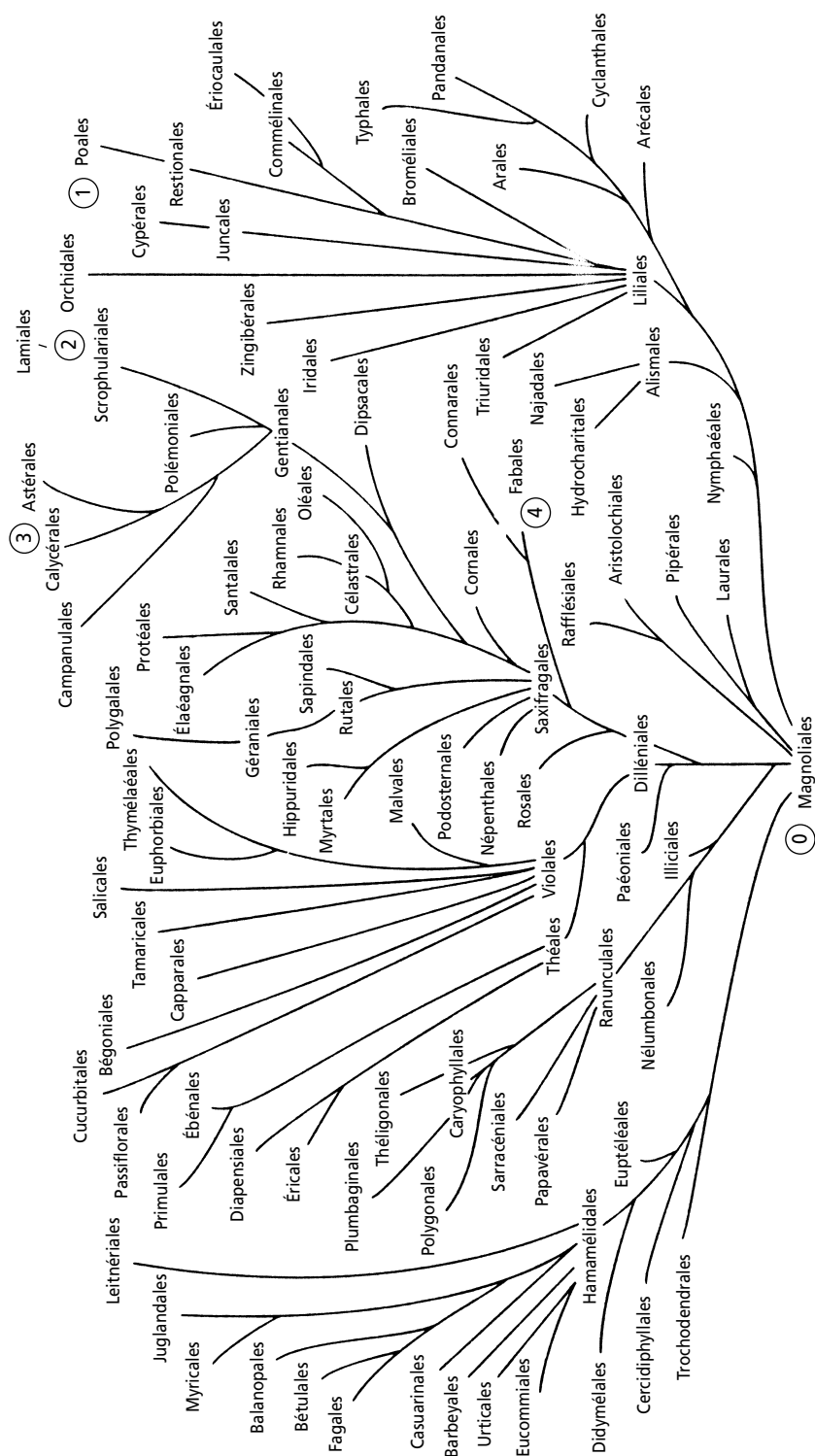


Figure 3.4 - La classification phylogénétique des plantes à fleurs de Takhtajan (1996). (D'après A. Raynal-Roque, 1994, simplifié.)

Il s'agit d'un arbuste aux branches ramifiées dont les tiges principales partent d'un groupe ancestral ⑥, les plus grandes se terminent par les ordres les plus évolués comme les Poales ① (Graminées), les Orchidales ② (Orchidées), ou les Asterales ③ (Composées), alors que les Fabales ④ (Légumineuses), moins évoluées, sont disposées plus bas. (Les chiffres ①, ②, ③ et ④ permettront de comparer avec la figure suivante.)

L'arbuste de Takhtajan à l'avantage d'être très lisible mais la représentation en deux dimensions peut masquer des relations taxonomiques entre différents phylums et surtout, il est construit sur le postulat que toutes les plantes à fleurs ont une même origine, ce qui est, bien sûr, contesté par des botanistes ! C'est pourquoi d'autres classifications généralement en trois dimensions ont été proposées. L'arbuste phylogénétique de Dahlgren datant de 1975, est le plus connu (fig. 3.5).

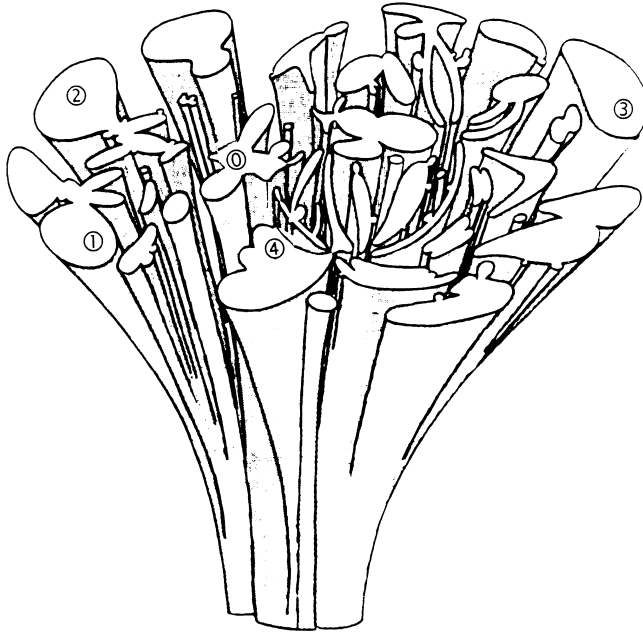


Figure 3.5 - L'arbuste phylogénétique de Dahlgren.
(D'après A. Raynal-Roque, 1994, simplifié.)

Dans cet arbuste, tridimensionnel, l'axe vertical exprime le temps et l'apparition progressive d'une ramification le long d'une branche représente la séparation d'un nouveau groupe taxonomique à partir d'un autre préexistant. Il n'y a pas un ancêtre commun. La section horizontale en haut du schéma, correspond au temps présent et représente l'importance quantitative de ces plantes dans la flore actuelle. Les chiffres ① : Magnoliales, ② : Poales, ③ : Orchidales, ④ : Astérisales et ⑤ : Fabales, permettent de comparer les deux classifications phylogéniques.

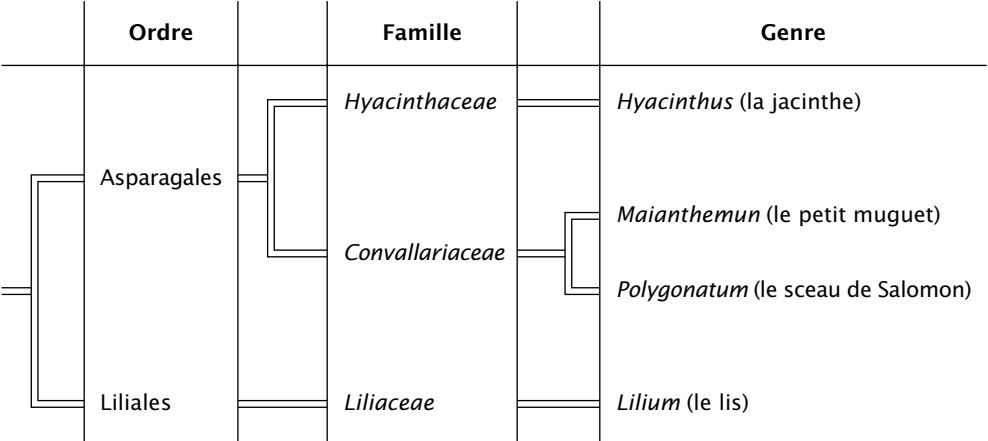
Depuis une dizaine d'années grâce aux études moléculaires, les botanistes détiennent une nouvelle méthode d'études permettant une meilleure comparaison entre genre, famille et ordre. Elle est basée sur la biologie moléculaire et particulièrement sur l'amplification des gènes par PCR (*Polymerase Chain Reaction* ou réaction en chaîne par l'ADN polymérase). Elle consiste à répliquer de nombreuses fois un fragment d'ADN et d'en étudier ensuite l'ordre des bases. Pour déterminer la parenté entre deux plantes, il suffit de comparer les séquences d'un extrait d'un même gène et de convertir en indices de divergence ou de convergence les différences (fig. 3.6).

Chapitre 3 • Comment s'appelle cette plante ?

En travaillant sur le gène de la **RubisCo** situé dans les chloroplastes (*cf.* 7.3.4) l'équipe de Mark Chase, botaniste anglais du jardin Botanique de Kew, a donné, en 1998, une nouvelle classification des Angiospermes en 462 familles qui maintenant fait référence à quelques détails près.

<i>Hyacinthus</i>	C	G	T	C	T	G	A	C	G	C	T	T	A	G	G	C	G	G	A	A	A	G	G	C	G	C	A	C	G	C	G	A	T	C	T	G	C	A	A	T	A	T	C	G	T		
<i>Polygonatum</i>	A	C	C	C	-	G	G	C	G	C	G	G	T	G	G	G	C	C	A	A	G	A	A	T	C	A	C	T	G	C	A	G	T	C	G	G	A	G	A	G	C	A	C	-	C	G	
<i>Maianthemum</i>	A	C	C	C	-	G	G	C	G	C	G	G	T	G	G	G	C	C	A	A	G	A	A	-	C	A	G	T	G	C	C	G	T	C	G	G	A	G	A	G	C	-	C	-	C	G	
<i>Lilium</i>	A	C	C	C	G	G	C	G	C	G	C	C	T	G	C	G	C	C	A	A	G	A	A	-	C	A	-	T	A	T	G	T	C	A	G	G	A	G	-	-	-	G	A	C	G	T	G

a Séquences partielles obtenues par Mugnier et *al.* (2000) d'une région non codante de l'ADN ribosomique de 4 plantes précédemment classées dans l'ordre des Liliales (Monocotylédones) et leurs nucléotides communs (identifiées par les bases). A : adénine, T : Thymine, G : Guanine, C : Cytosine. Les tirets indique l'absence de base et les grisés permettent de visualiser les pourcentages de bases communes aux 4 plantes : A 100 %, A 75 %, A 50 %.



b Arbre phylogénétique (partiel) proposé par Mugnier et *al.* (2000) à partir des séquences d'ADN décrites en a).

Figure 3.6 - Exemple d'arbre phylogénétique obtenu à partir des séquences partielles de nucléotides. (D'après J. Mugnier, modifié et simplifié.)

Les quatre plantes, qui dans les classifications anciennes appartenaient toutes à l'ordre des Liliales ont 11 bases communes, en 5 séquences, sur les 50 étudiées, ce qui montre bien leur parenté. Les séquences du sceau de Salomon et du petit muguet ne diffèrent que de 4 bases (□), ils appartiennent à la même famille des *Convallariaceae* (à laquelle appartient aussi le muguet), tandis, qu'à l'inverse, les séquences du lis et de la jacinthe présentant 38 différences sur 50 bases comparées, se voient séparées dans deux ordres différents : les Liliales pour le premier et les Asparagales pour la seconde.

Ces dernières années, est de plus en plus utilisée (fig. 3.7) la phylogénie moléculaire, étudiée par l'APG (*Angiosperm Phylogenetic Group*). Elle reflète les efforts faits en systématique pour que le système de classification des êtres vivants reflète au plus

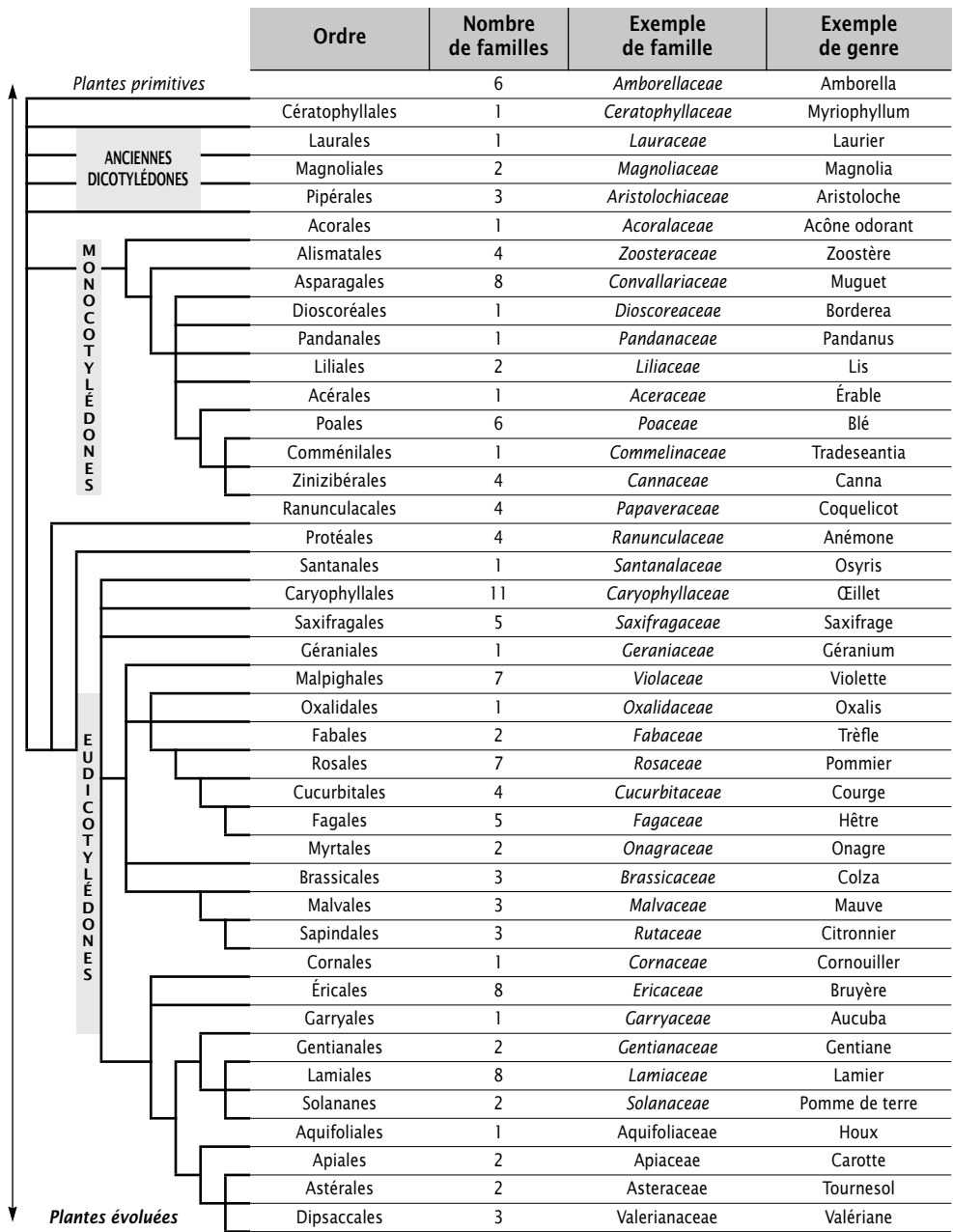


Figure 3.7 – La classification APG des Angiospermes par Chase en 1998 (simplifiée).

Dans cette classification, toutes les Angiospermes dérivent d'un ancêtre commun qui pourrait être une amborella, de la famille des *Amborellaceae*. Par souci de simplification pour chaque ordre, une seule famille et un seul genre sont présentés, comme exemple. On retrouve les anciennes Monocotylédones primitives, tandis que les Dicotylédones sont séparées en anciennes Dicotylédones et en Eudicotylédones plus évoluées. Ces dernières ayant au moins trois pores dans les grains de pollen.

près la véracité des liens de parenté entre les espèces, qu'elles soient actuelles ou éteintes. Cette classification est basée en grande partie sur les analyses des gènes codant pour les chloroplastes et montre que la grande division des Angiospermes (Monocotylédones et Dicotylédones) ne repose plus sur le nombre de feuilles primordiales (cotylédons) de l'embryon, mais sur un critère nouveau : le nombre de pores présents sur le grain de pollen. Un pore pour les plantes les plus primitives, trois pores ou plus pour les plus évoluées qui portent alors le nom d'**Eudicotylédones** (Dicotylédones vraies).

Elle introduit, même au niveau des familles, de notables changements avec la classification classique. Ainsi, par exemple, l'ancienne famille des Liliacées est maintenant éclatée en une dizaine de familles et cette classification conduit parfois à des regroupements différents des classifications précédentes (le genre *Veronica*, par exemple, appartient aux *Plantaginaceae* dans la classification APG et aux *Scrophulariaceae* dans celle de Takhtajan). Reflet d'un consensus sur les connaissances acquises lors de sa publication en 1998, cette classification a été révisée en 2003.

Il est important de noter que si, effectivement, ces classifications moléculaires permettent de préciser la parenté entre des plantes, il est faux et parfaitement illusoire de croire qu'elles remettent en cause les classifications naturelles précédentes. D'un point de vue strictement systématique, il est incontestable qu'elles précisent des points encore obscurs comme l'avaient fait avant elles, la taxonomie expérimentale ou la palynologie. Ces classifications sont néanmoins particulièrement intéressantes pour les généticiens et les agronomes qui les apprécient dans leurs schémas de sélection. Mais, sur le terrain, ce sont bien toujours les caractères morphologiques qui servent à reconnaître les plantes et les utilisateurs de la biologie moléculaire en sont si conscients qu'ils traduisent les différences génétiques qu'ils mettent en évidence par... des critères morphologiques (le nombre de pores dans le grain de pollen, la protection de l'ovule, la structure de la corolle à pétales soudés...). Il leur est indispensable de revenir à ces caractères morphologiques s'ils veulent que leurs résultats puissent être utilisés, à défaut du terrain, au moins dans un laboratoire équipé d'une loupe binoculaire ou d'un microscope ! C'est la petite revanche des botanistes de terrain que bien des utilisateurs de la biologie moléculaire considèrent un peu comme « ringards », avec leur boîte à prélèvements, leur presse, leur pinces fines, leur loupe et leurs multiples papiers pour sécher ou étaler leurs échantillons !

Il apparaît donc que les systèmes de classification changent continuellement ; le sous règne des végétaux a été amputé des champignons alors que le nombre de familles et de genres augmente ou diminue selon les séparations ou les regroupements. Incontestablement la classification universelle, adoptée par tous n'existe pas encore. Chacun peut donc choisir en fonction de sa formation, de ses affinités scientifiques ou philosophiques la classification qui lui convient le mieux à condition, bien sûr, de le justifier et de le signaler.

La taxonomie a encore de beaux jours devant elle

« L'âge d'or de la découverte » ne connaît pas de déclin. Le bilan 2007 du SOS (*State of Observed Species*) annonce 18 516 nouvelles espèces décrites, plus encore qu'en 2006. Quant à celles reconnues en 2008, l'Institut international pour l'exploration des espèces de l'université d'Arizona vient de rendre publique la liste des dix espèces les plus remarquables. Ainsi, cette institution signale que le plus grand insecte jamais découvert a été décrit en 2008. Il s'agit d'un phasme, *Phobaeticus chani*, d'une longueur totale de plus de 56 cm. Telle une brindille suspendue dans les forêts mélanésiennes, il ne s'était pas fait remarquer jusqu'alors.

Le monde végétal a réservé aussi quelques surprises. Une espèce de caféier (*Coffea* sp. Rubiaceae) dont les fruits ne contiennent pas de caféine a été trouvée au Cameroun. De quoi imaginer un « décaféiné » un peu plus naturel tandis qu'à Madagascar, c'est un palmier géant qui a été décrit, le *Tahina spectabilis* J.D. Dransf. & Rakotoarinivo, Arecaceae. Très rare, cet arbre ne serait représenté sur l'île que par une petite centaine d'individus. Sa particularité est de fleurir au bout de 50 ou 100 ans, avec une inflorescence de 5 à 6 mètres de haut, tant spectaculaire qu'elle en est fatale pour l'arbre. Le palmier ne survit pas, en effet, à ses innombrables fleurs.

La systématique tant animale que végétale est un vaste royaume inexploré... 1,8 million d'espèces vivantes ont été décrites à ce jour mais la diversité du vivant est estimée dans une fourchette allant de dix millions à cent millions d'espèces. Il y a donc du « pain sur la planche » pour les taxonomistes qui découvrent chaque année quelque 16 000 nouvelles espèces en moyenne.

D'après « Biodiversité : le palmarès des nouvelles espèces découvertes » du 29-05-2009 paru dans *Univers-nature*.

3.5 L'HISTOIRE DES VÉGÉTAUX

Les classifications phylogénétiques essayant de montrer l'évolution des végétaux, il est normal de s'attarder quelques instants, sur l'histoire des plantes. Fort de toutes les informations réunies depuis des siècles, il est possible d'en imaginer le déroulement probable (fig. 3.8).

Plusieurs points sont particulièrement importants à retenir :

- *La photosynthèse*

Même si bien souvent on définit une plante par son activité photosynthétique, (cf. 7.3), il faut savoir que la photosynthèse a précédé de loin l'apparition de la cellule eucaryotique. De nombreux procaryotes marins étaient déjà photosynthétiques au Précambrien (donc il y a plus de 3 milliards d'années). Ceci est prouvé par des traces d'organismes unicellulaires fossiles retrouvés dans des sédiments d'Afrique du Sud. Ils ont rejeté de l'oxygène modifiant de ce fait la teneur de cet élément dans l'atmosphère primitive. Ultérieurement ceci a permis le passage de la vie aquatique à la vie terrestre. Les *Microcystis*, cyanobactéries actuelles (ou algues bleues) sont certainement les organismes unicellulaires les plus proches de ces fossiles.

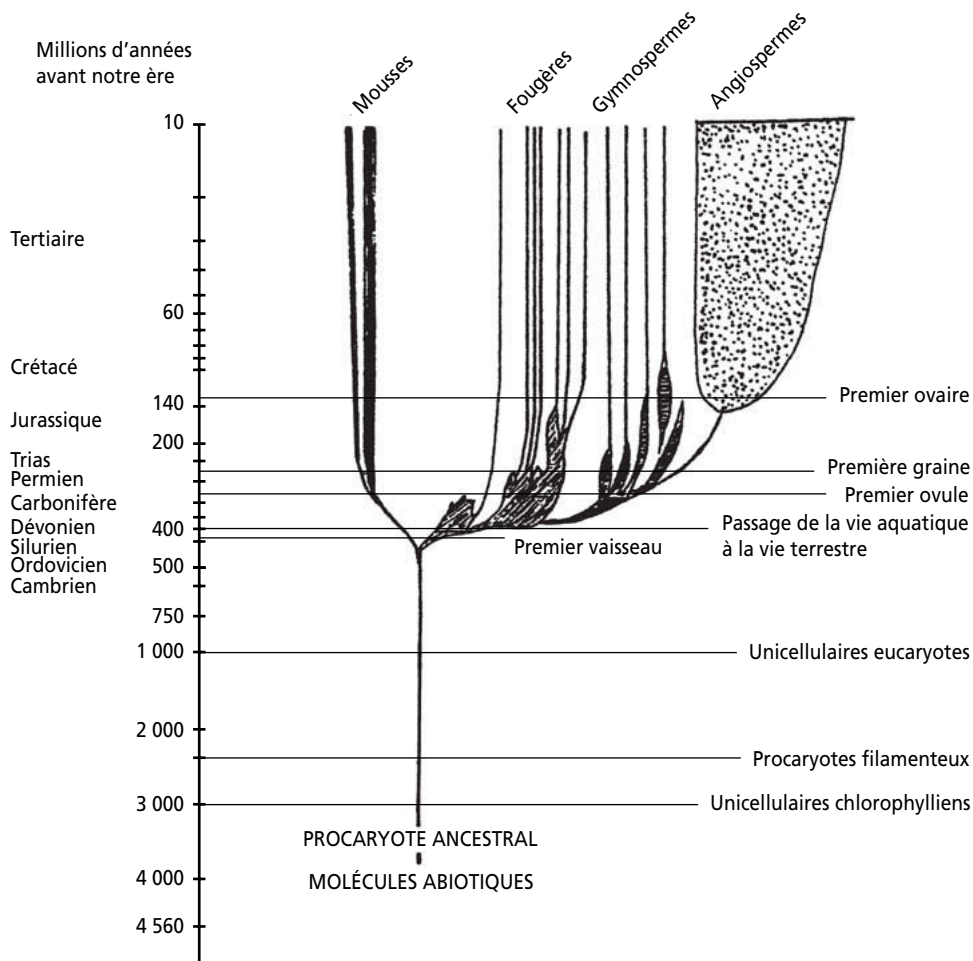


Figure 3.8 – Déroulement probable de l'évolution des végétaux.
(D'après Jacob, Jäger et Ohrmann, simplifié.)

Environ 2 milliards d'années après la formation de la Terre apparaissent les premières cellules procaryotes sans noyau qui néanmoins peuvent s'associer en filaments. Elles dériveraient de formes hypothétiques primitives, hétérotrophes et sans paroi cellulaire. Les unicellulaires eucaryotes avec noyau, sont apparus il y a un milliard d'années et ce n'est que dans les 450-540 derniers millions d'années que les plantes sont sorties des eaux pour coloniser les milieux terrestres.

• Les organismes pluricellulaires

Beaucoup de scientifiques s'interrogent encore sur l'apparition de la cellule eucaryotique. Certains pensent l'avoir observée dans des sédiments datés d'un milliard d'années (gisement de Bitter Springs en Australie), d'autres la voit beaucoup plus récente, seulement 750 millions d'années lors du passage du Précambrien au Cambrien.

Il est mieux établi que c'est à cette dernière époque que se sont développés les premiers organismes pluricellulaires possédant des mécanismes de contrôle de la croissance, caractère indispensable au développement des plantes à cormus.

• *Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre*

Du fait des grandes différences chimiques et physiques entre les deux milieux, ce formidable bond en avant, il y a 400 millions d'années, a imposé, une nouvelle série de contraintes qui peuvent être regroupées en quatre points :

1. *Économie d'eau.* La plupart des végétaux terrestres sont en contact avec l'atmosphère, la différence en vapeur d'eau entre les tissus et le milieu ambiant provoque un transfert d'eau du végétal vers l'air. Ils sont donc obligés d'adopter des structures permettant d'absorber cette eau, mais aussi de freiner les pertes au moyen de structures anatomiques comme les stomates.
2. *Alimentation minérale.* Elle s'effectue chez les végétaux aquatiques sur l'ensemble des organes. En passant à la vie terrestre, ils perdent une grande partie de cette possibilité (même si elle n'a pas complètement disparue). Pour résoudre cette alimentation, les végétaux terrestres ont développé les feuilles qui servent à l'absorption et à l'assimilation du gaz carbonique. D'autre part, l'eau et les sels minéraux doivent être absorbés à partir du sol. Cette fonction est assurée par les racines. Enfin les transports se font dans les tiges et plus particulièrement dans les faisceaux criblovasculaires.
3. *Problèmes mécaniques.* Ils correspondent aux ports érigés qu'adoptent la plupart des végétaux terrestres. Ceci n'est possible que par un grand développement des tissus de soutien, ainsi que des systèmes de fixation des plantes au sol (racines).
4. *La propagation des plantes* qui est souvent liée à la dissémination. Lors du passage à la vie terrestre les végétaux ont abandonné la dissémination par l'eau au profit de celle par l'air. De même, les organes de reproduction se modifient et les ovules se protègent. La phase gamétophytique se réduit considérablement et devient parasite.

Mais tout ceci s'est fait progressivement avec parfois des balbutiements, comme chez les mousses chez qui le sporophyte est parasite du gamétophyte.

• *L'apparition des Angiospermes*

Les Angiospermes sont récentes. Longtemps les plus anciennes traces de fleurs fossiles étaient datées du Crétacé inférieur (110 millions d'années), puis des fragments de feuilles, de pollen voire de vaisseaux ont été identifiés jusqu'au Trias (230 millions d'années), mais la présence d'un carpelle clos a été découvert en Chine dans des strates du Jurassique supérieur (140 millions d'années). La palynologie montre aussi que les Angiospermes seraient apparues dans les régions tropicales et que l'Asie aurait été une des premières zones de diversification des premières Angiospermes.

Résumé

Depuis Linné au XVIII^e siècle, les plantes sont nommées par leur nom de genre et d'espèce, en respectant les règles strictes de la nomenclature internationale. Les plantes sont classées en phylum, classe, ordre et famille. Les premières classifications étaient basées sur des critères morphologiques descriptifs. Elles subsistent avec succès dans les clefs utilisées dans les flores usuelles. Mais beaucoup de biologistes préfèrent les classifications phylogénétiques qui permettent de rapprocher les plantes ayant des ancêtres communs. Pour les établir ils n'hésitent pas à utiliser, en plus des observations de la taxonomie expérimentale, les techniques de la biologie moléculaire, particulièrement la composition des ADN. Actuellement plusieurs classifications sont proposées, sans qu'aucune pourtant ne s'impose unanimement et incontestablement. Ce sont surtout les champignons, hétérotrophes car non chlorophylliens et les algues aux multiples pigments qui sont l'objet de discussions.

L'ORGANISATION CELLULAIRE

4

La cellule est l'unité fondamentale de la vie. C'est aussi l'entité biologique la plus simple capable de vivre isolée. Dans un organisme unicellulaire, la cellule s'occupe de tous les processus vitaux, alors que dans un organisme pluricellulaire, les cellules tendent à se spécialiser. Elles dépendent les unes des autres, chaque cellule se chargeant de fonctions particulières.

La théorie cellulaire

Elle a été proposée par Schleiden et Schwann en 1838 et est basée sur trois principes :

1. toute forme de vie est faite par une ou plusieurs cellules ;
2. les cellules ne peuvent provenir que de cellules préexistantes ;
3. la cellule est la plus petite forme de vie.

Comme l'homme est limité par les possibilités de son œil, la connaissance de l'organisation cellulaire est quelque chose de récent. Elle suit le progrès technique permettant de voir des structures invisibles à l'œil nu. La figure 4.1 rappelle quelques dates et faits fondamentaux de la biologie cellulaire.

L'organisation cellulaire sera le premier niveau de connaissance du monde végétal. À l'œil nu, il est impossible de voir que le végétal est constitué de cellules. Mais il

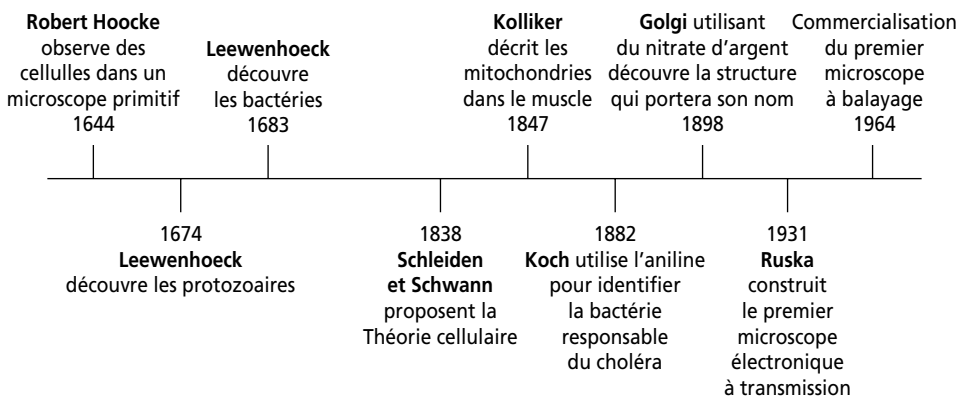


Figure 4.1 – Les grands moments de la découverte de la biologie cellulaire.

Chapitre 4 • L'organisation cellulaire

n'en est pas de même si on observe une coupe transversale de feuille au microscope optique (maintenant on dit plutôt photonique).

Il est aisé de voir que le limbe est constitué de **cellules**, plus ou moins polyédriques compartimentées. De l'extérieur vers l'intérieur, on distingue plusieurs zones.

- La **paroi** : zone épaisse opaque.
- Le **cytoplasme** : zone translucide, plus ou moins granuleuse plaquée contre la paroi et occupant une grande partie de la cellule. Il est composé du **cytosol** et des **organites** (baignant dans le cytoplasme).
- Un **noyau** à l'intérieur du cytoplasme. C'est un corps ovale situé en périphérie de la cellule.
- Des **chloroplastes** à l'intérieur du cytoplasme. De couleur verte, ils possèdent de la chlorophylle et participent activement à un phénomène physiologique fondamental : la **photosynthèse**.
- Une **vacuole** qui occupe toute la zone centrale de la cellule. Elle paraît vide tant elle laisse passer la lumière.

L'observation en microscopie photonique est insuffisante pour connaître l'intérieur du cytoplasme ou du noyau. Effectivement la microscopie électronique à transmission révèle d'autres structures (fig. 4.2).

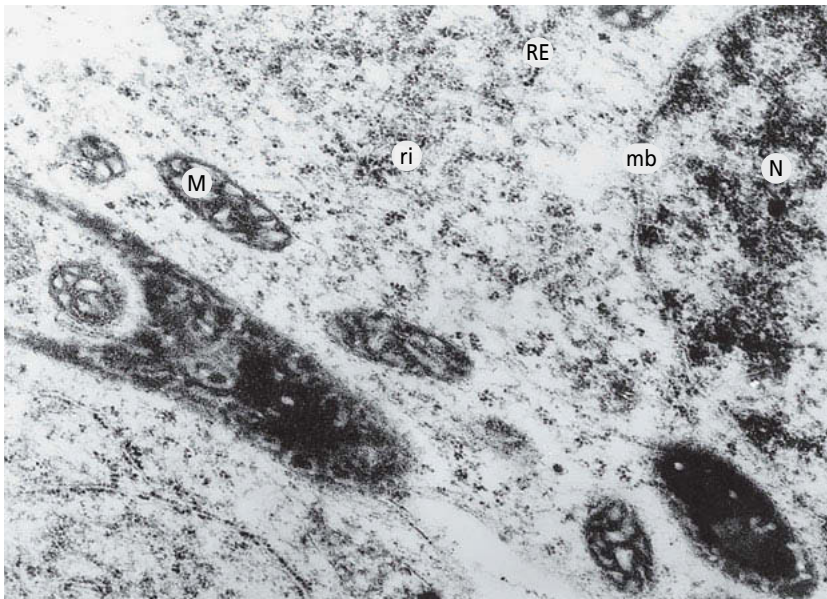


Figure 4.2 – Coupe partielle d'une cellule végétale observée au microscope électronique à transmission permettant de mettre en évidence de nouveaux constituants.

N, noyau ; M, mitochondrie ; RE, réticulum endoplasmique ; ri, ribosome ; mb, membrane nucléaire. Grossissement : $\times 8\,500$. Cliché : J.C. Laberche BioPi-UPJV.

Toujours plus petit

C'est le microscope électronique qui a permis d'observer les organites. Il utilise un faisceau d'électrons permettant ainsi d'obtenir des grossissements de l'ordre de $\times 200\,000$. On peut même obtenir un grossissement de plus de $\times 1\,000\,000$ lorsqu'on prend une photo du spécimen observé et qu'on l'agrandit. Sa capacité de résolution est aussi élevée que son pouvoir de grossissement, ce qui permet aux biologistes de scruter les moindres détails de la cellule. En microscopie électronique à transmission, on observe des coupes comme en microscopie photonique. Certes, elles sont plus fines et différemment préparées. On peut aussi faire de la microscopie électronique à balayage. Dans ce cas les échantillons ne sont pas coupés mais fractionnés. Ceci permet d'apprécier et de visualiser les volumes.

On distingue ainsi de nouvelles structures.

- À l'intérieur du cytoplasme apparaissent de nouveaux organites. Les **mitochondries** sont allongées et présentent, en coupe, des crêtes. Les **lysosomes** sont ronds. Enfin les **corps de Golgi** se présentent sous forme de saccules aplatis. Tous ces corpuscules sont dans un réseau tubulaire dense, le **réticulum endoplasmique** ponctué de points noirs : les **ribosomes**.
- Des **membranes** entourent le cytoplasme et le noyau.
- Le **noyau** n'est pas homogène, des concrétions denses sont visibles. Il s'agit des **nucléoles**.

Le *Trifolium repens* avec son noyau vrai est un Eucaryote, comme les champignons (exceptés les Myxomycètes), les algues (exceptées les Cyanophycées), les mousses, les fougères et les plantes à fleurs. Cependant, pour apporter quelques éléments de comparaison, voire de réflexion sur l'importance de l'organisation cellulaire, quelques données sur la cellule bactérienne seront d'abord rappelées.

4.1 LA CELLULE BACTÉRIENNE

Les bactéries sont des Procaryotes. Les éléments constitutifs de la cellule bactérienne sont complexes comme le montre la figure 4.3.

La cellule bactérienne comprend plusieurs parties.

- Une **paroi**. D'épaisseur variable, elle représente 20 % du poids sec de la cellule. Sa composition différente selon les bactéries permet de les classer en deux groupes réagissant différemment à la coloration de Gram (tabl. 4.1).

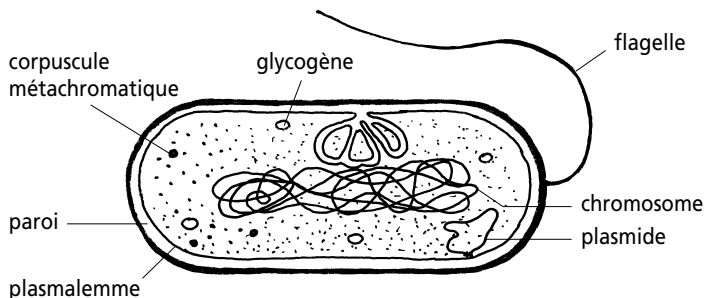


Figure 4.3 – Représentation schématique de la cellule bactérienne.

La coloration de Gram

La coloration de Gram permet de colorer les bactéries. Un frottis fixé par évaporation de la suspension bactérienne sur la lame est recouvert d'une solution de violet de gentiane ou de violet crystal. Il est alors recouvert de lugol puis décoloré ou non par de l'alcool absolu. Après rinçage à l'eau les bactéries sont colorées à la fuchsine avant d'être de nouveau lavées à l'eau. Les bactéries Gram positives sont colorées en violet, les bactéries Gram négatives sont presque incolores. Cette coloration différentielle est liée à la composition de la paroi. Chez les bactéries Gram positives l'alcool qui décolore le violet de gentiane, ne peut la traverser.

Tableau 4.1 – Composition chimique de la paroi bactérienne.

Les % sont exprimés par rapport à la matière sèche. (D'après Gorenflot, simplifié.)

	Bactéries Gram +	Bactéries Gram -
Hexosamine	16 à 20 %	2 à 4 %
Acides aminés	24 à 34 %	40 %
Nombre d'acides aminés	4-10	16-17
Acides teichoïques	présence	absence
Lipides	1 à 2 %	10 à 20 %
Osés simples	20 à 60 %	

Chez les bactéries Gram positives, la paroi est constituée d'une couche épaisse (10 à 80 nm) de peptidoglycanes associés à des acides teichoïques. À l'inverse chez les bactéries Gram négatives la couche de peptidoglycanes est plus mince et est doublée à l'extérieur d'une membrane biologique de phospholipides permettant la diffusion de petites molécules grâce à des canaux protéiques.

- Une **membrane plasmique**. Appelée aussi **plasmalemme**, elle a une structure classique (membrane tripartite en microscopie électronique) et assure la perméabilité sélective des ions pénétrant à l'intérieur de la bactérie. Elle est aussi le siège de nombreuses activités enzymatiques. Cette membrane peut présenter des invaginations complexes, plus ou moins feuilletées. Ce sont les mésosomes qui auraient un rôle dans la réplication de l'ADN et dans la synthèse de la paroi lors de la division.
- Un **cytoplasme**. Le cytoplasme fondamental ou **hyaloplasme**, possède lui aussi les mêmes caractéristiques que celui de toute cellule vivante. Cependant, les inclusions peuvent être différentes de celles des Eucaryotes. En microscopie électronique on peut y voir :
 1. des ribosomes (de 10 000 à 20 000 par cellule) ;
 2. des grains de polysaccharide proches du glycogène ;
 3. des grains d'**amylose** (amidon bactérien) ;
 4. des corpuscules de polyphosphates inorganiques ;
 5. des lipides ;
 6. des pigments (qui bien souvent donnent leur nom à la bactérie : le Staphylocoque doré par exemple).

- Un **appareil nucléaire**. Il n'existe pas de « vrai noyau » chez les bactéries. De nature fibrillaire dense, il ne comporte ni membrane limitante, ni nucléole. Cet appareil nucléaire se limite en un filament unique d'ADN fermé sur lui-même, le chromosome, attaché au plasmalemme. Chez le colibacille, la molécule d'ADN, circulaire et d'une longueur de 1,2 mm environ, comprendrait près de 340 000 paires de nucléotides.
- Le **plasmide**. C'est une molécule d'ADN circulaire, extrachromosomique de petite taille (1/100^e environ de celle du chromosome) capable de s'autoreproduire en liaison avec des sites membranaires et indépendamment de la réplication du chromosome.

Utilisation des plasmides en biotechnologie

Depuis quelques années, ils constituent aussi l'élément indispensable aux transformations génétiques dans les cultures *in vitro*. Le ou les gènes à introduire sont généralement portés par ces plasmides dont un fragment, une fois introduit dans les cellules végétales eucaryotiques s'intègre à un chromosome.

À ces cinq éléments constants, il convient d'ajouter des éléments facultatifs.

- La **capsule**. Certaines bactéries, possèdent une capsule mucogélatineuse entourant la paroi cellulaire. Elle est de nature chimique variée, le plus souvent polysaccharidique, mais aussi parfois polypeptidique.
- Les **flagelles**. Ce sont des filaments plus ou moins sinueux parfois plus longs que la cellule elle-même. Composés de protéines, ils assurent le déplacement des bactéries.
- Les **pilis**. Ils sont composés de pilines, protéines de structure hélicoïdale. Ils ont un rôle dans l'agglutination des cellules. Les pilis sexuels, plus longs et plus épais ont un rôle dans la fixation des cellules en début de conjugaison.

Les bactéries se multiplient par voie végétative : chaque cellule se divise par **bipartition**. Les nouvelles cellules se séparent et deviennent indépendantes, ou demeurent associées en files. Cependant, dans certains cas, des phénomènes complexes de sexualité mettent en jeu trois mécanismes. Il s'agit de :

- La **transformation**. Découverte expérimentalement par Griffith en 1928, chez *Streptococcus pneumoniae* (agent de la pneumonie), la transformation est un échange génétique entre une bactérie et de l'ADN bicaténaire exogène. Pour que la pénétration puisse se réaliser, la bactérie doit synthétiser des protéines spécifiques de faible poids moléculaire qui permettent l'entrée dans la cellule de l'ADN transformant. Celui-ci est intégré dans le génome bactérien sous forme de courtes séquences « simple brin ».
- La **transduction**. Décrite par Zinder et Lederberg en 1942, elle ne peut se faire que par l'intermédiaire d'un bactériophage qui infecte la bactérie. Il intègre dans son patrimoine génétique une partie de celui de la bactérie. Infectant ultérieurement d'autres bactéries, ce bactériophage pourra à son tour intégrer cette séquence à cette nouvelle cellule devenue alors réceptrice.

- La **conjugaison**. Cette sexualité occasionnelle chez les bactéries a été décrite par Lederberg et Tatum en 1946. Elle se caractérise par le passage d'une partie du matériel génétique d'une cellule à une autre. Cette conjugaison n'est pas une fusion de deux cellules mais un simple transfert. Celui-ci est assuré par un poil sexuel tubulaire, le pili, issu de la cellule donatrice entre les deux bactéries.

Des bactéries pour protéger la fraise de la pourriture grise

La pourriture grise attaque de nombreux légumes et des fruits tels que les tomates, les courgettes, le raisin ou encore la laitue. Elle est surtout dévastatrice pour la fraise. Véhiculée par un champignon, le *Botrytis cinerea*, Pers. ex Fr. (Sclerotiniaceae) cette maladie provoque la pourriture prématurée du fruit, rendu dès lors impropre à la consommation. Elle est extrêmement virulente pendant les périodes de semis et de stockage. À ce dernier moment où tout traitement fongicide est strictement interdit, une alternative biologique existe pourtant. En effet, des bactéries du genre *Bacillus* comme *Bacillus subtilis* Ehrenberg (Bacillaceae) et *Bacillus pumilus* Meyer and Gottheil (Bacillaceae) vivants dans des milieux très salés, et connus déjà pour empêcher la germination des spores des champignons pathogènes comme le *Rhizoctonia* (*Rhizoctonia solani* J.G. Kühn, *Corticaceae*) et le *Fusarium* (*Fusarium oxysporum* Link *Nectriaceae*) sont capables de réduire d'au moins 50 %, voire d'éradiquer, la pourriture grise comme l'a montré une équipe de chercheurs de la faculté des sciences de Tunis de 2006 à 2008.

(D'après l'Institut de recherche et de développement de Tunis, Tunisie).

4.2 LA CELLULE EUCARYOTIQUE VÉGÉTALE

La cellule est le siège de nombreux processus biochimiques mettant en jeu un très grand nombre de molécules organiques (jusqu'à 10 000 chez certaines cellules) et d'ions inorganiques qui agissent de façon coordonnée dans des structures cellulaires précises. Les cellules contiennent 90 % d'eau et sur le 10 % de matière sèche restants, il y a pratiquement 40 % de protéines, 14 % de glucides et de lipides. La cellule est compartimentée (fig. 4.4) et ce sont des membranes qui délimitent les différents compartiments. Ce sont donc ces membranes qui seront en premier étudiées.

4.2.1 Les membranes cellulaires

Deux membranes sont particulièrement importantes.

- Le **plasmalemme**, appelé aussi **membrane plasmique**, délimite le cytoplasme de la périphérie de la cellule. Ce plasmalemme n'isole pas complètement la cellule car il existe entre les cellules, un *continuum* symplasmique. Cette continuité du plasmalemme d'une cellule à l'autre s'effectue par l'intermédiaire de ponts cytoplasmiques passant dans les lumières des **plasmodesmes**.
- Le **tonoplaste** qui isole la vacuole du cytoplasme.

Les constituants les plus importants des membranes sont des lipides et des protéines. D'après le modèle de Singer et Nicholson, les membranes présentent une structure tridimensionnelle plane de protéines et de lipides (fig. 4.5).

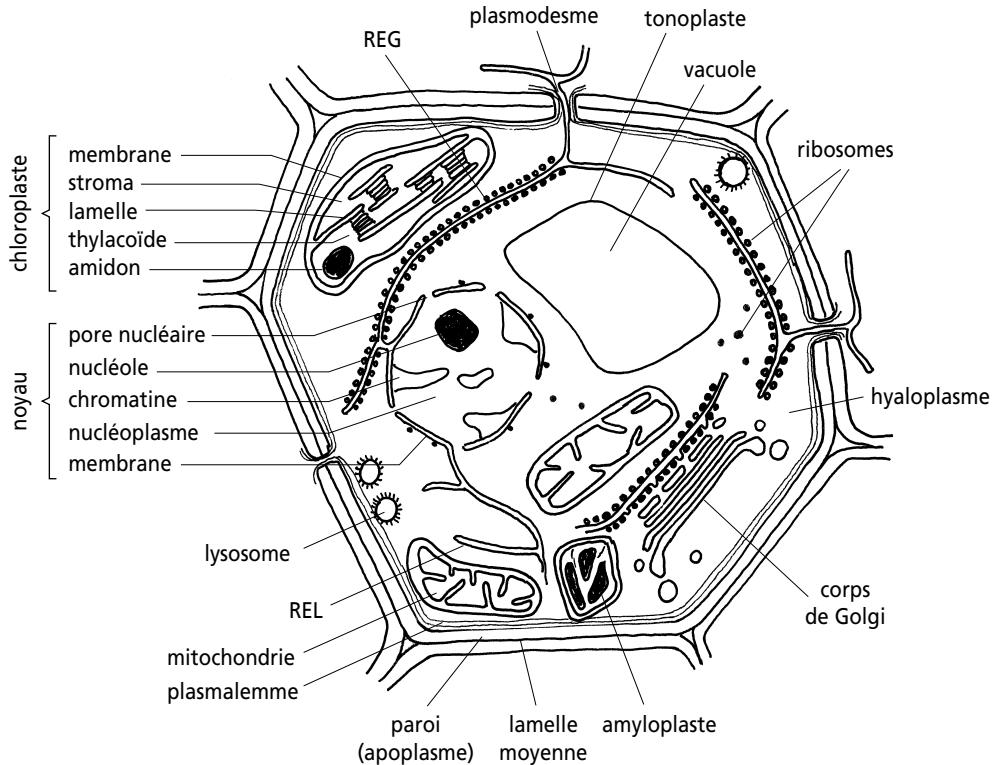


Figure 4.4 – Schéma des compartiments de la cellule végétale.

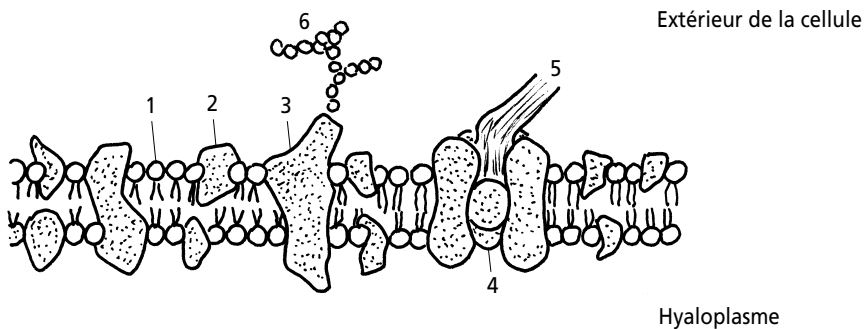


Figure 4.5 – Modèle moléculaire du plasmalemme.

1, pôles des phospholipides ; 2, protéines périphériques ; 3, protéines intégrées ; 4, molécule de cellulose-synthase ; 5, fibre de cellulose ; 6, résidu glucidique.

Une membrane est formée d'une bicouche de phosphoglycérolipides et de cholestérol, dont les pôles hydrophiles sont orientés vers l'extérieur et où se trouvent des particules protéiques éparées. Certaines sont simplement accolées, d'autres sont littéralement enchâssées.

La stabilité de la structure membranaire se fait grâce aux protéines membranaires. Elles ont des pôles hydrophiles dans lesquels se concentrent les groupements polaires des acides aminés et des pôles lipophiles formés des chaînes carbonées apolaires des acides aminés. Les domaines lipophiles des protéines sont en interaction avec les têtes hydrophiles des lipides qui constituent la surface membranaire.

Dans le plasmalemme, on trouve aussi des protéines en rosette constituées de six molécules de cellulose synthase. La face interne absorbe les précurseurs de la cellulose provenant du cytoplasme tandis que la face externe extrude des microfibrilles cellulosiques dans la paroi cellulaire. Chez la levure de bière *Saccharomyces cerevisiae*, qui appartient au sous règne des *Fungae*, le plasmalemme ne synthétise pas de cellulose mais des microfibrilles de chitine.

La composition des membranes en lipides et en protéines leur confère des propriétés quant aux passages des éléments. Diffusion passive simple et transports facilités et actifs s'effectuent au niveau des membranes (fig. 4.6).

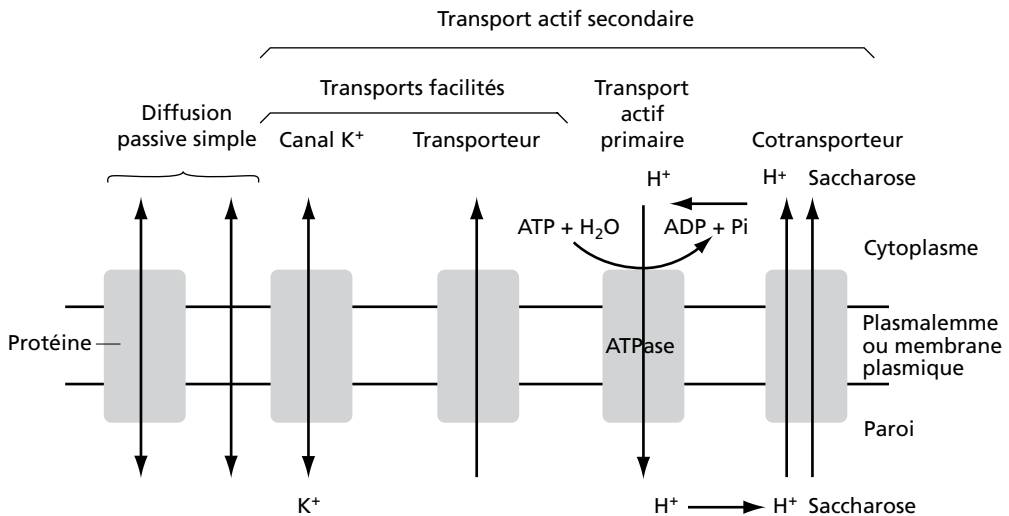


Figure 4.6 – Processus de transports à travers les membranes.

Les mécanismes de transport sont donc de trois types : la diffusion passive simple, les transports facilités et le transport actif.

La **diffusion simple** se produit quand les molécules passent directement à travers les membranes, selon un gradient de concentrations. Cette diffusion est un mécanisme de transport suffisant pour de nombreuses substances.

Le **transport facilité** permet le passage d'ions, particulièrement K^+ , Na^+ , Ca^{++} et Cl^- . Les transports facilités sont limités par le nombre de protéines membranaires, mais aussi par les gradients de concentrations entre les deux cotés des membranes.

Les mécanismes permettant ces transports sont liés aux protéines. Elles sont appelées des **perméases** (fig. 4.7).

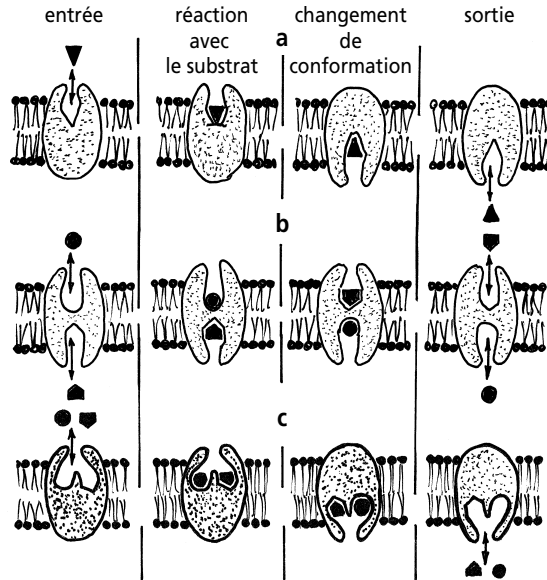


Figure 4.7 – Les mécanismes de transport facilité au niveau des membranes.

a, transport simple ; b, mécanisme d'échange ; c, cotransport.

Lors d'un transport facilité, la protéine membranaire change de structure ou de conformation au moment de la fixation du substrat à transporter. Ceci permet le passage du substrat à travers la membrane. Il est important de voir que ce transport n'est pas obligatoirement couplé à de l'énergie métabolique. Il peut s'agir d'un processus passif réversible qui ne contribue qu'à l'établissement d'équilibres entre les deux côtés de la membrane, plusieurs biologistes parlent alors de diffusion catalysée. Comme pour les réactions enzymatiques, les processus de diffusion catalysée peuvent présenter une saturation par le substrat ; la vitesse de diffusion n'augmente plus, même si la concentration augmente.

Le transport actif nécessite une dépense d'énergie pour transporter les molécules d'un côté de la membrane à l'autre. Le transport actif est le seul type de transport d'éléments qui puisse être effectué contre leur propre gradient de concentrations. Comme pour les transports facilités, les transports actifs sont directement limités par le nombre de protéines transporteuses présentes dans les membranes. On peut distinguer deux catégories de transports actifs : les primaires et les secondaires.

Le principal système de transport actif primaire est l'ATPase-pompe à protons. L'énergie chimique libérée par l'hydrolyse de l'adénosine-triphosphate (ATP) permet d'excréter des protons H^+ de l'intérieur vers l'extérieur de la cellule (fig. 4.6), créant ainsi dans la membrane des gradients de pH, le côté le plus acide étant à l'extérieur de la membrane (donc coté paroi dans le cas du plasmalemme) et de potentiel électrique, la face négative étant cette fois à l'intérieur (donc coté cytoplasme, toujours dans le cas du plasmalemme) et peut atteindre – 150 à – 200 millivolts.

Les systèmes de transport actif secondaires sont couplés à ce système de transport actif primaire selon deux modalités : les canaux et les transporteurs.

- Le **canal** est un pore protéique de la membrane qui laisse passer sélectivement un ion par diffusion, le long de son gradient de potentiel électrochimique. Ainsi, l'ion potassium pénètre dans la cellule par un canal grâce au champ électrique transmembranaire. Comme la différence de potentiel électrique de la membrane plasmique est de -150 mV, ceci permet d'avoir une concentration interne en ions K^+ d'environ 150 millimoles par litre soit 1 000 fois supérieure à la concentration apoplasmique (entre les cellules, cette concentration oscille autour de quelques centaines de micromoles par litre). Le passage des ions peut être très rapide : au moins 10^6 ions par seconde et par canal.

Cependant tous les canaux, pour un même ion, ne sont pas identiques. Dès 1950 (donc avant la connaissance des mécanismes du transport actif), Epstein avait constaté que les cinétiques d'absorption du potassium variaient en fonction de la concentration du milieu. Ainsi, quand le milieu externe a une très faible concentration en potassium, l'absorption est forte mais ne dure pas longtemps, inversement si le milieu externe est riche, l'absorption est plus lente mais dure plus longtemps et atteint des quantités plus élevées. Les physiologistes et les biologistes moléculaires actuels reprenant les travaux d'Epstein, s'accordent sur les cinétiques biphasiques et distinguent des canaux à forte et à faible affinité (HATS et LATS pour *High Affinity* et *Low Affinity System Transport*).

- Les **transporteurs** sont différents des canaux. D'abord ils concernent certes des ions, mais aussi des molécules comme des sucres, des acides aminés et même des peptides. Ces transports peuvent s'effectuer soit dans le sens du gradient de pH ou plus fréquemment *contre* le gradient de pH, on parle alors de **cotransport** car le passage de l'élément est couplé au transport d'un proton dans le sens du gradient électrochimique, donc vers l'intérieur de la cellule. La figure 4.6 montre l'exemple de la pénétration du saccharose à l'intérieur d'une cellule. On y retrouve le transport actif primaire avec l'ATPase située dans la membrane de la cellule qui pompe les protons cytoplasmiques H^+ et les expulse vers la paroi. Profitant de cet excès de protons dans la paroi, le cotransporteur absorbera à la fois un proton et la molécule de saccharose, faisant passer les deux de l'extérieur de la cellule vers l'intérieur. Ces transporteurs et cotransporteurs subissent des déformations lors du transport de l'élément mais surtout les transports sont beaucoup plus lents que dans les canaux (1 000 fois moins rapides). L'absorption des anions NO_3^- , $H_2PO_4^-$ et SO_4^{2-} sont réalisés par des cotransporteurs. L'apport de ces anions dans le cytoplasme va dépolariser transitoirement la membrane plasmique et surtout alcaliniser le milieu, pour y remédier le cotransporteur transférera plusieurs protons par ion transporté.

Les gènes impliqués dans les transports d'ions

Depuis plus de 20 ans, plusieurs laboratoires ont tenté de connaître les gènes impliqués dans les transports d'ions. Seul le système actif primaire avait pu être facilement identifié grâce à une approche biochimique. En effet, l'ATPase est facilement mesurable *in vitro*. Mais ce sont les progrès de la biologie moléculaire et des techniques de transformations génétiques, particulièrement sur l'arabette

(*Arabidopsis thaliana*) qui ont permis d'appréhender des gènes de transporteurs. Ainsi, chez l'arabette, le gène NRT1 code un transporteur de NO_3^- . Ce gène, pourtant, n'est pas le seul à permettre l'absorption des nitrates. Il agit de concert avec un autre gène transporteur de NO_3^- de la catégorie des LATS, qui normalement est réprimé quand le milieu contient de l'ammonium NH_4^+ alors que NRT1 ne l'est pas. Ceci montre toute la complexité des actions des gènes, qui s'expriment, bien souvent, en fonction des caractéristiques du milieu où se développent les plantes.

4.2.2 Le noyau

Le noyau (fig. 4.8) est le centre de contrôle de la cellule. Le matériel génétique de la cellule se situe en effet, principalement dans le noyau.

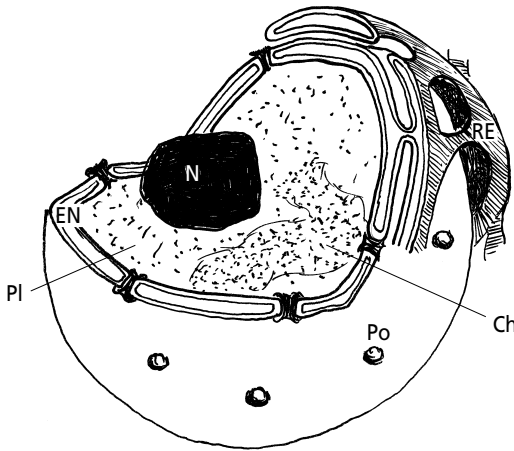


Figure 4.8 - Schéma de l'ultrastructure du noyau.

N, nucléole ; Po, pores nucléaires ; EN, enveloppe nucléaire ; RE, réticulum endoplasmique ; Pl, nucléoplasme ; Ch, chromatine.

a) Les constituants du noyau

Le noyau cellulaire a été découvert en 1831 par Robert Brown (1773-1848) chez la « misère » *Tradescantia zebrina* Loud. Son diamètre moyen est extrêmement variable. Il est de $0,4\ \mu\text{m}$ chez les champignons et varie de 4 à $24\ \mu\text{m}$ chez la majorité des végétaux. Il a plusieurs composants.

1. Une enveloppe nucléaire.

Elle est constituée d'une double membrane. L'espace entre les deux membranes forme un continuum avec le réseau de réticulum endoplasmique qui se trouve dans le cytoplasme. Cette enveloppe est ponctuée de **pores nucléaires** qui laissent passer des molécules d'ARN messager, des nucléotides, des ions...

2. De la chromatine.

Quand le noyau est au repos, donc quand il n'est pas en division, on peut observer des zones plus denses, qui correspondent à l'association d'ADN et d'histones constituant les chromosomes. À ce stade, ils ne sont pas condensés.

3. Un ou plusieurs nucléoles.

Il s'agit de zones très sombres, non délimitées par des membranes, qui se distinguent très bien de la quatrième phase du noyau : le **nucléoplasme**.

4. Le nucléoplasme

Il apparaît structuré comme le cytoplasme fondamental avec lequel il est en relation par l'intermédiaire des pores nucléaires.

b) Les chromosomes

Au cours de la division cellulaire, les **chromosomes** sont visibles en microscopie photonique à condition d'être colorés (le plus souvent par la coloration de Feulgen). Quand ils sont compactés ils ont une forme de bâtonnets recourbés, anguleux ou sphériques (fig. 4.9).

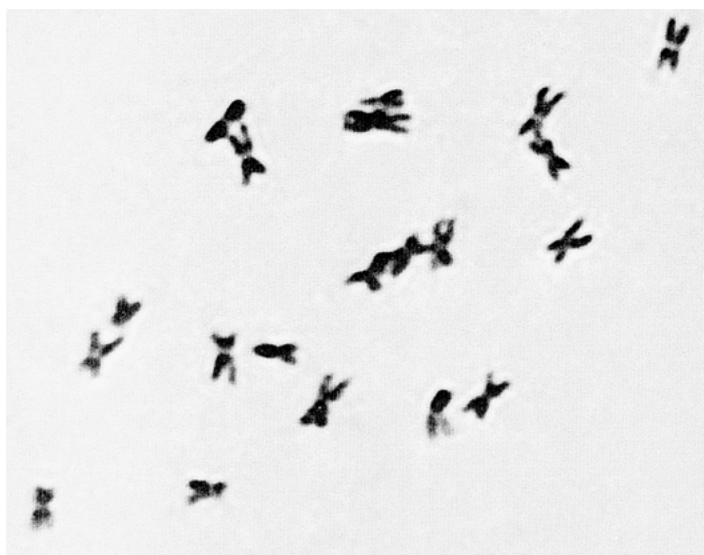


Figure 4.9 – Photographie de chromosomes de maïs observés en microscopie optique, après coloration au Feulgen dans une cellule de racine. Grossissement : $\times 1\,300$. (Cliché F. Saly-MNHN Paris.)

La réaction de Feulgen

Elle comporte deux grandes étapes. L'ADN constitutif des chromosomes est d'abord hydrolysé à l'aide d'un traitement à l'acide chlorhydrique chaud. Le groupement aldéhyde du désoxyribose de l'ADN est libéré et se colore en rouge-violet après réaction à l'acide fuschinique sulfureux.

L'observation de chromosomes, montre qu'ils sont constitués d'une paire hélicoïdale de **chromatides** parallèles, enrobés d'une substance formant la matrice. Le pas de cette hélice est très variable, mais toujours très court.

Les chromosomes sont réunis par paire dans les cellules **diploïdes**. On dit alors que le nombre de chromosomes est $2n$. Les cellules reproductrices, sont **haploïdes**, le nombre de chromosomes est alors n . Ce nombre n est très variable et n'est pas corrélé avec le degré d'évolution des plantes. Il oscille entre 2 et 100 (tabl. 4.2). Les plus fréquents sont entre 4 et 17.

Tableau 4.2 - Quelques nombres ($2n$) chromosomiques.

Nom commun	Nom scientifique	Nombre de chromosomes
Nénuphar blanc	<i>Nymphaea alba</i> L.	$2n = 84$
Nénuphar candide	<i>Nymphaea candida</i> Presl	$2n = 180$
Adonis de printemps	<i>Adonis vernalis</i> L.	$2n = 16$
Compagnon blanc	<i>Melandrium album</i> Garcke	$2n = 24$
Saxifrage en panicules	<i>Saxifraga aizoon</i> Jacq.	$2n = 48$
Trèfle rouge	<i>Trifolium pratense</i> L.	$2n = 14$
Trèfle rampant	<i>Trifolium repens</i> L.	$2n = 32$
Linaire vulgaire	<i>Linaria vulgaris</i> Miller	$2n = 12$
Sabot de Vénus	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	$2n = 20$
Engrain sauvage	<i>Triticum aegilopoides</i> (Link)	$2n = 14$
Blé dur	<i>Triticum durum</i> (Desf.) Husn.	$2n = 28$
Blé tendre	<i>Triticum aestivum</i> L.	$2n = 42$

La longueur des chromosomes condensés varie entre 0,2 et 40 μm et le diamètre entre 0,2 et 4 μm (fig. 4.10).

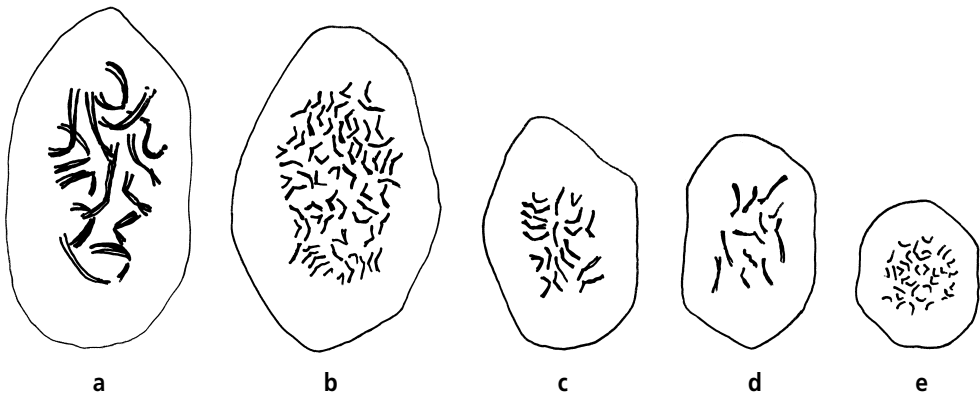


Figure 4.10 - Exemples de chromosomes au même grossissement.

a, Scorsonère (*Scorzonera humilis* L.), $2n = 14$; b, Dahlia (*Dahlia variabilis* Desf.), $2n = 64$; c, Chanvre indien (*Cannabis sativa* L.), $2n = 20$; d, Épinard (*Spinacea oleracea* L.), $2n = 12$; e, Pommier sauvage (*Malus silvestris* (L.) Gray), $2n = 34$.

c) La mitose

La **mitose** est définie comme la division du noyau suivie de la division cellulaire (**cytokinèse**) aboutissant à la formation de deux cellules filles (fig. 4.11). Cette multiplication cellulaire porte parfois le nom de **mérèse**.

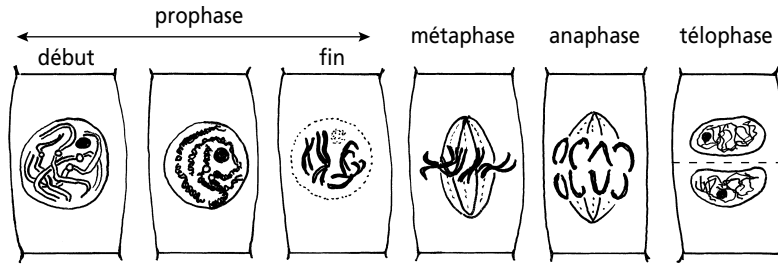


Figure 4.11 – Représentation schématique des différentes étapes de la mitose.

Cinq phases sont caractéristiques de la mitose.

1. La **prophase**.

- ♦ Les chromosomes, déjà divisés en deux **chromatides**, commencent à se condenser par un enroulement en spirale.
- ♦ Les **microtubules**, qui sont des protéines globulaires formant des tubes et situées normalement près du plasmalemme, se déplacent dans la cellule et s'ordonnent autour du noyau.

2. La **métaphase**.

- ♦ Les chromosomes condensés et fissurés en deux chromatides se positionnent au milieu de la cellule pour former la **plaque équatoriale**.
- ♦ L'enveloppe nucléaire disparaît.
- ♦ Le nucléole se dissocie.
- ♦ Les microtubules s'associent pour former un faisceau qui s'accroche aux **centromères** des chromosomes. L'ensemble forme le fuseau nucléaire.

3. L'**anaphase**.

- ♦ Les deux chromatides se séparent et sont transportées chacune à un pôle de la cellule.
- ♦ Les microtubules du fuseau servent de guide.

4. La **télophase**.

- ♦ Les chromatides sont arrivées aux pôles opposés de la cellule et de nouvelles membranes s'organisent pour délimiter les deux nouveaux noyaux.
- ♦ Les chromosomes se dés spiralisent et ne sont plus observables en microscopie photonique.
- ♦ Les microtubules se dispersent et la cytokinèse, ou séparation en deux cellules filles, intervient.

5. L'**interphase**.

Il est traditionnel de compléter les différentes phases de la mitose par une cinquième, l'**interphase**, bien qu'elle soit indépendante de la mitose. Durant cette phase après une phase de repos, il se produit une duplication de l'ADN réaboutissant à des chromosomes composés de deux chromatides.

4.2.3 Le cytosol

Dans l'observation des cellules en microscopie photonique, on a défini le cytoplasme comme l'espace délimité entre le plasmalemme et le tonoplaste. Il est constitué du **cytosol** et des organites. L'observation au microscope électronique du cytosol ne révèle pas d'organisation structurale mais la présence d'un **cytosquelette** constitué :

- de structures en forme de cylindre, les **microtubules**, dont le diamètre interne est de 14 nm environ. Ces microtubules sont formés par l'assemblage de 13 rangées de tubulines (a et b) et de protéines globulaires (MAP) ; ces MAP sont soit structurales et impliquées dans l'assemblage des microtubules, soit elles permettent un transport polarisé le long du microtubule par l'hydrolyse d'ATP ; la structure des microtubules est remarquablement identique chez tous les êtres vivants, ce qui pourrait signifier que cette structure est apparue très tôt au cours de l'évolution ;
- de **microfilaments** constitués d'un assemblage d'actine et de protéines (ABP), le tout formant des doubles brins, torsadés en hélice ; en se contractant et en se relâchant par polymérisation-dépolymérisation ces microfilaments sont à l'origine des mouvements observés dans le cytosol.

Le cytosol est le siège de très nombreux processus métaboliques. Des nucléotides (éléments constitutifs des acides nucléiques), des acides gras et des acides aminés sont synthétisés dans le cytosol. Mais ceci est du domaine de la biochimie métabolique, plus que de la biologie végétale. Il est important cependant de remarquer que dans certaines voies métaboliques, il y a coopération étroite entre le cytosol et les organites cellulaires. Ainsi, la dégradation oxydative des glucides est initiée dans le cytosol et se termine dans les mitochondries (cf. § 7.3.2).

4.2.4 Le réticulum endoplasmique et les plasmodesmes

Dans les cellules eucaryotiques, le cytosol contient un réseau de structures tubulaires ramifiées : le **réticulum endoplasmique** (abréviation généralement utilisée : RE). Il est limité par une membrane unique qui est souvent en contact avec la membrane nucléaire externe. Il se prolonge dans les plasmodesmes et assure la continuité cellulaire. Il est possible de distinguer deux types de RE :

- le réticulum endoplasmique granuleux (REG) dont la surface membranaire externe est couverte de ribosomes de 17 à 20 nm de diamètre. Les protéines synthétisées par les ribosomes s'accumulent parfois dans la lumière du RE sous jacent et peuvent ainsi être transportées vers d'autres parties de la cellule.
- le réticulum endoplasmique lisse (REL) qui est dépourvu de ribosomes. Il intervient surtout dans les synthèses de lipides.

Zone de synthèses et de transports, le RE fournit ainsi les composants lipidiques et protéiques aux autres systèmes membranaires du cytoplasme.

La structure de base qui assure la communication intercellulaire est le **plasmodesme**. Schématiquement, c'est un canal d'environ 20 à 50 nanomètres de diamètre traversant les parois pectocellulosiques et bordé par la membrane cytoplasmique (plasmalemme).

À l'intérieur de ce canal, un composant axial, le **desmotube**, assure la continuité du réticulum endoplasmique entre deux cellules contiguës. Ce desmotube est ancré au plasmalemme par des ponts constitués de protéines globulaires d'environ 3 nm associées d'un côté aux membranes et de l'autre à 2 faisceaux hélicoïdaux d'actine encadrant un pont de myosine central. Ces structures d'actine et de myosine en se polymérisant et dépolymérisant permettent la fermeture ou l'ouverture de ces communications, donc le contrôle du cheminement des molécules entre les cellules. À l'état fermé, seules les toutes petites molécules peuvent diffuser tandis qu'à l'état ouvert des molécules 50 à 100 fois plus grosses peuvent passer d'une cellule à l'autre. La forme et la fonction des plasmodesmes peuvent changer grandement dans les cellules foliaires quand celles-ci passent d'un état juvénile hétérotrophe (elles reçoivent leurs nutriments pour se développer) à un état adulte autotrophe exportateur des produits de la photosynthèse. Les plasmodesmes des feuilles jeunes sont linéaires et de grosses molécules peuvent diffuser entre les cellules. Plus tard, les plasmodesmes se creusent, dans la région de la lamelle moyenne de la paroi et présentent des structures branchées, avec une limitation très nette de la grosseur des molécules pouvant les traverser. Ces plasmodesmes branchus se retrouveront dans les mécanismes sur le cheminement des assimilats dans la plante.

4.2.5 Les ribosomes

Les ribosomes sont de petites particules en forme de grains qu'on retrouve soit à la surface du réticulum endoplasmique, soit libres dans le cytoplasme. Ils sont surtout composés d'ARN ribosomal, un type particulier d'acide nucléique, et de protéines. Ils sont le site de la synthèse des protéines dans la cellule, en assurant l'assemblage des acides aminés les uns après les autres (fig. 4.12).

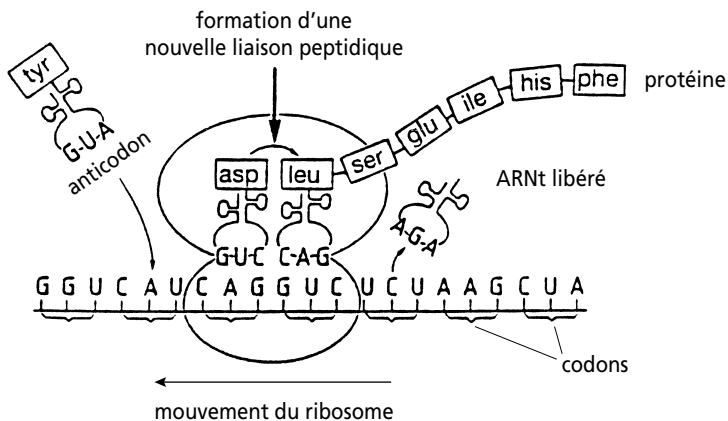


Figure 4.12 – Schéma de synthèse des protéines au niveau du ribosome.
(D'après Kollman, 1979, cité par Mohr et Schopfer, 1994, modifié.)

Les protéines qui sont fabriquées vont se déplacer dans le réticulum endoplasmique, puis être transportées dans toutes les parties de la cellule *via* des vésicules. Les protéines synthétisées par les ribosomes et déversées dans le RE migrent vers l'appareil de Golgi.

4.2.6 Les organites cellulaires

Les **organites** sont des structures spécialisées localisées dans le cytoplasme. C'est le microscope électronique qui a permis de découvrir les détails des structures de chaque type d'organe. Ils ont des fonctions métaboliques précises qui appartiennent au domaine de la biologie cellulaire et seront donc seulement citées.

a) Les vésicules de Golgi

Ces organites sont très visibles au microscope électronique. Généralement concentrés près du noyau, ils peuvent aussi être parsemés dans le cytosol. Ils ressemblent généralement à un ensemble de plusieurs tubes membraneux aplatis les **dictyosomes**. Leurs extrémités portent des petits sacs, les **vésicules** (fig. 4.13). Celles-ci se détachent et se déplacent pour déverser leur contenu au niveau du plasmalemme après fusion membranaire.

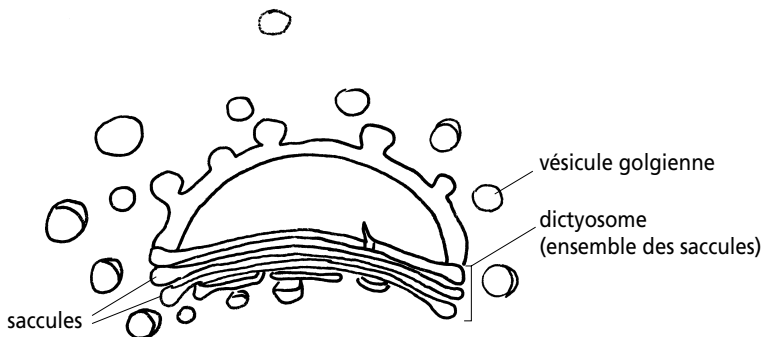


Figure 4.13 – Représentation schématique des vésicules de Golgi.

Les vésicules de Golgi peuvent aussi servir de lieux d'entreposage. Les protéines synthétisées par les ribosomes peuvent s'unir avec des glucides présents dans les vésicules pour former des glycoprotéines essentielles pour l'élaboration de la paroi cellulaire.

b) Les mitochondries

On peut observer les mitochondries dans certaines cellules par le truchement du microscope photonique. Elles ressemblent à de petits points ou de petits bâtonnets, mais leur structure interne et leur forme deviennent bien visibles au microscope électronique. Elles sont de forme ronde ou allongée de quelques μm de grandeur. Une mitochondrie est entourée de deux membranes, ressemblant ainsi à la membrane

nucléaire et aux membranes plasmiques. La membrane interne se replie vers l'intérieur en plusieurs replis, appelés **crêtes mitochondriales**. La matrice interne des mitochondries constitue le **stroma** (fig. 4.14). À l'intérieur, on trouve des zones contenant de l'ADN circulaire et des ribosomes. Ils assurent la synthèse des protéines mitochondriales.

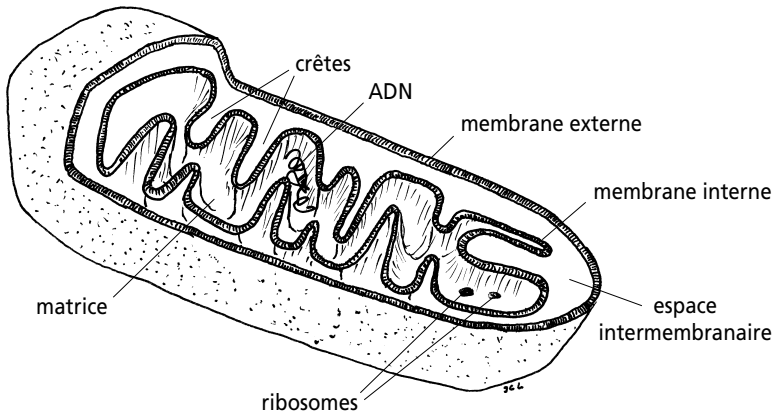


Figure 4.14 – Représentation schématique de l'organisation de la mitochondrie.

Les biologistes ont remarqué que les cellules ayant subi différents stress (thermiques, salins, hydriques...) ont plus de mitochondries que les autres. Ils ont donc supposé, que ces organites jouent un rôle dans la libération de l'énergie, ce qui a été confirmé. Les mitochondries sont le centre de la respiration de la cellule et elles contiennent des enzymes qui provoquent la scission de composés organiques riches en énergie. La membrane externe est particulièrement riche en lipides, tandis que les crêtes internes contiennent surtout des enzymes intervenant dans la chaîne de transfert des électrons. Dans le stroma, on trouve également des enzymes qui sont impliquées dans le cycle de Krebs (*cf.* p. 193). Celui-ci permet grâce aux réactions chimiques successives entre différentes molécules, la libération d'énergie. Elle peut être transférée à d'autres molécules ainsi qu'à toutes les parties de la cellule pour des réactions métaboliques.

c) Les plastes

On trouve ces organites dans les cellules des plantes et chez quelques Protistes. Ils sont de plusieurs types et ont des fonctions métaboliques particulières. Certains plastes synthétisent de nouvelles molécules, alors que d'autres les emmagasinent. Tous les plastes sont des organites cellulaires ovoïdes ou sphériques de quelques microns de long. Ils sont limités par une double membrane.

Le plaste le plus commun est le chloroplaste qui contient la chlorophylle nécessaire à la photosynthèse. Mais dans la cellule végétale on trouve aussi les amyloplast (ils stockent l'amidon), des chromoplastes (ils accumulent des pigments) ainsi que des **proplast**es qui comme leur nom l'indique sont à l'origine des autres plastes.

• Les chloroplastes

Facilement observables en microscopie photonique, les chloroplastes ont généralement entre 4 et 10 μm de long. Mais pour avoir plus de détails, il faut les observer en microscopie électronique (fig. 4.15).

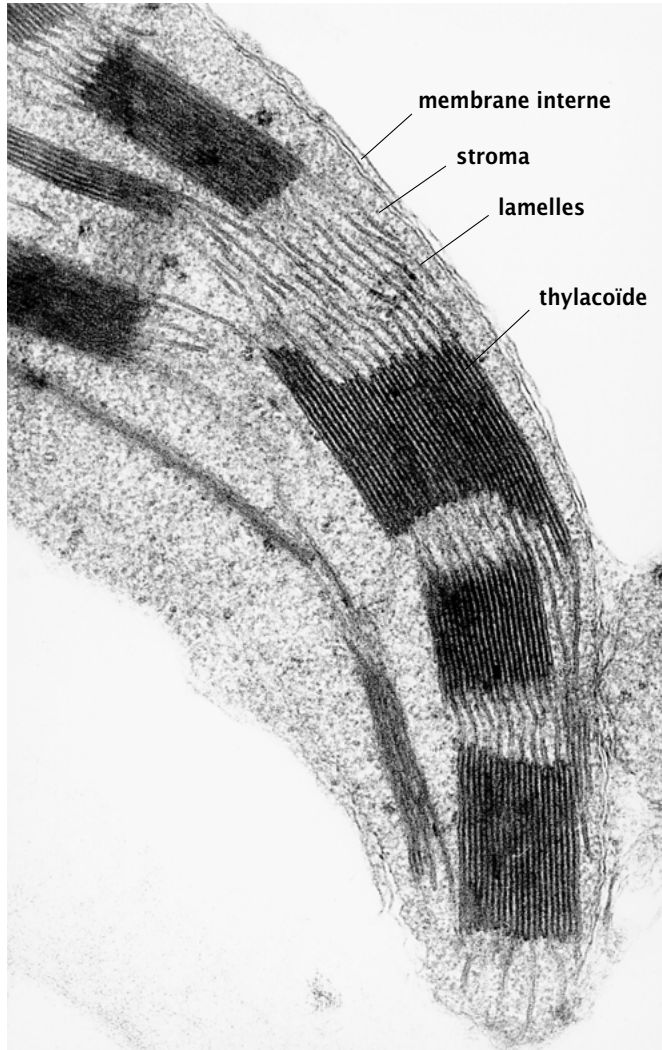


Figure 4.15 – Observation en microscopie électronique à transmission d'un chloroplaste d'une orchidée épiphyte *Bulbophyllum fischeri* Reichenb. f. Grossissement $\times 30\,000$. (Cliché : Télépova-TeXier, Institut Komarov, Saint-Pétersbourg.)

Pour décrire les chloroplastes, il existe une terminologie maintenant classique dont les termes ont été précisés voici quelques années par plusieurs auteurs dont Nougarede (1969), Ledbetter et Porter (1970), Gunning et Steer (1974). Le chloroplaste est

limité par une double membrane. L'externe est continue, tandis que l'interne présente parfois des invaginations dans le **stroma**. En coupe longitudinale on observe d'abord une organisation avec des **grana** comprenant chacun des disques granaires qu'on appelle aussi saccules, ou **thylacoïdes**. Ces grana, qui peuvent être constitués de 2 à 100 disques, sont reliés les uns aux autres par des lamelles stromatiques dont l'ensemble forme un réseau continu. Le stroma contient aussi des ribosomes ainsi que de l'ADN circulaire. La structure des membranes granaires est particulièrement complexe. Ils contiennent les molécules de chlorophylle. Le principal constituant protéique du stroma est une enzyme, la ribulose-diphosphate-carboxylase (la Rubisco). Dans le stroma sont disposés des globules lipidiques et au centre du chloroplaste des grains d'amidon qui assurent un stockage temporaire de sucres. On peut représenter schématiquement cette organisation du chloroplaste (fig. 4.16).

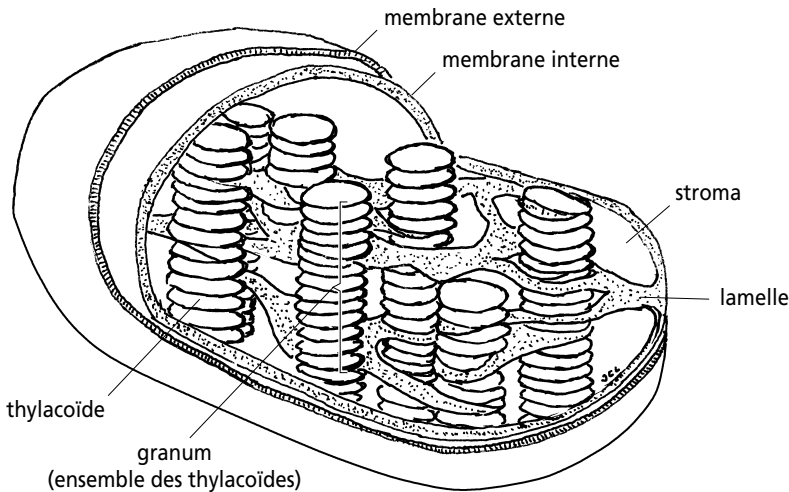


Figure 4.16 – Représentation schématique d'un chloroplaste.

C'est dans les chloroplastes que se passe la photosynthèse. Ses différents mécanismes seront étudiés dans le chapitre traitant de la nutrition carbonée des plantes.

• Les chromoplastes

Certains plastes contiennent d'autres **pigments** que la chlorophylle comme des carotènes (pigments jaunes et orangés) ou de la xanthophylle, (pigment jaune pâle). Ils se trouvent dans les cellules de plusieurs fruits colorés, comme les tomates ou des fleurs, comme les roses rouges. Le changement automnal de la couleur des feuilles est dû à la dégénérescence de la structure des thylacoïdes des chloroplastes. Les caroténoïdes s'accumulent alors dans des plastoglobules.

• Les amyloplastes

Dans les cellules des organes de réserves, les dépôts d'**amidon** s'effectuent dans les amyloplastes. Ce sont des plastes contenant fort peu de membranes internes mais de

nombreux grains d'amidon. Le développement de plusieurs grains peut entraîner l'éclatement de l'enveloppe. L'ensemble est alors libéré dans le cytosol. Chez la pomme de terre, *Solanum tuberosum* L. ces grains d'amidon ont 20 µm de diamètre.

d) Les cytosomes

Les cytosomes appelés aussi « microbodies », sont des organites cellulaires sphériques ayant un diamètre d'environ 1 µm. Contrairement aux plastes et aux mitochondries, ils sont limités par une membrane simple. L'intérieur contient un certain nombre d'enzymes ce qui permet une classification.

• Les lysosomes

Il s'agit de vésicules formées par les vésicules de Golgi. Ils contiennent des enzymes **lytiques** qui coupent de nombreuses macromolécules comme les polysaccharides et les acides nucléiques. La membrane d'un lysosome résiste à l'action digestive des enzymes qu'il contient. S'il en était autrement, les enzymes s'échapperaient dans la cellule et en détruiraient le contenu. On observe d'ailleurs, que les enzymes se mettent immédiatement à décomposer le cytoplasme ambiant lorsque la membrane du lysosome cède. Ce sont les ribosomes qui produisent les enzymes des lysosomes. Elles traversent le réticulum endoplasmique et pénètrent dans les vésicules de Golgi. Elles se logent dans les petits sacs qui se trouvent à leurs extrémités. Ces sacs grossissent pour devenir des lysosomes.

• Les glyoxysomes

Ce sont des organites cellulaires qui, en collaboration avec les mitochondries, assurent la transformation des lipides de réserve en glucides.

• Les peroxysomes

On les trouve dans les cellules photosynthétiques actives. Ils sont le siège des principales étapes de la photorespiration, en particulier le phosphoglycolate fait l'objet d'une séquence de réactions conduisant au dégagement de 2 CO₂.

e) Les vacuoles

Les cellules végétales différenciées sont caractérisées par de grandes **vacuoles** centrales. Elles occupent généralement plus de 40 % du volume cellulaire total et finissent par repousser tout le contenu cellulaire contre la paroi. Chaque vacuole est entourée d'une membrane vacuolaire, le **tonoplaste**, produite par le cytoplasme et semblable à la membrane plasmique (plasmalemmes).

Chaque vacuole contient un grand nombre de substances en solution : s'accumulent de nombreux métabolites : des anthocyanes responsables de la coloration des roses, du sucre dans les cellules de la racine de betterave sucrière, de l'acide malique chez les *Crassulaceae* (comme la joubarbe), des métabolites secondaires dont les alcaloïdes chez les *Solanaceae* (comme le tabac). Cette accumulation correspond souvent à une détoxification du cytoplasme ; l'excrétion vers le milieu extérieur étant le plus souvent impossible. Elle contient aussi de nombreuses enzymes hydrolytiques,

dont les hydrolases, qui décomposent les macromolécules. Les vacuoles assurent un rôle important dans la régulation du métabolisme cellulaire mais c'est leur action dans la turgescence des cellules qui est le plus connue. De par ses substances dissoutes, la solution vacuolaire crée une **pression osmotique** permettant les mouvements d'eau. L'eau entre dans la vacuole rendant la cellule turgescence. Ceci contribue grandement à assurer la tenue de la plante.

Le rôle capital des solutés vacuolaires chez les végétaux résulte avant tout de leurs propriétés osmotiques. Quand dans un système (fig. 4.17) deux compartiments contenant l'un un soluté (A) et l'autre, de l'eau pure (B) sont séparés par une membrane semi-perméable laissant passer l'eau, mais pas les molécules du soluté, il se produit un transfert d'eau de (B) vers (A), provoquant une augmentation de pression hydrostatique en (A). Elle correspond à l'attraction qu'exerce (A) vis-à-vis de (B). Elle est aussi appelée pression osmotique.

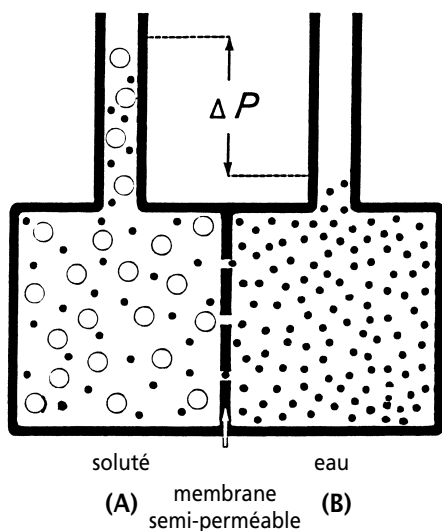


Figure 4.17 - Mise en évidence de la pression osmotique au travers d'une membrane semi-perméable.

En général, les membranes biologiques ne sont pas rigoureusement semi-perméables. Elles possèdent, pour les solutés, une certaine perméabilité qui diffère selon leur nature. Le saccharose ne passe pas au travers des membranes biologiques, on dit alors qu'il est « réfléchi », l'effet sur la pression osmotique est maximum. Il n'en est pas de même pour tous les solutés qui induisent une pression osmotique moins forte (tabl. 4.3).

Tableau 4.3 - Coefficients de « réflexion » des solutés par rapport aux membranes végétales.

Saccharose	1
Glucose	0,99
Glycérine	0,80
Éthanol	0,34

Les vacuoles se retrouvent chez les algues et les champignons ainsi que chez certains protistes aquatiques comme l'amibe et la paramécie. Chez ces dernières, elles se déplacent vers la membrane plasmique, se contractent et rejettent leur contenu à l'extérieur, on les appelle des vacuoles contractiles.

4.2.7 La paroi cellulaire

Une originalité du monde végétal sur le monde animal est la présence d'une paroi cellulaire située au-delà du plasmalemme. Elle assure la rigidité de la cellule sans pour autant empêcher généralement l'eau et les solutés de la traverser pour atteindre le plasmalemme. Elle constitue un compartiment extracytoplasmique appelé **apoplasme**.

Toutes les cellules ont une **paroi primaire** (fig. 4.18), comprenant quelques microfibrilles de cellulose et une **lamelle moyenne** (dépourvue de cellulose) qui constitue le ciment assurant la jonction entre les cellules d'un tissu. Les cellules de soutien, comme le sclérenchyme (*cf.* chapitre suivant) présentent une cavité centrale vide (la cellule est morte) et une **paroi secondaire** épaisse. Celle-ci est généralement composée de trois couches riches en cellulose orientées différemment : horizontalement en périphérie et verticalement au milieu (fig. 4.19).

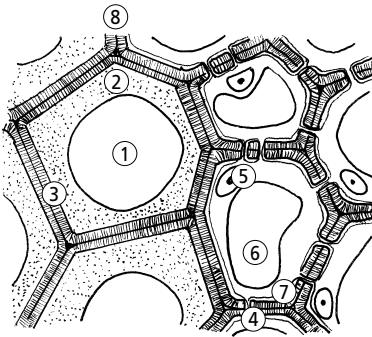


Figure 4.18 - Schéma d'organisation des différentes parois dans les cellules.

①, cavité centrale vide ; ②, paroi secondaire ; ③, paroi primaire ; ④, plasmodésme ; ⑤, noyau ; ⑥, vacuole ; ⑦, plasmalemme ; ⑧, lamelle moyenne.

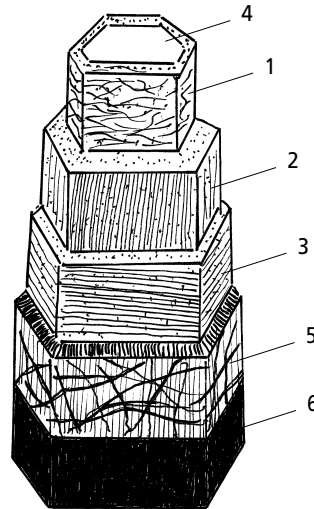


Figure 4.19 - Schéma tridimensionnel d'organisation d'une paroi cellulaire.

1, Paroi 2, couche 1 ; 2, Paroi 2, couche 2 ; 3, Paroi 2, couche 3 ; 4, Cavité ; 5, Paroi primaire ; 6, Lamelle moyenne.

La paroi cellulaire est constituée de glucides (90 % de la masse de matière sèche) et de protéines (10 %).

Les glucides sont essentiellement des polysaccharides de trois types.

- La **cellulose**, qui est un polymère linéaire et homogène du β -1,4-glucose. Elle constitue des microfibrilles dont l'ensemble forme une charpente. La cellulose est quantitativement le composé le plus répandu chez les êtres vivants. Elle représenterait à elle seule environ 40 % du carbone fixé dans la matière organique terrestre. La cellulose est produite par des rosettes de cellulose synthase. Ce sont des protéines transmembranaires (cf. figure 4.5) comptant un millier d'acides aminés, formant un canal dans la membrane plasmique. Dans le cytoplasme une sucrose synthase hydrolyse le saccharose en donnant de l'uridine diphosphate glucose ; cet UDP-glucose se greffe au polymère de β 1-4 glucose au niveau cytosolique et la chaîne de cellulose est progressivement exportée à travers le canal transmembranaire.
- Des **pectines** qui sont des mélanges de divers polysaccharides acides. Le plus fréquent est une chaîne d'acide polygalacturonique portant de courtes chaînes latérales constituées d'autres sucres comme le ramnose, la galactose ou l'arabinose.
- Des **hémicelluloses** constituées de polymères d'oses variés : pentoses, hexoses, oses méthylés.

Des rôles méconnus mais pleins d'espoirs, pour la paroi primaire

La paroi primaire est une structure très hydratée (jusqu'à 90 % d'eau) constituée d'un réseau lâche de microfibrilles de cellulose enchâssées dans une structure amorphe composées de substances pectiques hemicellulosiques et protéiques. Ces molécules possèdent des groupements hydrophyles, carboxyles, amines, aldéhydes, phosphates, thiols... qui peuvent représenter des ligands potentiels pour des éléments traces métalliques. Ainsi, dans des cultures de cellules de tomate (*Solanum lycopersicum* L., *Solanaceae*) Aurélie Muschitz (Thèse de doctorat de l'Université d'Artois, 2009) a montré que la présence de zinc, de cadmium ou de plomb entraîne une augmentation de la masse pariétale. De même, la paroi primaire apparaît dans tous les cas comme le principal compartiment de séquestration des ions métalliques en excès.

Ces propriétés sont très intéressantes dans les études de phytoremédiation.

Les protéines de la paroi cellulaire sont des **glycoprotéines** synthétisées dans l'appareil de Golgi. Il s'agit de chaînes polypeptidiques, portant des chaînes glucidiques latérales.

Le développement de la paroi cellulaire commence dès la fin de la mitose. Lors de la télophase, les microtubules du fuseau chromatique forment une structure en forme de tonneau transversalement aux deux nouveaux noyaux. En même temps s'accumulent près d'elles des vésicules issues des corps de Golgi et contenant des glycoprotéines. Le contact avec la paroi cellulaire préexistante s'établit. La lamelle moyenne est alors formée. Tout autour s'accumulent de nouveaux matériaux formant alors la paroi primaire.

L'accumulation de ces matériaux est variable dans le temps. Ce sont d'abord les hémicelluloses qui forment des structures lâches, propices à l'élongation cellulaire qui se déposent en premier. Inversement quand les dépôts de cellulose deviennent majoritaires et ce, plus tardivement, ils forment la paroi secondaire. L'agencement des fibrilles ne permet plus la croissance. Enfin un dépôt de lignine peut apparaître.

S'il est continu, la paroi devient imperméable, la cellule meurt et n'a plus qu'un rôle de soutien. La lignine est un polymère hétérogène constitué de phénylpropanes. Elle est associée de façon covalente à la cellulose ou à l'hémicellulose via l'acide férulique. La lignine est un constituant caractéristique de la paroi secondaire qui s'accumule juste à la limite de la paroi primaire.

Les champignons ont une paroi cellulaire, mais elle n'est pas constituée de cellulose mais de **chitine**. Elle est quantitativement très répandue dans le monde animal puisqu'elle constitue l'élément principal de l'exosquelette des insectes. La chitine, une substance constituée de sous-unités d'acétylglucosamine, a cependant une structure très proche de celle de la cellulose.

Pourquoi les champignons ont-ils développé des parois cellulaires avec de la chitine ?

Pour beaucoup d'auteurs, il est probable que le constituant majeur de la paroi est le reflet de la disponibilité des organismes en azote et carbone. Pour les plantes chlorophylliennes, le carbone n'est pas un facteur limitant, à l'inverse de l'azote. Il peut donc être immobilisé dans les parois cellulaires. Chez les champignons saprophytiques, hétérotrophes pour le carbone, mais disposant d'importantes sources de produits azotés, la fixation de l'azote dans la paroi cellulaire n'est pas alors un handicap.

À la fin de ce chapitre, il apparaît nettement que la cellule eucaryote est compartimentée par les membranes qui délimitent des entités avec un contrôle coordonné de la perméabilité des barrières. Ceci permet une répartition diversifiée du travail dans la cellule. En tant que système, la cellule acquiert des propriétés que les compartiments ou organites, ne possèdent pas individuellement.

Il apparaît aussi, que l'on ne peut dissocier structure et fonction, et ceci est valable à tous les niveaux d'organisation, qu'il s'agisse de molécules dans une membrane, de compartiments dans une cellule, ou comme dans les chapitres suivants, de cellules dans les tissus, de tissus dans des organes, d'organes dans les organismes, enfin d'organismes par rapport au milieu environnant qu'il soit abiotique ou anthropique. L'étude des structures et des fonctions ne pourra être disjointe de la découverte, même partielle du monde végétal.

Résumé

Toute la matière vivante est composée de cellules très variées dans leurs fonctions. Cependant elles ont toutes en commun, une structure de base similaire. D'abord elles sont entourées par une membrane externe (le plasmalemma). Ensuite à l'intérieur, on trouve le cytoplasme et l'information génétique héréditaire sous forme d'ADN.

Les cellules se classent en deux types fondamentaux.

1. Les cellules des Procaryotes n'ont pas de vrai noyau délimité par une membrane. Elles correspondent essentiellement aux bactéries.
2. Les cellules des Eucaryotes ont un vrai noyau et elles sont compartimentées par des membranes qui contrôlent le passage des substances dans et hors de la cellule. Elles contiennent aussi différentes structures aux fonctions très précises. Ce sont les cellules des végétaux.

La cellule végétale classique est entourée d'abord d'une paroi composée essentiellement de cellulose. Elle détermine la structure de la cellule ainsi que celle des tissus.

À l'intérieur on trouve le cytosol, des organites, une ou des vacuoles et le noyau.

Le noyau est le centre de contrôle de toute la cellule. Il est entouré d'une double membrane. À l'intérieur se trouvent les chromosomes. Constitués d'ADN, ils portent l'information génétique.

Le cytosol est composé d'un réseau dense de doubles membranes : le réticulum endoplasmique et les dictyosomes du corps de Golgi. Le REG intervient dans la synthèse des protéines et leur transport, le REL dans celle des lipides. Quant aux dictyosomes, ils participent à la formation de glycoprotéines.

Les organites ont des rôles physiologiques très précis : mitochondries (respiration), chloroplastes (photosynthèse), lysosomes (enzymes lytiques), amyloplast (stockage de l'amidon).

Les cellules sont entourées d'une paroi qui joue un grand rôle dans la rigidité cellulaire.

Enfin, la cellule végétale eucaryotique se divise au cours de la mitose, en conservant chez chaque cellule-fille, le même nombre de chromosomes. Cette mitose comporte quatre grandes phases : la prophase, la métaphase, l'anaphase et la télophase.

L'ORGANISATION TISSULAIRE DE LA PLANTE

5

L'observation, à la loupe, d'un filament d'algue verte filamenteuse d'une mare, montre qu'il est constitué de cellules sensiblement de même taille et de même format. Au point de vue fonctionnel, il n'existe aucune division du travail le long de ce thalle. Les cellules sont semblables entre elles, tant sur le plan structural que sur le plan physiologique.

Au contraire, des observations effectuées sur des coupes de tiges, de feuilles de plantes à fleurs, surtout quand elles sont colorées, montrent plusieurs ensembles cellulaires facilement identifiables. Ce sont des **tissus** constitués de cellules aux tailles assez voisines et aux parois d'épaisseur et composition proches.

La coloration au carmino-vert

Très classique, elle se fait en plusieurs étapes :

- vidage des cellules, par de l'eau de Javel (hypochlorite de sodium) ;
- acidification, par de l'acide acétique ;
- coloration par le carmino-vert de Mirande ;
- lavage à l'eau.

Les tissus dont la paroi n'est pas encore lignifiée sont colorés en rouge, les autres en vert.

5.1 LES MÉRISTÈMES PRIMAIRES

L'embryon d'une Angiosperme comporte déjà les ébauches des futurs **méristèmes** (du grec *meris* = partie et *stéma* = filament) **caulinaires** (des tiges) et **racinaires**. Ces méristèmes primaires, qui sont à l'origine des tissus de la plante, sont situés (fig. 5.1) chez les Spermatophytes, au niveau de la **gemma** et de la **radicule**.

De la germination jusqu'à la mort de la plante les méristèmes assurent la croissance en longueur des tiges et des racines. Même si cette croissance se ralentit parfois, il est possible de parler de croissance indéfinie. Les cellules méristématiques sont facilement reconnaissables dans la plante (tabl. 5.1).

Ces méristèmes primaires en fonctionnant vont donner des tissus. Ils sont dénommés **tissus primaires** pour les différencier des **tissus secondaires** qui apparaissent chez certaines plantes ultérieurement.

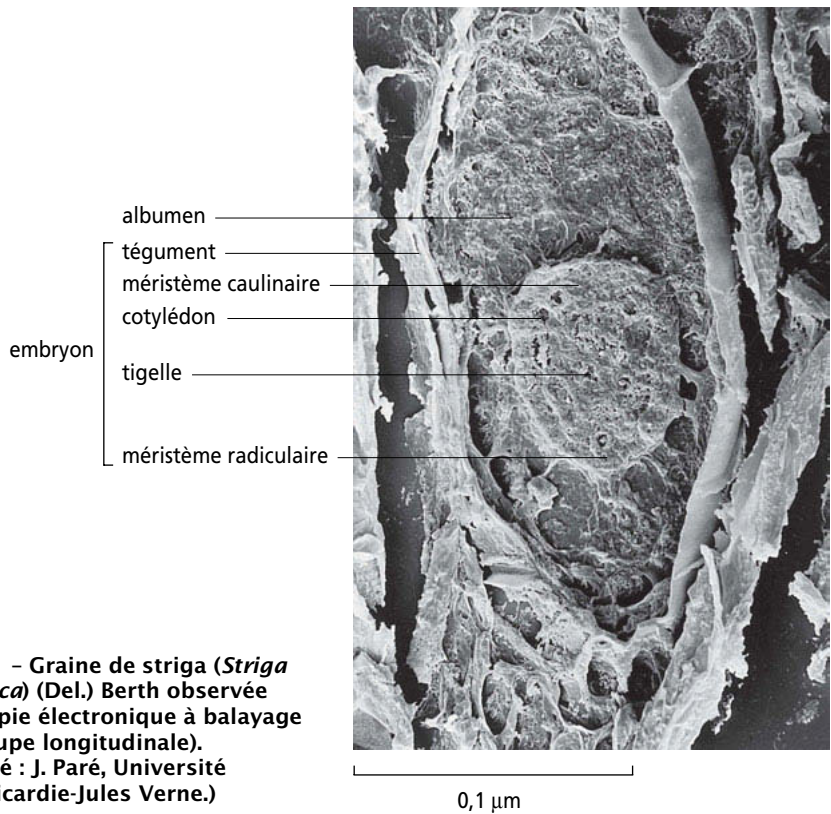


Figure 5.1 – Graine de striga (*Striga hermontica*) (Del.) Berth observée en microscopie électronique à balayage (coupe longitudinale).
(Cliché : J. Paré, Université de Picardie-Jules Verne.)

Le striga, ou « herbe des sorcières », est un redoutable parasite

Les Striga, plantes de la famille des *Scrophulariaceae*, se situent au tout premier plan des parasites végétaux par les ravages qu'ils occasionnent dans les cultures vivrières des régions tropicales sèches, compromettant très sérieusement les cultures et les récoltes des céréales en particulier.

Tableau 5.1 – Les caractéristiques des méristèmes primaires.

Localisation	aux extrémités des tiges et des racines
Rôles	assurent la croissance en longueur
Cellules	petites, isodiamétriques
Noyau	sphérique, volumineux, au centre de la cellule, très riche en chromatine
Cytoplasme	dense abondant
Vacuoles	nombreuses et très petites, contenu très concentré
Paroi	paroi pecto-cellulosique
Plastes	plastes non différenciés, proplastes
Inclusions lipidiques	peu nombreuses

Ces tissus primaires constituent la tige et les feuilles des Bryophytes, le cormus et les racines des Ptéridophytes, les organes jeunes des Spermaphytes et les organes jeunes et âgés des Monocotylédones.

5.2 LES DIFFÉRENTS TISSUS PRIMAIRES

Les tissus primaires sont nombreux. Il est possible cependant de les regrouper en cinq catégories :

- les parenchymes ;
- les tissus de revêtement ;
- les tissus conducteurs ;
- les tissus de soutien ;
- les tissus sécréteurs.

Dans chaque catégorie plusieurs types sont observables. C'est ce que montre le tableau 5.2.

Tableau 5.2 - Les différents types de tissus primaires.

Tissus	Types de cellules	Forme des cellules	Paroi	Localisation
PARENCHYMES <i>Ce sont les tissus fondamentaux. Ils sont le siège de toutes les fonctions de synthèse.</i>				
Chlorenchyme	Cellules vivantes	Cellules isodiamétriques ou allongées	Paroi peu différenciée nombreux méats	Intérieur des feuilles
Parenchyme de réserve				Racines, tubercules...
Parenchyme aquifère				Plantes succulentes
TISSUS DE REVÊTEMENT <i>Ils isolent les parenchymes du milieu extérieur.</i>				
Épiderme	Vivantes, peu différenciées	Une seule assise	Paroi externe épaissie	Sur les organes aériens
Rhizoderme		Poils absorbants	Paroi mince	Assise pilifère de la racine
TISSUS CONDUCTEURS				
Le xylème <i>assure la circulation de la sève brute.</i>				
Trachées (vaisseaux)	Mortes en fin de différenciation	Un vaisseau est constitué de cellules assez courtes disposées bout à bout et parallèles entre elles	Paroi primaire rigide. La secondaire est constituée d'anneaux spiralés. Perforations sur les cotés	Localisation profonde
Trachéides		Chaque trachéide est constituée de cellules allongées et parallèles. Les extrémités sont en biseau	Paroi rigide mais peu épaisse. Paroi secondaire constituée d'anneaux et de spires, punctuations sur les parois	

Tableau 5.2 – Les différents types de tissus primaires (suite).

Tissus	Types de cellules	Forme des cellules	Paroi	Localisation
TISSUS CONDUCTEURS (SUITE)				
Le phloème <i>assure la circulation de la sève élaborée.</i>				
Tubes criblés	Vivantes, sans noyau quand différenciées	Cellules allongées, dans le sens longitudinal. Aux parois obliques. Placées bout à bout	Parois épaisses pectocellulosiques. Les parois transversales sont criblées de pores	Localisation profonde
Cellules compagnes	Vivantes	Une cellule étroite allongée le long du tube criblé	Parois cellulosiques, non criblées	
TISSUS DE SOUTIEN				
Collenchyme	Vivantes, plastes peu différenciés	Cellules, recloisonnées pourvues d'un noyau	Paroi primaire épaissie, cellulosique	À la périphérie des parties aériennes
Fibres libériennes	Mortes	Cellules très allongées	Paroi épaisse, ponctuations	À côté des tubes criblés
Fibres ligneuses	Mortes	Cellules très allongées	Paroi épaisse, ponctuations peu nombreuses	À côté des vaisseaux
Fibres cellulosiques	Vivantes	Jusqu'à 50 cm de longueur	Se distinguent du collenchyme par la présence d'une paroi secondaire	Fibres à côté du phloème
Sclérenchyme	Mortes	Grand allongement parallèle à l'axe de l'organe. Plusieurs cm de longueur	Paroi lignifiée, épaisse	Se développent dans les organes dont l'allongement est terminé
TISSUS DE SÉCRÉTION				
Cellules isolées	Vivantes, accumulent dans les vacuoles les produits élaborés	Isodiamétriques	Paroi pecto-cellulosique	Parenchymes corticaux de tiges, parenchymes foliaires
Canaux excréteurs	Vivantes, excrètent les produits élaborés dans des poches et des canaux		Paroi cellulosique	

Tous ces tissus, même s'ils sont présentés par commodité de manière isolée, doivent être considérés comme fonctionnant ensemble. Ils constituent une unité fonctionnelle. La conduction de la sève brute dans les trachéides et les vaisseaux ligneux exige en effet l'action du parenchyme voisin. Les tissus de soutien réalisent une armature

interne au végétal. Ceci lui confère une solidité, mais aussi une certaine souplesse, surtout quand la paroi des cellules reste cellulosique comme dans le collenchyme. À l'inverse le sclérenchyme est un tissu très rigide et indéformable qui se forme dans la plante une fois son développement terminé.

5.3 LE FONCTIONNEMENT DES MÉRISTÈMES CHEZ LES ANGIOSPERMES

Avant de commencer quelques précisions terminologiques :

- L'**apex** est une notion morphologique qui correspond à l'extrémité d'une tige ou d'une racine.
- Le **méristème** est le tissu indifférencié qui assure la production d'organes nouveaux (feuilles, racines, fleurs).
- Un **méristème apical** se trouve à l'extrémité d'une tige ou d'une racine donc à l'apex.

Aux apex apparaissent les nouveaux organes grâce au fonctionnement des méristèmes. Ceux-ci sont de deux types : les **méristèmes apicaux caulinaires** à l'origine des parties aériennes et les **méristèmes apicaux racinaires** pour l'appareil souterrain. Ils fonctionnent de manière très différente.

5.3.1 Le fonctionnement du méristème caulinaire

Le méristème caulinaire (de la tige) est responsable de l'édification de la partie aérienne de la plante. De lui, apparaissent des cellules qui en se multipliant et en se différenciant donneront les feuilles, les bourgeons axillaires et floraux et les tiges. De manière, tout à fait répétitive et indéfinie, jusqu'à la mort de la plante, il engendre la formation des **phytomères**, constitués d'un axe (ou entre-nœud) d'une ou plusieurs feuilles (cas des feuilles opposées comme chez l'érable) et d'un bourgeon axillaire. L'étude du fonctionnement de ce méristème a donné lieu à de très nombreuses recherches. À l'heure actuelle, plus personne ne reconnaît l'existence d'une cellule unique apicale, comme semblait l'avoir vue Hofmeister au siècle dernier. À la suite des travaux de Buvat, Plantefol, Nougarede et de leurs équipes, pour ne citer que quelques botanistes français, on sait maintenant que le méristème apical n'est pas constitué d'un simple empilement de cellules, mais en réalité de plusieurs zones sans limites très nettes.

Chez les Angiospermes, ce méristème forme un dôme (plus rarement une structure plate), de 0,5 à 3 mm de diamètre, composé de cellules de petite taille non équivalente. Comme l'a précisé chez le chrysanthème A. Nougarede¹, la section centrale du méristème révèle, après coloration des ARN au vert de méthyle-pyroxile (qui permet de montrer l'activité métabolique des cellules), trois régions (fig. 5.2) :

1. A. Nougarede, 2001. « Le méristème caulinaire des Angiospermes : nouveaux outils, nouvelles interprétations ». *Acta Botanica Gallica*, **148**, 3-77.

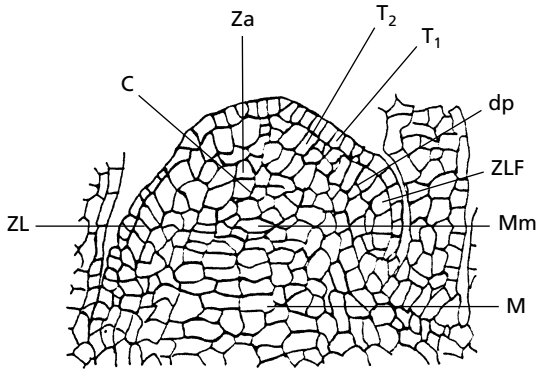


Figure 5.2 – La zonation dans une coupe longitudinale axiale du méristème végétatif caulinaire de chrysanthème (*Chrysanthemum segetum* L.). Explications dans le texte. (D'après A. Nougarede, modifié.)

- Une zone axiale, Za, très peu active quant aux mitoses, avec deux couches superficielles, les **tunics** T₁ et T₂¹ et le **corpus**, C, sous-jacent.
- Une **zone latérale**, ZL entourant cette zone axiale, Za, la partie à droite correspond à l'apparition d'une feuille, ZLF. On distingue des divisions **périclines**, dp, (les cloisons sont parallèles à la surface)
- Un **méristème médullaire**, Mm, aux mitoses peu fréquentes formant des files empilées de cellules à l'origine de la moelle centrale, M.

Zones ou assises ?

Le méristème végétatif peut aussi être décrit en faisant appel à une structuration en assises. L'assise superficielle, *tunica* (T₁), tout autour du méristème se distingue par ses divisions strictement **anticlines** (cloisons perpendiculaires à la surface). Elle est à l'origine de l'épiderme. La *tunica* T₂, initie les feuilles par cloisonnements périclines. Enfin, la *tunica* T₃, située au dessous donne les tissus centraux de la tige et des feuilles. Dans cette couche, les mitoses s'effectuent dans tous les sens. Par rapport au chrysanthème, précédemment décrit, T₃ correspond au corpus.

Les zonations ne sont pas immuables, lorsque les cellules de l'une d'elle sont détruites, naturellement ou expérimentalement, elles sont remplacées par les cellules de l'assise voisine et adoptent le modèle de division cellulaire de leur situation nouvelle. La destinée des cellules ne dépend donc pas de leur origine initiale mais de leur position.

Organisation cellulaire des méristèmes

Les cellules de la zone axiale ont un volume cellulaire moyen nettement supérieur à celui des cellules latérales. Le cytoplasme et les vacuoles occupent des espaces pratiquement similaires, seuls les noyaux sont importants. Dans la zone latérale, les vacuoles sont très petites. Quant à la durée du cycle cellulaire (temps entre deux mitoses), elle est la plus longue dans la zone axiale, la plus courte dans la zone latérale et de durée intermédiaire dans le méristème médullaire.

1. Dans la littérature anglo-saxonne, T₁ et T₂ sont remplacés par L₁ et L₂, L étant l'abréviation du mot anglais *layer* (couche).

La formation d'un **phytomère** comprend l'apparition d'une ou plusieurs feuilles, du ou des bourgeons axillaires et de l'allongement de la tige. Chaque étape correspond à un fonctionnement particulier de l'apex caulinaire :

- L'initiation foliaire correspond à un élargissement de la zone latérale ZLF qui produit un **initium foliaire**. Provenant de divisions essentiellement périclines, cet initium à une forme de croissant qui par surrection va grandir et donner l'**ébauche foliaire** (fig. 5.3). Le fonctionnement du méristème est donc périodique, il se produit une alternance régulière entre une croissance horizontale (initium foliaire) et verticale (ébauche foliaire).
- Le bourgeon axillaire est d'origine superficielle exogène, car c'est dans les cellules des tunicas qu'il se différencie.
- La formation de la tige est liée à l'activité du méristème médullaire, au centre du dôme.

Mais l'organisation d'un phytomère obéit aussi à des lois tout à fait originales qui ont intrigué et intéressent encore de nombreux scientifiques. Il s'agit de cette organisation spatiale, appelée **phyllotaxie**, qui s'édifie autour d'une spirale durant la mise en place des feuilles. Celle-ci varie d'une espèce à l'autre et semble dépendre de contraintes physiques mais aussi de réactions biochimiques qui, en définitive, déterminent le lieu d'apparition d'une nouvelle feuille sur la zone latérale. Les interactions entre ces paramètres physiques et les gènes impliqués dans la phyllotaxie ne sont pas encore connus. Le stade de développement physiologique de la plante peut entraîner des modifications d'activité du méristème caulinaire. Le changement le plus spectaculaire correspond à la floraison.

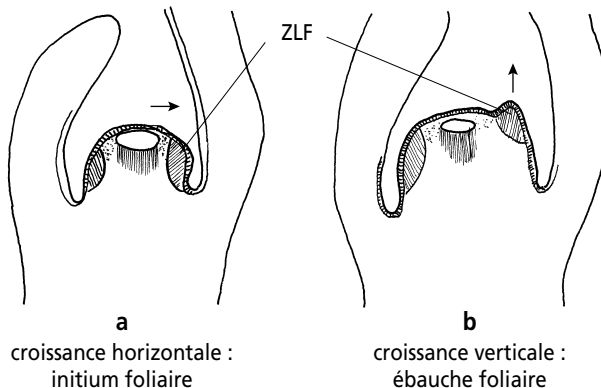


Figure 5.3 - Fonctionnement d'un apex caulinaire.

La mise en place des tissus se fait en deux temps : une croissance horizontale **a**, puis verticale, **b**.

ZLF : zone latérale foliaire.

Les gènes du fonctionnement

La biologie moléculaire, particulièrement sur *Arabidopsis thaliana*, a apporté de très intéressants renseignements sur les gènes qui interviennent lors du fonctionnement du méristème caulinaire. Globalement deux types de gènes sont connus¹ :

1. *Ceux qui fixent l'identité des cellules méristématiques.* Il s'agit des gènes STM², KNATI, WUS... qui maintiennent les cellules dans un état non organogène. Ils ne sont actifs que dans la zone centrale et inactifs dans la zone latérale. Leur mode d'action est particulièrement intéressant : la protéine codée par ces gènes (dénommée « homéodomaine » car impliquée dans le développement de l'organisme) se fixe sur l'ADN et régule la transcription des gènes cibles. La majorité de ces gènes fonctionne lors des différentes phases du développement, ce qui signifie qu'ils sont sous le contrôle de mécanismes régulateurs communs.
2. *Ceux qui déterminent le devenir organogène des cellules de la zone latérale.* Le nombre de feuilles formées dépend d'abord de la quantité de cellules disponibles. Ce sont les rôles des gènes STM et CLV. Le devenir organogène dépend aussi de la manière dont les cellules se répartissent entre les ébauches. Cette fois, c'est le rôle du gène MGOUN. Ces gènes limitent la dimension de la zone latérale et contrôlent donc le nombre de feuilles émises. Il est probable aussi, que les gènes NFL et LeExp 18 fixent les limites des sites d'initiation foliaire alors que les gènes PHAN et PHB déterminent très tôt la destinée respectivement ventrale ou dorsale des cellules des initiums foliaires, bien avant leur différenciation apparente.

5.3.2 La transformation du méristème apical en méristème floral

Sous l'action de signaux encore mal identifiés, mais qui pourraient être liés à deux protéines sensibles à la lumière, un phytochrome et un cryptochrome, le méristème caulinaire se transforme soit en méristème floral, à l'origine d'une fleur unique, soit en méristème d'inflorescence, qui à son tour produira des méristèmes floraux. Ce changement s'accompagne de modifications exceptionnelles : un *système à croissance indéfini* comme le méristème apical, *devient défini*, puisque, une fois la morphogenèse florale terminée, le méristème cesse toute activité et disparaît à la chute des fleurs ou des fruits.

Ces transformations correspondent à un ralentissement d'activité de la zone latérale (ZL) qui pourtant donnera les sépales, premières pièces florales apparaissant, tandis que le corpus prolifère abondamment en mettant en place ce qui deviendra le réceptacle floral. La tunica 2 sera à l'origine des pièces florales reproductrices d'où son nom de **proméristème sporogène**. La formation des pétales, des étamines et du pistil, sans être véritablement simultanées, interfère largement entre elles. Les pétales apparaissent au dessus et entre les sépales. L'androcée se met en place à partir d'un bourrelet d'où émergent les étamines. Quand il y a plusieurs cycles d'étamines, ils apparaissent

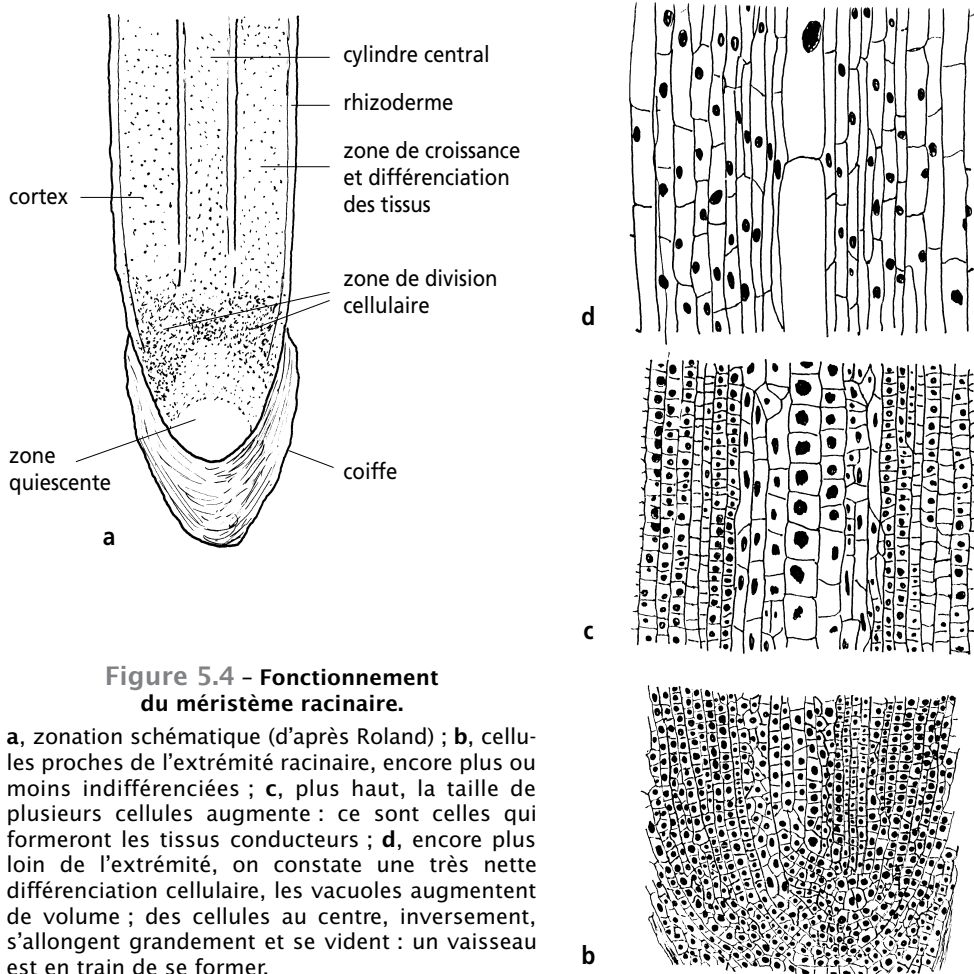
1. D'après A. Nougarede (ouvrage cité page 99).

2. Le nom des gènes correspond généralement à l'action constatée sur un mutant. Les gènes STM (de *shooteristemless*) correspondent ainsi à des perturbations du méristème.

successivement sur des bourrelets, généralement plus internes. Quant au futur gynécée, sa formation se manifeste par l'apparition de massifs sur lesquels les ovules se développeront, entourés de bourrelets qui édifieront les carpelles lesquels enfermeront plus tard les ovules.

5.3.3 Le fonctionnement du méristème racinaire

L'allongement de la racine se fait par son extrémité au niveau du méristème racinaire. Celui-ci est d'un fonctionnement plus simple que le méristème caulinaire. À l'extrémité des racines, on distingue une **coiffe**, qui protège le méristème (fig. 5.4a). Entre celle-ci et les poils absorbants, on observe une zone **quiescente** (sans division cellulaire), autour de laquelle on peut remarquer de très nombreuses divisions cellulaires qui sont à l'origine des tissus de la racine (fig. 5.4b, c et d.).



Les méristèmes qui sont à l'origine des racines secondaires sont formés en profondeur, ce qui présuppose une **dédifférenciation** cellulaire préalable des tissus (fig. 5.5). L'origine endogène des racines secondaires s'oppose à l'origine exogène des rameaux.

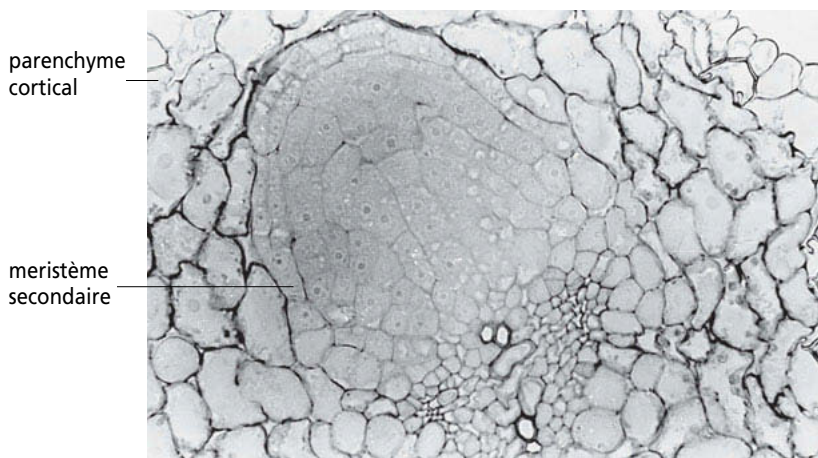


Figure 5.5 – Photographie d'une coupe transversale d'une racine de *Datura innoxia* Mill. au niveau d'une ramification secondaire.

On distingue parfaitement le méristème secondaire endogène ($\times 100$). Coloration Schiff + Naphtol-Blue-Black. (Cliché J.-C. Laberche, BioPi-UPJV.)

L'observation des méristèmes caulinaires et racinaires montre donc que :

- dans les bourgeons la multiplication des cellules méristématiques permet la mise en place de nouveaux nœuds avec des ébauches foliaires et d'entre-nœuds très courts. Ceci permet la croissance terminale de la tige ;
- la multiplication des cellules méristématiques de l'apex racinaire entraîne aussi une croissance terminale, mais sans construction de nouveaux organes, la racine étant toujours sans feuille ;
- dans les deux cas, la persistance de méristèmes primaires aux points végétatifs permet une croissance théoriquement indéfinie. Il n'en est pas de même de la feuille, car son méristème a une vie limitée dans le temps. La feuille est un organe à croissance définie contrairement à la tige et à la racine.

5.4 LA STRUCTURE PRIMAIRE DES ORGANES VÉGÉTATIFS

Les cellules issues des divers méristèmes primaires vont se différencier et s'organiser en tissus primaires. Ceux-ci adoptent une position précise dans les plantes (fig. 5.6).

Plutôt que de considérer l'ensemble des tissus, Van Tieghem et Douliot (1885) se sont intéressés seulement aux tissus conducteurs qui s'organisent de manières très différentes selon les plantes. Ils ont donné le nom de **stèle** à cette structure primaire dans les plantes. Le tableau 5.3 résume les différentes stèles que l'on peut rencontrer.

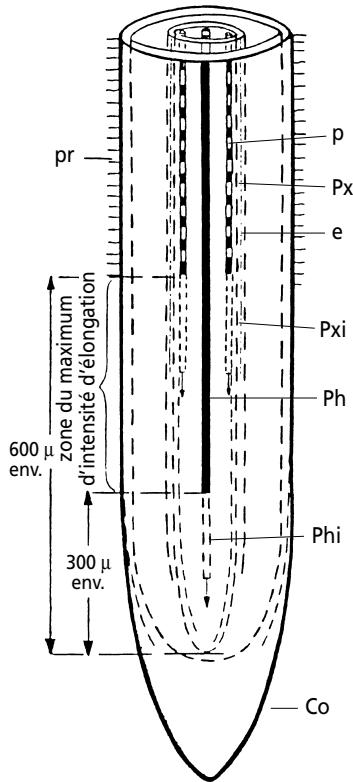


Figure 5.6 – Mise en place des différents tissus dans une racine de tabac en fonction de l'éloignement par rapport au méristème racinaire.

e, endoderme ; p, péricyle ; Pxi, protoxylème en voie de différenciation ; et Px, définitivement différencié ; Phi, phloème en cours de différenciation ; et Ph, complètement différencié ; Co, coiffe ; pr, poils absorbants. (In Guinochet, 1965.)

Tableau 5.3 – Les différentes formations constituées de tissus conducteurs (les stèles).

Stèle sans parenchyme central	Protostèle	xylème cylindrique plein entouré de phloème
	Actinostèle	colonne de xylème cannelé en étoile (arche)
	Plectostèle	colonne de xylème polyarche envahie par du phloème
Stèle avec parenchyme central	Siphonostèle	manchons cylindriques emboîtés de xylème et de phloème
	Solénostèle	siphonostèle plus ou moins ajourée
	Eustèle	fragmentation de la stèle

Cette structure primaire ne subsiste pas longtemps chez la majorité des végétaux sauf chez les Monocotylédones. Elle caractérise les organes jeunes chez les Gymnospermes et les Dicotylédones. Puis, elle est supplantée par des formations secondaires qui les écrasent et les disloquent.

5.5 LA STRUCTURE DES ORGANES JEUNES CHEZ LES SPERMAPHYTES

La diversité des tiges, des feuilles et des racines est si grande qu'il est impossible de voir en détail toutes les structures. Seuls quelques exemples seront présentes.

5.5.1 La structure de la racine

Sur des coupes effectuées au niveau des poils absorbants, on distingue de l'extérieur vers l'intérieur plusieurs structures (fig. 5.7).

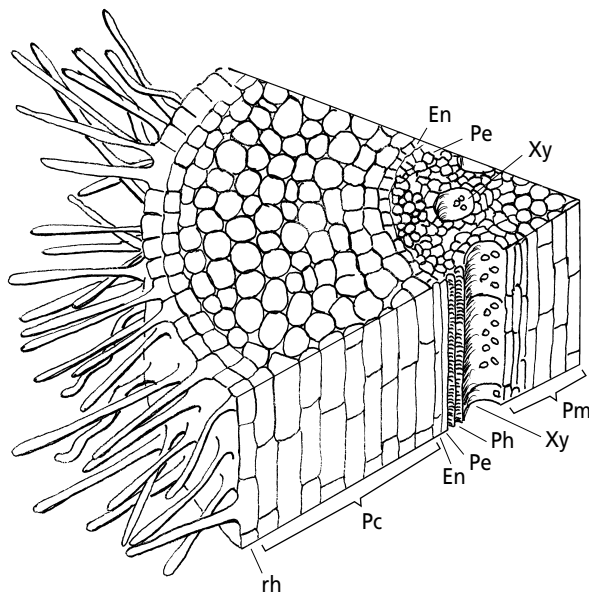


Figure 5.7 – Schéma tridimensionnel d'une racine jeune au niveau de la zone pilifère.

rh, rhizoderme ; Pc, parenchyme cortical ; En, endoderme ; Pe, péricycle ; Xy, xylème ; Ph, phloème ; Pm, parenchyme médullaire. (D'après Luttge, 1994, modifié.)

La racine présente une symétrie axiale et une structure bien définie qu'il est facile de reconnaître.

- Les **poils absorbants** sont les prolongements des cellules du **rhizoderme**. Chaque poil absorbant (on dit aussi trichoblaste, ou simplement poil racinaire) est constitué d'une seule cellule très allongée à grande vacuole, dont les parois permettent l'absorption de l'eau et des sels minéraux. La présence de ces nombreux poils permet d'augmenter considérablement la surface d'absorption de la racine. Ces poils absorbants ont une vie transitoire correspondant à la croissance de la racine et meurent très vite. Ils sont remplacés par d'autres au fur et à mesure de la croissance de la racine, ce qui fait que la zone pilifère est globalement toujours de la même taille. Ils ont un diamètre de 12 à 15 micromètres de diamètre et de 1 à plusieurs millimètres de long. Il peut y avoir jusqu'à 2 000 poils par cm² de surface racinaire. Cependant ces poils ne se trouvent pas chez toutes les plantes ; par exemple, chez le cocotier, *Cocos nucifera* de la famille des *Palmaceae*, les radicelles sont dépourvues de poils absorbants.
- Le **parenchyme cortical** est formé de cellules laissant entre elles d'importants méats. Il est constitué de cellules jointives parallélipédiques, allongées dans le

sens de l'axe de la racine. À la paroi cellulosique s'ajoute un cadre subérifié, sur quatre des six faces du parallélépipède. Au niveau du cadre, l'adhérence du cytoplasme à la paroi est très forte. Ceci oblige les substances dissoutes qui arrivent à ce niveau de traverser le cytoplasme, d'où un contrôle, par ces cellules des ions et autres substances absorbés. La région la plus interne du cylindre cortical est l'endoderme, qui constitue un anneau unistratifié. Les cellules sont en forme de parallélépipède dont les parois axiales sont minces mais dont les parois radiales possèdent un épaississement formant les bandes de Caspary constituées de ligno-subérine, imperméable à l'eau.

- Le **cylindre central** est limité par une couche mince de parenchyme, aux cellules jointives et aux parois minces, le **péricycle**. Plus au centre, des **vaisseaux de xylème**, facilement reconnaissables par leur épaisse paroi. Ils alternent régulièrement et sur un seul cercle, avec les tubes criblés du **phloème**. Les uns et les autres représentent le tissu conducteur de la racine. C'est dans ce tissu que circulent la **sève brute** (dans le xylème) et la **sève élaborée** (dans le phloème). La partie centrale est un **parenchyme médullaire** en partie remplacé par des cellules mortes de sclérenchyme. Les cellules du xylème ont des tailles différentes selon leur emplacement dans le cylindre central. Près du péricycle, elles sont jeunes et petites. Vers le centre, elles sont grandes et âgées. La différenciation du xylème est **centripète**. Les cellules formées le plus tôt sont repoussées vers l'intérieur de la racine. Même si ceci est moins visible, il en est de même pour le phloème.

5.5.2 La structure de la tige

La tige représente l'armature de la partie aérienne de la plante. Chez la renoncule âcre (*Ranunculus acris* L., *Ranunculaceae*) la coupe transversale d'une tige jeune (fig. 5.8) présente plusieurs zones.

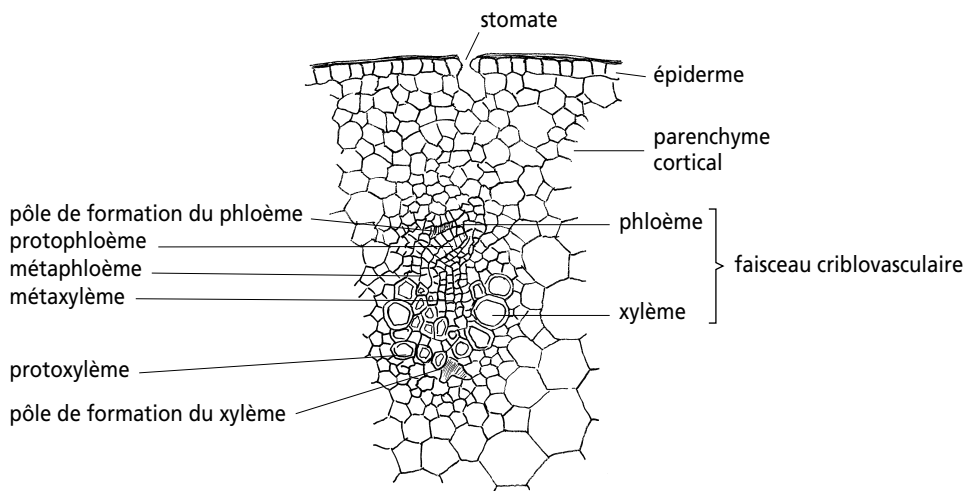


Figure 5.8 – Schéma d'une coupe transversale de tige jeune de renoncule âcre (*Ranunculus acris* L.).

- L'**épiderme**, constitué d'une couche de cellules juxtaposées. Leur paroi est peu épaisse et elles ne contiennent pas de chloroplaste.
- Le **parenchyme cortical**, composé de grandes cellules polyédriques. Les cellules de la périphérie renferment des chloroplastes, mais leur nombre diminue au fur et à mesure qu'on s'enfonce vers l'intérieur.
- Les tissus conducteurs rassemblés en amas superposés de xylème et de phloème. Le xylème, vers le centre de la tige, est coiffé, vers l'extérieur, par le phloème. Ce sont les **faisceaux criblovasculaires** (parfois encore appelés faisceaux libéro-ligneux).

Les diamètres des cellules de xylème ne sont pas identiques. Ils diminuent au fur et à mesure que l'on se rapproche du centre. Les plus anciens, constituant le **protoxylème** (de *protos* = premier), sont repoussés vers l'extérieur du faisceau. Leur différenciation est **centrifuge**. Les vaisseaux plus récents du xylème, formant le **métaxylème** (le préfixe méta indique une succession), sont vers le centre. Les caractères de ces deux cellules de xylème sont différents comme le montre le tableau 5.4.

Tableau 5.4 – Caractères du protoxylème et du métaxylème.

Protoxylème	Métaxylème
Apparaît quand la tige est en croissance	Apparaît quand la croissance de la tige est terminée
Premier formé	Succède au protoxylème
Trachéïdes annelées et spiralées	Éléments réticulés
Éléments souvent écrasés	Éléments persistants

Le phloème lui non plus n'est pas homogène, même si les différences entre les cellules sont moins marquées. Il est possible de distinguer du protophloème et du métaphloème. La différenciation du phloème est **centripète** ; le protophloème apparaît sur la face externe du faisceau et ses tubes criblés, comme ceux du métaphloème, se différencient régulièrement de la périphérie vers le centre. Cependant les premiers mis en place précocement sont étirés, écrasés et finalement résorbés. À l'inverse les seconds apparaissent plus tardivement persistent beaucoup plus longtemps.

Ces observations correspondent à une tige jeune de Dicotylédone. Mais très rapidement des formations secondaires vont apparaître et compliquer ces structures. Chez les Monocotylédones, où il n'y a pas de formations secondaires ces structures sont définitives. On retrouve donc de l'extérieur vers l'intérieur : l'épiderme, un parenchyme où il est impossible de séparer le cylindre central du parenchyme cortical, plusieurs cercles concentriques de faisceaux criblovasculaires, un anneau de sclérenchyme qui entoure le cercle externe des faisceaux ; une zone centrale souvent lignifiée.

5.5.3 La structure de la feuille

Une étude (fig. 5.9) de la structure d'un limbe foliaire de houx (*Ilex aquifolium* L. *Aquifoliaceae*) montre tout d'abord un parenchyme chlorophyllien très important. C'est là en effet que se déroule la photosynthèse.

5.5 • La structure des organes jeunes chez les Spermaphytes

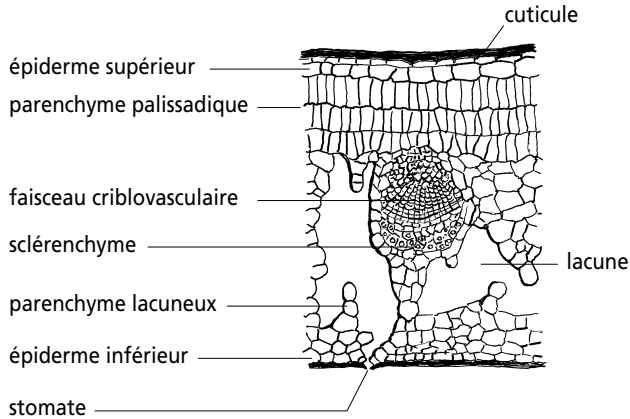


Figure 5.9 – Schéma d'une coupe transversale de feuille de houx (*Ilex aquifolium* L.).

De la face supérieure à la face inférieure, on distingue plusieurs couches.

- Un **épiderme** supérieur fait de cellules, sans chloroplaste, régulièrement disposées les unes à côté des autres. L'épiderme est doublé extérieurement d'une fine cuticule.
- Une couche d'une ou plusieurs rangées de hautes cellules, abondamment remplies de chloroplastes. Les anatomistes, lui ont donné le nom de **parenchyme palissadique**.
- Une couche de **parenchyme lacuneux**, constitué de cellules moins régulières, peu jointives et laissant entre elles d'importantes lacunes. Ces cellules sont plus pauvres en chloroplastes, surtout vers le centre de la feuille.
- Des tissus conducteurs superposés, les faisceaux criblovasculaires, sont identiques à ceux observés dans la tige. Ils sont en réalité, la suite de ceux de la tige et du pétiole et correspondent aux nervures du limbe. Des formations secondaires apparaîtront rapidement.

Par rapport aux Dicotylédones, les Monocotylédones comme les *Poaceae* (le blé, le maïs...), les *Liliaceae* (le lis...), les *Plantaginaceae* (le plantain...) présentent des différences de structures qu'il faut noter (tabl. 5.5).

Les structures décrites pour la racine, la tige et la feuille ne sont pas immuables. Quand on observe une coupe, on voit des structures qui correspondent à des zones précises et à un âge donné de la plante. Il faut imaginer que toutes ces structures s'organisent dans l'espace au cours du développement.

On ne peut opposer, la disposition alterne de la tige et la disposition superposée de la feuille. L'organisation fondamentale de ces organes est la même mais la disposition spatiale de leurs vaisseaux conducteurs évolue différemment selon l'emplacement dans la plante, surtout qu'il n'y a pas continuité, mais juxtaposition, des vaisseaux des racines vers les tiges et les feuilles.

Tableau 5.5 – Différences structurales entre les feuilles de Monocotylédones et de Dicotylédones.

Monocotylédones	Dicotylédones
LIMBE À SYMÉTRIE BILATÉRALE	
ÉPIDERME	
Peu ou pas de stomates sur la face inférieure	Stomates répartis généralement sur les 2 faces
PARENCHYME CHLOROPHYLLIEN Cellules isodiamétriques, peu chlorophylliennes, sans méats Présence fréquente de collenchyme et de sclérenchyme	
homogène	hétérogène – parenchyme palissadique – parenchyme lacuneux
TISSUS CONDUCTEURS Un ou plusieurs faisceaux criblovasculaires	
Faisceaux criblovasculaires Xylème et phloème superposés Xylème vers la face ventrale de la feuille Phloème vers la face dorsale de la feuille	
Nervures parallèles constituées d'un faisceau unique, très souvent uni à l'épiderme dorsal par les bandes des fibres sclérifiées.	Nervures ramifiées constituées d'un ou plusieurs faisceaux de xylème interne et de phloème externe, entourés de tissus de soutien
PÉTIOLE À SYMÉTRIE BILATÉRALE	
ÉPIDERME Cutinisé, stomatifère	

5.6 LES FORMATIONS SECONDAIRES

Si les méristèmes primaires sont à l'origine de la mise en place des tissus primaires, des méristèmes secondaires apparaîtront dans ces structures primaires. Dénommés **cambiums**, ils sont à l'origine de tissus secondaires, appelés **formations secondaires**. Elles permettent la croissance en épaisseur de certaines Cormophytes. Les Bryophytes et les Angiospermes Monocotylédones n'en possèdent pas.

5.6.1 Les méristèmes secondaires

Dans les plantes on trouve deux méristèmes secondaires qui se différencient tardivement.

1. La zone génératrice libéro-ligneuse, ou **cambium**, responsable de la formation du xylème secondaire (le **bois**) et du phloème secondaire (le **liber**).
2. La zone génératrice subéro-phéllodermique, ou **assise subéro-phéllodermique**¹, responsable de la formation de **liège** et de **phelloderme** (fig. 5.10).

1. Pour certains auteurs on devrait dire cambium et non assise subéro-phéllodermique ou encore phellogène.

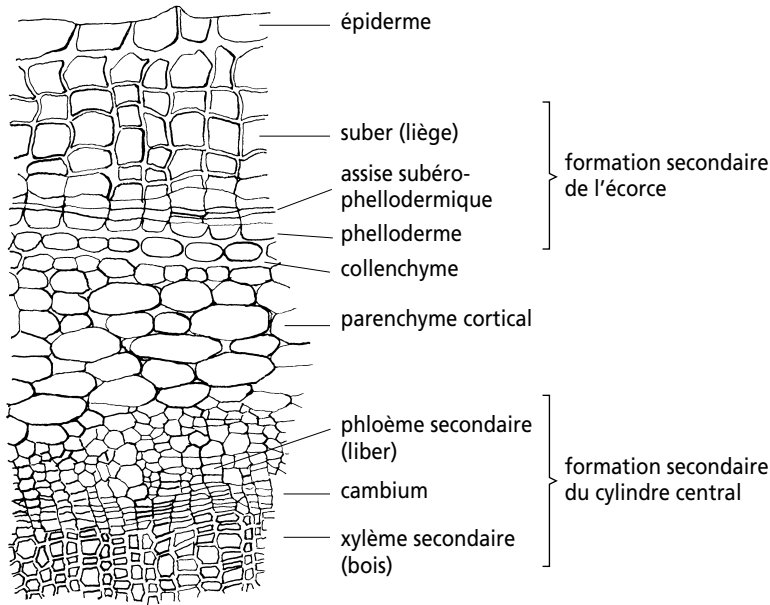
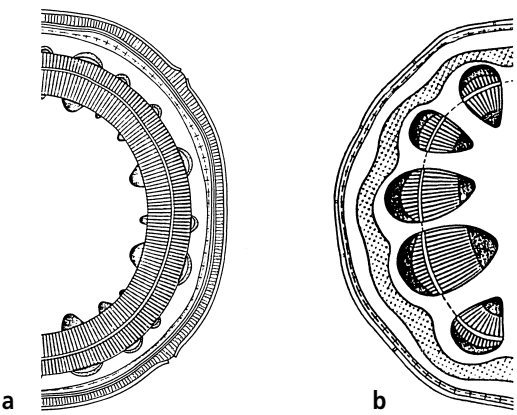


Figure 5.10 – Schéma d'une coupe transversale de tige âgée de sureau (*Sambucus nigra* L.).

Il montre les deux zones à l'origine des tissus secondaires. Ceux-ci sont constitués de cellules sériées, alors que les formations primaires sont faites d'éléments alternés.

Dans la tige, le cambium apparaît très tôt au niveau des faisceaux criblovasculaires. Il faut partir de ces ensembles pour comprendre sa localisation et son fonctionnement. Entre le xylème et le phloème primaires se trouvent coincées quelques cellules qui sont à l'origine du cambium. Ce cambium produit du bois centripète et du liber centrifuge donc selon des gradients contraires au xylème et au phloème. Plus tard à la suite d'une dédifférenciation des cellules du parenchyme médullaire apparaissent des arcs de cambium interfasciculaires, qui peuvent relier entre eux les faisceaux et constituer un manchon méristématique continu (fig. 5.11).

Dans la racine, alors que l'évolution vasculaire primaire n'est pas encore déterminée, des cellules situées sur la face interne des faisceaux de phloème entrent en division et mettent en place des arcs cambiaux discontinus. Plus tard au niveau des pôles du xylème, des cellules se dédifférencient et construisent de nouveaux arcs cambiaux. Ceux-ci se raccordent aux massifs précédents réalisant un manchon cambial continu comme dans la tige. L'apparition de l'assise subéro-phellodermique est toujours beaucoup plus tardive. Chez les plantes herbacées, elle est même souvent absente. Dans la tige, l'assise subéro-phellodermique se différencie dans la couche de parenchyme (ou de collenchyme) cortical, sous-épidermique. Rapidement se forme un manchon continu en périphérie de la tige. Les cellules de ces deux méristèmes ont des caractéristiques bien précises (tabl. 5.6).



Type de tissus	Primaires		Secondaires	
Protection	Épiderme		Liège	
Nutrition	Parenchyme		Phelloderme	+++++
Soutien	Collenchyme	+++++		
Soutien	Sclérenchyme			
Conduction	Xylème		Bois	
Conduction	Phloème		Liber	
Multiplication	Méristème		Cambrium	

Figure 5.11 – Les deux types de structures secondaires représentés selon les conventions habituelles dans les tiges.

a, cambium continu ; b, cambium fasciculaire ; c, représentation conventionnelle.

Le fonctionnement de ces assises est très particulier. Les cellules méristématiques se divisent sur leur face interne et externe mettant en place des files de cellules filles. L'épaisseur de la zone cambiale reste identique et ce sont les cellules-filles qui se différencient en tissus secondaires (fig. 5.12).

Ceci permet une croissance en épaisseur de la tige ou de la racine. Théoriquement les cellules cambiales sont susceptibles de se diviser alternativement sur leurs deux faces, mais cette périodicité n'est pas aussi régulière. Il se forme toujours plus de bois que de liber, de liège que de phelloderme.

Tableau 5.6 – Les caractéristiques des méristèmes secondaires.

Localisation	Dans les parties âgées des tiges et des racines
Rôles	Assurent la croissance en épaisseur
Cellules	Grandes, allongées et aplaties radialement
Noyau	Fusifforme, petit, appliqué contre la paroi
Cytoplasme	Peu important
Vacuoles	Une ou deux grandes vacuoles
Paroi	Paroi pecto-cellulosique
Plastes	Plastes non différenciés, proplastés
Inclusions lipidiques	Peu nombreuses

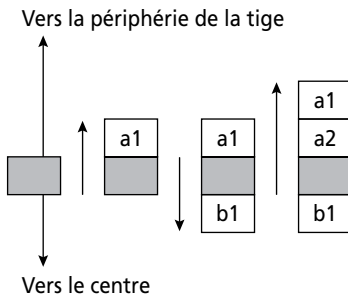


Figure 5.12 – Fonctionnement d'un cambium secondaire.

5.6.2 Les tissus secondaires

Deux tissus secondaires proviennent du fonctionnement des deux cambiums.

1. Le **périderme** issu du fonctionnement de l'assise subéro-phellodermique. Dans la tige, le **liège** est vers l'extérieur et le **phelloderme** vers l'intérieur. Il est constitué de cellules aplaties radialement. Elles meurent très rapidement après leur formation et se vident. Les parois contiennent de la **subérine** imperméable. Le **phelloderme** est orienté vers le centre. C'est un parenchyme typique, parfois chlorophyllien. Les parois des cellules sont pecto-cellulosiques et minces. Du fait de l'imperméabilité de la subérine, les tissus situés au-dessus du liège, donc à la périphérie de la tige, meurent aussi. Il se forme le **rhytidome** (du grec *rhutis* = ride) ou écorce. Dans la racine, l'écorce isolée vers l'extérieur par le périderme va s'exfolier sous la poussée des tissus secondaires.
2. Des formations libéro-ligneuses. Elles sont toujours beaucoup plus importantes et plus profondes que les formations du périderme. Elles se trouvent aussi bien dans les tiges que les racines. Elles sont au nombre de deux.
 - ♦ Le **liber** est disposé vers l'extérieur. Sa formation, centrifuge, est rythmique et donne des couches concentriques minces de cellules aplaties. Elles ressemblent à des feuilles d'un livre, d'où le nom de liber (= livre).
 - ♦ Le **bois** se développe vers l'intérieur. Il a une croissance rythmique centripète, synchronisée avec les saisons. Il forme donc des couches annuelles constituées

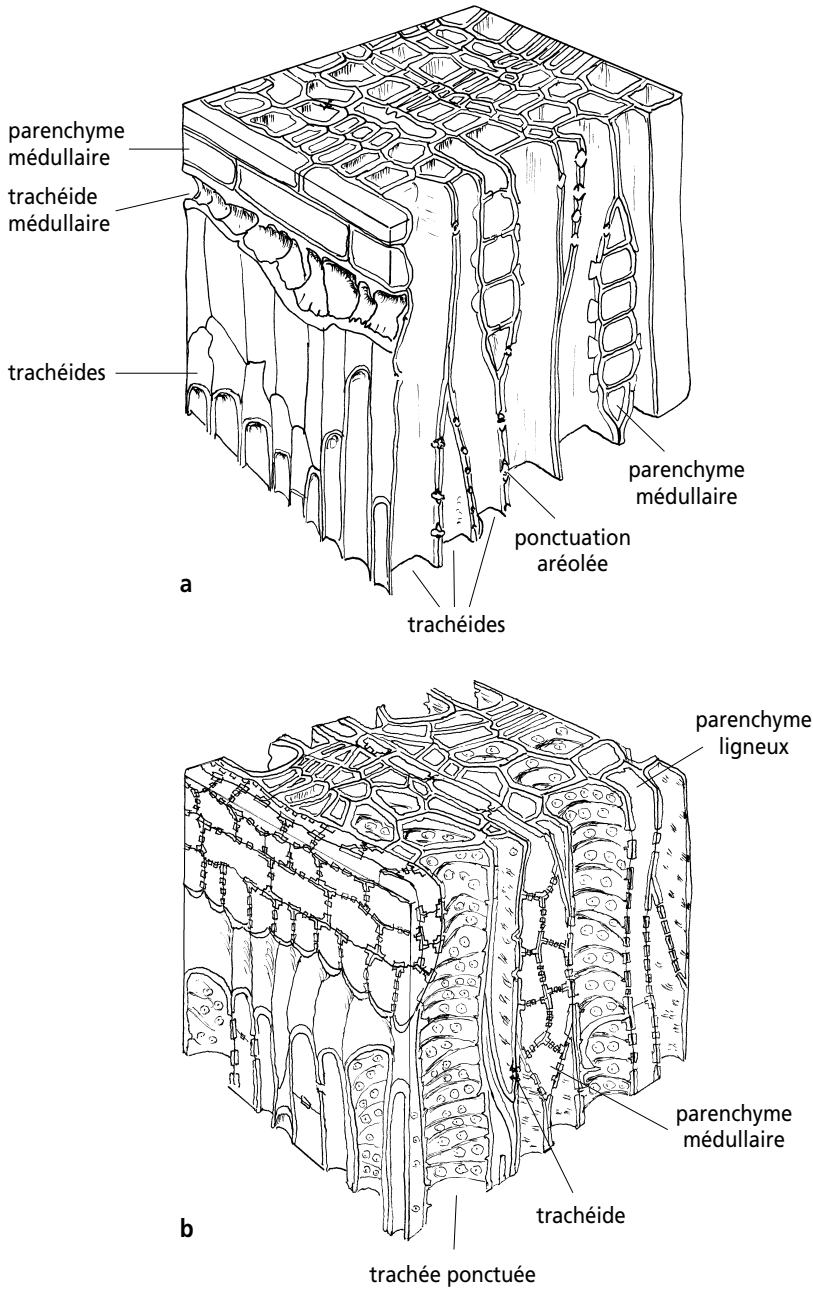


Figure 5.13 - Modèles tridimensionnels de bois.
a : homoxylé chez le pin, **b** : hétéroxylé chez le tilleul.
(D'après Braune, Leman et Taubert, simplifié.)

de deux parties : le bois de printemps clair, avec de grandes cellules car les conditions climatiques sont favorables à la croissance (eau et température) et le bois d'automne, plus sombre, plus dur et constitué de cellules plus petites. Ce bois constitue la plus grande partie des troncs des arbres. Mais les parties jeunes (les seules fonctionnelles) sont en périphérie et le bois le plus ancien est au centre. Quand il est très âgé, il peut se décomposer (les arbres creux).

Les observations en microscopie photonique montrent que toutes les cellules de bois ne sont pas identiques. Chez les Gymnospermes, ce sont uniquement des trachéides. Le bois est dit **homoxylé** (fig 5.13a). Chez les Angiospermes, ce sont des vaisseaux mais aussi quelques trachéides et parfois des fibres. Le bois est **hétéroxylé** (fig. 5.13b).

La structure secondaire engendrée par les deux assises génératrices peut, très rapidement, masquer la structure primaire mise en place par les méristèmes primaires. Elle n'est plus visible que dans les organes jeunes comme les rameaux. Encore ne faut-il pas attendre trop longtemps. Généralement quand un rameau commence à avoir des formations secondaires, il devient plus dur, perd sa coloration vert clair pour prendre une teinte grisée. Les agriculteurs disent qu'il est « aoûté » car ceci intervient généralement en été au mois d'août. Chez les végétaux herbacés, les formations secondaires sont beaucoup plus discrètes. Le parenchyme cortical et la moelle centrale sont donc beaucoup mieux conservés et en coupe il est possible de reconnaître xylème et phloème primaires.

Pour présenter les tissus des exemples ont été pris essentiellement chez les Spermatophytes. Chez les autres Cormophytes on trouve aussi des tissus et une organisation des tissus conducteurs différente. Ainsi dans le rhizome du polypode, une fougère, (*Polypodium vulgare* L.), on trouve des cordons vasculaires délimités par un endoderme et un péricycle et contenant du xylème et du phloème.

Du bois génétiquement modifié pour diminuer la pollution engendrée par la fabrication de la pâte à papier ?

Depuis quelques années, sous la pression des industriels, des recherches sont menées pour modifier certaines caractéristiques d'essence forestières ou fruitières. Ainsi, à titre d'exemple, de nombreux tests sont entrepris pour parvenir à diminuer le taux de lignine d'arbres comme le peuplier ou le bouleau. En effet, le bois est principalement composé de cellulose (65 à 80 %) et de lignine (cf. § 4.2.7). La cellulose, à l'origine des fibres du bois, offre une résistance mécanique exceptionnelle en traction et en compression, mais, à l'inverse, ses performances transversales sont quasiment nulles. La cohésion transversale du bois est assurée par la lignine, laquelle imprègne la cellulose pour augmenter sa durabilité (y compris aux insectes et autres champignons) et sa résistance. En conséquence, les papetiers recherchent des bois pauvres en lignine, tandis que les secteurs du bâtiment, de l'ameublement et de l'énergie privilégient les bois qui en comptent le plus.

Il est alors tentant pour les papetiers de demander aux scientifiques de modifier génétiquement les arbres comme le peuplier et le bouleau pour que leur vitesse de croissance augmente et que le taux de lignine diminue. Ils se prévalent pour convaincre leurs interlocuteurs d'une diminution notable des pollutions engendrées par les processus industriels. Des essais sont actuellement en cours en Grande-Bretagne, en Finlande et en Chine notamment.

5.7 STRUCTURE ET IMPORTANCE DES TISSUS CONDUCTEURS

La coupe transversale d'une tige non ligneuse a permis de voir les tissus conducteurs. Ils forment de petits paquets appelés faisceaux criblovasculaires. Chacun est constitué par du xylème externe et du phloème interne. Ces deux tissus sont séparés par un cambium libéro-ligneux donnant le liber vers le phloème et le bois vers le xylème. Chacune des deux parties du faisceau vasculaire contient des éléments conducteurs. Ceux coté xylème sont constitués par deux types de cellules spécialisées : les vaisseaux et les trachéïdes. Ceux du côté du phloème sont des tubes criblés.

- Les **vaisseaux** (souvent aussi appelées **trachées**) sont faits de rangées de cellules alignées qui se soudent bout à bout au cours de leur développement. Les parois transversales disparaissent pour former une sorte de tube qui constitue un excellent canal conducteur d'eau pouvant avoir plusieurs mètres de longueur et au moins 30 µm de diamètre. Les parois des vaisseaux sont renforcées par des épaississements souvent de forme spiralée (fig. 5.14).

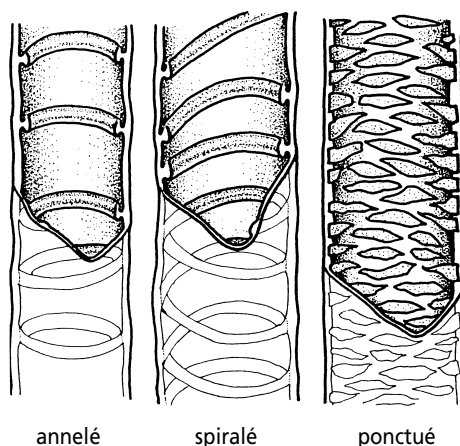


Figure 5.14 – Différents types d'épaississements dans les parois des vaisseaux.

- Les **trachéïdes** ressemblent aux vaisseaux mais sont constituées par une cellule unique et dotée d'une paroi transversale. Elles sont beaucoup plus courtes que les trachées puisqu'elles ne dépassent pas 0,3 à 10 mm de long même si leur diamètre est identique.

Une fois mises en place, trachées et trachéïdes perdent leur noyau et leur contenu cellulaire normal. Ce sont des cellules mortes, incapables d'évoluer ou de se transformer.

- Les **tubes criblés** sont aussi des cellules allongées, placées bout à bout, mais leurs parois transversales sont perforées (fig. 5.15), si bien que l'eau peut circuler d'un élément à un autre. Les tubes criblés ne s'épaississent pas longitudinalement et restent vivants, (pourtant le noyau cellulaire régresse ainsi que le tonoplaste) durant

une période de végétation. Chez les plantes pluriannuelles ils sont renouvelés chaque année. Les tubes criblés sont entourés de cellules compagnes qui assurent les échanges des assimilats avec les tubes criblés. Ces transports sont actifs, donc consommateurs d'énergie.

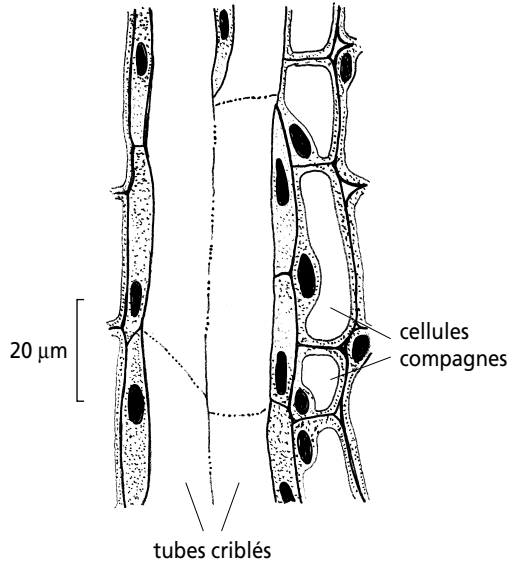


Figure 5.15 - Les éléments du phloème.

Coupe longitudinale schématique du phloème montrant les éléments des tubes criblés et les cellules compagnes chargées de transporter de manière active les assimilats des parenchymes vers les tubes criblés. (D'après Kollmann, *in* Luttge, 1994, simplifié.)

Toutes les parois des éléments conducteurs sont perforées. Ce sont des **ponctuations**. Elles se forment dans la paroi cellulaire là où il n'y a pas d'épaississement secondaire de la paroi. Ce sont donc des pores dans la paroi cellulaire. Chez les Angiospermes ces ponctuations sont particulièrement grandes et simples tandis que les ponctuations des trachéides chez les Gymnospermes sont beaucoup plus complexes. Dans cette structure appelée **ponctuation aréolée** (fig. 5.16) les parois secondaires de deux cellules voisines forment une ceinture délimitant une cavité centrale (le pore). Sous celui-ci, la membrane obturante est épaissie (torus) et autour de lui, elle est réduite à quelques faisceaux de fibrilles en rayons qui forment le système de suspension du torus. Une telle ponctuation fonctionne comme un clapet.

Les fonctions du xylème et du phloème sont différentes. Le xylème assure principalement le transport à longue distance de l'eau et des sels minéraux absorbés par les racines (la sève brute). Le xylème peut cependant parfois transporter des sucres ou des acides aminés. Le phloème sert au transport des assimilats exportés à partir des feuilles (sève élaborée) et assure leur distribution dans la plante.

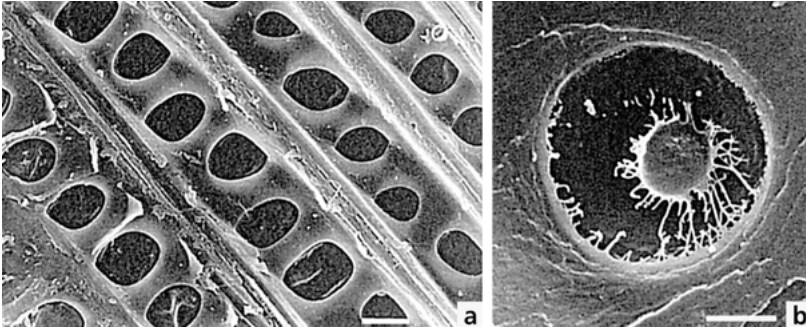


Figure 5.16 - Microphotographies obtenues en microscopie électronique à balayage de ponctuations chez une Gymnosperme.

a, champ de croisement avec pores chez *Podocarpus andinus* Poepp. (barre = 10 μ m).
b, détail d'une ponctuation radiale aérée avec torus central chez *Podocarpus nubigenus* Lindley (barre = 2 μ m). (Clichés P. Woltz, université Marseille 3, in *Revue de biologie et cytologie végétales-Le Botaniste*, XXI, 1998, p. 10-11.)

Ces études anatomiques ont permis de comprendre la structure des organes. Ils sont constitués de tissus qui peuvent être de plusieurs sortes dont essentiellement : les tissus de soutien (sclérenchyme et collenchyme), les tissus de revêtement (épiderme et rhizoderme), les tissus conducteurs (xylème pour la sève brute, phloème pour la sève élaborée), enfin les tissus qui participent aux activités métaboliques (les parenchymes). La mise en place de ces tissus et leur organisation est sous la dépendance des méristèmes primaires qui déterminent une structure primaire. Mais très vite chez bon nombre de plantes (particulièrement les Dicotylédones) la mise en fonctionnement de méristèmes secondaires (les cambiums) met en place de nouveaux tissus et surtout des structures secondaires qui masquent, voire détruisent complètement la première. Ces formations secondaires sont cependant très organisées et ont même servi de critères de classification pour différents auteurs. Mais la formation des méristèmes secondaires est particulièrement intéressante à retenir. Elle est le résultat d'une dédifférenciation cellulaire puis d'une nouvelle différenciation permettant d'aboutir à des cellules aux vocations nouvelles. Ceci a aussi été observé lors de l'apparition des bourgeons axillaires d'origine superficielle ainsi que pour les nouvelles ramifications endogènes. Cette propriété qualifiée de **totipotence**, appartient pratiquement au seul monde végétal. Une cellule différenciée, peut revenir méristématique puis se redifférencier en une cellule phénotypiquement différente de sa première différenciation. C'est ce qui se passe aussi quand lors d'une bouture, des cellules de tige se dédifférencient pour se transformer ensuite en cellules de racines. Nous verrons que l'homme saura se servir de cette totipotence. Il use, peut-être même abuse, de cette extraordinaire propriété dans l'exploitation qu'il fait des végétaux dans les cultures *in vitro*.

Résumé

Les tiges, les feuilles, les racines sont constituées de tissus. Ceux-ci sont de plusieurs sortes mais les quatre types principaux sont : les tissus de soutien (sclérenchyme et collenchyme), les tissus de revêtement (épiderme et rhizoderme), les tissus conducteurs (xylème pour la sève brute, phloème pour la sève élaborée), enfin les tissus qui participent aux activités métaboliques (les parenchymes). La mise en place de ces tissus est sous la dépendance des méristèmes primaires qui déterminent une structure primaire. Le fonctionnement des méristèmes primaires est beaucoup plus complexe dans la tige que dans la racine. De même l'organisation des tissus est différente selon les racines avec un cylindre central comportant les faisceaux criblovasculaires et la tige où ces mêmes faisceaux sont répartis en périphérie. Ces méristèmes assurent la croissance en longueur des plantes. Très vite, chez les Dicotylédones, des méristèmes secondaires apparaissent et fonctionnent. L'assise subéro-phellodermique concerne la partie la plus extérieure des tiges, tandis que le cambium libéro-ligneux, placé entre le phloème et le xylème donne du liber et du bois assurant de ce fait une croissance en épaisseur du végétal.

6

LA REPRODUCTION

La reproduction est un moment fondamental de la vie des végétaux. Elle revêt un grand nombre de modalités et l'on ne peut qu'être surpris par la grande diversité des structures adoptées par les végétaux. Il est classique de séparer deux phénomènes distincts.

- La **multiplication végétative** par fractionnement de l'individu ou émission de cellules spécialisées. Dans les deux cas, il n'y a aucun brassage génétique au niveau des chromosomes, ces supports de l'hérédité, et les individus obtenus sont strictement identiques à ceux dont ils sont issus.
- La **reproduction sexuée** qui fait intervenir des cellules **haploïdes**. Elles sont obtenues après une réduction du nombre et des remaniements des chromosomes dans la cellule au cours de la **méiose**. Après fusion, ces cellules haploïdes donnent un zygote diploïde qui se développera pour donner un nouvel individu dont certaines cellules subiront la méiose et ainsi de suite. Il se produit une alternance de générations, l'une est haploïde, c'est l'**haplophase** ; on est en présence du **gamétophyte**. L'autre est **diploïde**, donc appelée **diplophase** ; on a alors le **sporophyte** (fig. 6.1).

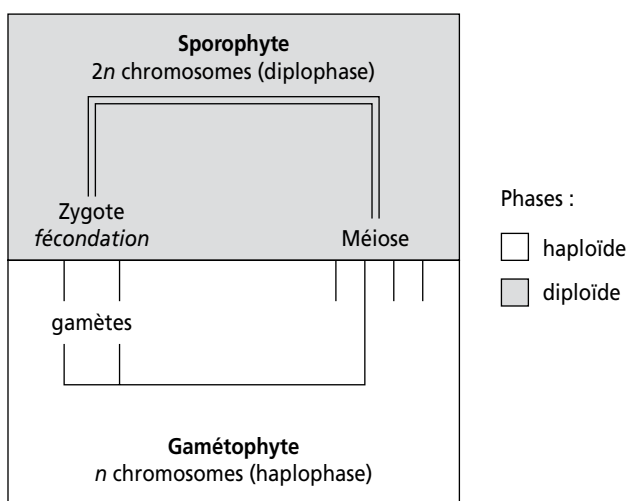


Figure 6.1 - L'alternance des phases haploïde et diploïde.

Au cours des deux milliards d'années qui nous ont précédés, l'importance du sporophyte et du gamétophyte dans la vie des organismes a souvent varié. Le temps a parfois privilégié l'une par rapport à l'autre et ce n'est que chez les **Archégoniates** qu'il se produit une réduction de plus en plus importante du gamétophyte au profit du sporophyte. Chez des végétaux on distingue un type d'individu quel que soit le stade de développement ; le cycle de la plante est **monogénétique**. Chez d'autres, deux phases sont distinctes ; le gamétophyte des fougères (le prothalle) mène une existence indépendante, mais il est réduit à une lamelle de quelques cm^2 de surface. Ce gamétophyte est beaucoup plus réduit que le sporophyte (les frondes). Au contraire chez les mousses, c'est le gamétophyte qui constitue la plante verte autonome que l'on rencontre sur les vieux murs, les zones humides et les sous-bois. Le sporophyte ne peut se voir généralement qu'au printemps et vit en parasite du gamétophyte. Dans ces deux cas, on parle de cycle **digénétique**, puisque l'on peut distinguer deux types d'organismes qui se succèdent dans le temps. Chez les algues et les champignons, l'importance de la diplophase et de l'haplophase est très variable. Certaines algues rouges ont même un cycle trigénétique comportant trois générations successives : gamétophyte, carpo-sporophyte (le zygote se développe en parasite du gamétophyte) et sporophyte.

Dans les pages qui suivent, quelques modalités de reproduction sexuée seront abordées au travers d'exemples pris dans les grands groupes de végétaux. Mais avant, il faudra bien comprendre ce qui se passe durant la méiose et la formation du zygote. Ce chapitre présentera, aussi, quelques données concernant la multiplication végétative. Enfin, il se terminera par une réflexion concernant le passage de la vie aquatique à la vie terrestre.

6.1 LA MÉIOSE

Durant la méiose, le nombre de chromosomes est réduit de moitié dans chaque cellule et une recombinaison allélique modifie l'information génétique. Le nombre de chromosomes sera cependant rétabli lors de la fécondation qui conduit au zygote. La méiose comprend deux phases successives.

La connaissance de la méiose est récente

Ce n'est que vers la fin du XIX^e siècle que des observations chez l'*ascaris* montrèrent des différences dans le nombre de chromosomes entre l'individu et ses gamètes. Quant aux différents stades de la méiose, ils ne furent complètement observés et expliqués que dans les années 1930.

6.1.1 La division réductionnelle

Cette première division permet de répartir dans deux cellules-filles un exemplaire de chaque chromosome présent dans la cellule initiale. Le nombre des chromosomes est réduit de moitié et passe de $2n$ à n . Il est maintenant bien établi que cette division 1 se passe en quatre temps : prophase, métaphase, anaphase et télophase.

C'est surtout la **prophase 1** qui est importante (fig. 6.2). Durant cette phase des remaniements chromosomiques se produisent. Au tout début, les $2n$ chromosomes, clivés en deux chromatides s'individualisent progressivement (**stade leptotène**), puis les deux chromosomes analogues se rapprochent, s'apparient (**stade zygotène**) et se condensent (**stade pachytène**). Après ils commencent à s'écarter (**stade diplotène**) tout en laissant des zones de contact (les **chiasm**) où se produisent des échanges de matériel génétique (crossing-over). La condensation s'accroît et la cellule passe progressivement au dernier stade de cette prophase 1 (la **diacinèse**), les chromosomes homologues ne sont plus reliés que par les chiasm. L'enveloppe nucléaire disparaît.

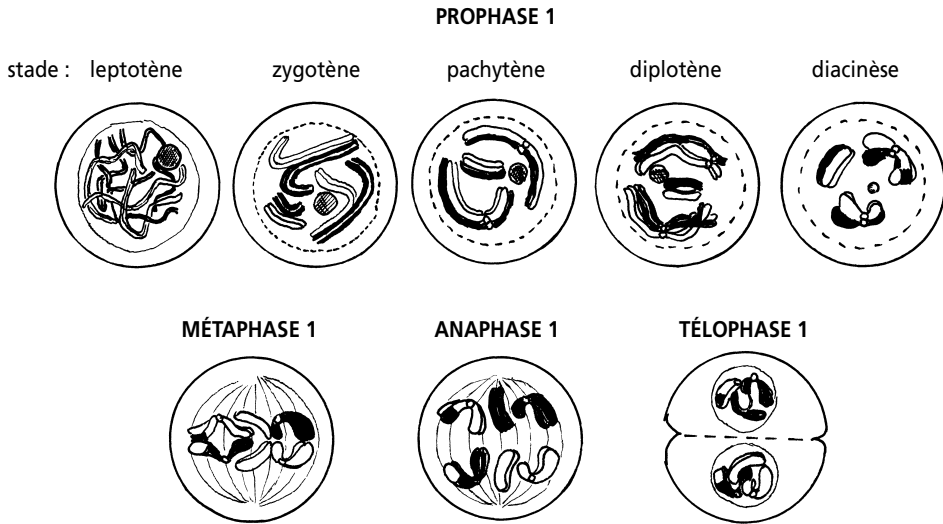


Figure 6.2 - Les phases de la méiose : la première division ou division réductionnelle (explications dans le texte).

La **métaphase 1** commence. Les chromosomes homologues de chaque paire se placent de part et d'autre du plan équatorial. À l'**anaphase 1** les chromosomes de chaque paire s'éloignent et se dirigent vers les pôles de la cellule. Contrairement à la mitose, il n'y a pas de séparation des chromatides du chromosome au niveau du centromère. C'est le chromosome entier avec ses deux chromatides qui se déplace. En fin d'anaphase, à chaque pôle on trouve n chromosomes ayant chacun deux chromatides. La **télophase 1** est identique à celle de la mitose, on aboutit à la formation de deux cellules à n chromosomes.

6.1.2 La division équationnelle

Cette seconde division, ou **division équationnelle**, commence après une durée de repos (l'**intercinèse**) très variable. Ses différentes phases sont très semblables à celle d'une mitose classique, mais elle ne fait intervenir que n chromosomes (fig. 6.3).

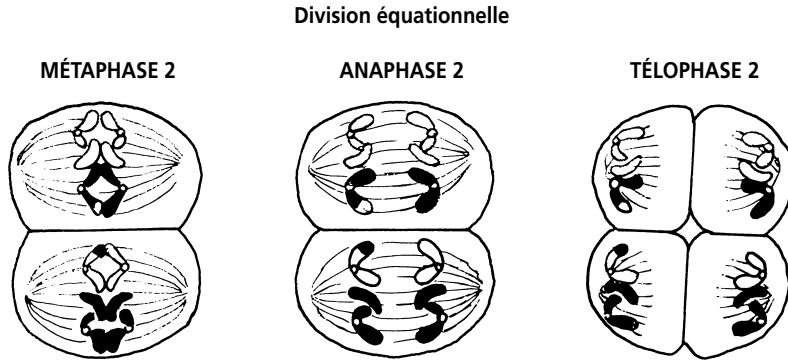


Figure 6.3 – Les phases de la méiose : la division équationnelle (explications dans le texte).

À la fin de cette division, on est en présence de quatre cellules haploïdes génétiquement recombinaées. Selon les individus, les modalités de formation des gamètes qui fusionneront pour donner un nouvel individu sont très variées. Ceci fera l'objet de précisions au cours des paragraphes suivants. Mais à chaque fois des cellules haploïdes s'unissent par deux pour former un œuf ou **zygote** diploïde.

6.2 LA FORMATION DU ZYGOTE

Dans l'ensemble du monde végétal, la chronologie et la formation du zygote sont très variées. Chez les plantes à fleurs, le gamétophyte mâle est le grain de pollen. Déposé sur le stigmate d'une fleur, il émet un tube pollinique qui s'enfonce dans les tissus du pistil pour s'approcher du gamétophyte femelle. Ce tube contient deux noyaux dont un seul fécondera l'oosphère (le gamète femelle). Le zygote constitue un nouvel individu diploïde tandis que l'autre noyau donne un tissu de réserve. Cette modalité, très schématiquement résumée et qui sera reprise et détaillée ultérieurement, est caractéristique des Angiospermes. Dans les autres groupes de végétaux, la fécondation et la formation du zygote est souvent plus simple. Il est particulièrement important de retenir qu'avec la fusion des gamètes, donc avec la formation du zygote, l'haplophase se termine et qu'une nouvelle diplophase commence. Le zygote est formé de l'addition des chromosomes mâles et femelles. Chaque apport étant lui-même original, puisqu'au moment de la méiose, de nombreux remaniements génétiques ont pu se produire au niveau des chiasmas.

Il ne faut cependant pas oublier qu'à la fusion des noyaux correspond aussi la transmission d'un patrimoine génétique non chromosomique puisque dans les plastes ainsi que dans les mitochondries se trouvent de l'ADN circulaire porteur de messages génétiques.

6.3 LA REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ LES THALLOPHYTES

6.3.1 La reproduction sexuée chez les algues

Les quatre exemples qui suivent, montrent que la reproduction sexuée chez les algues est très variable et que les différentes phases sporophytiques et gamatophytiques peuvent être d'importance fort variables.

a) L'ulve, *Ulva lactuca* L. (*Chlorophyceae*) au cycle digénétique

L'ulve est une algue verte très commune le long des côtes européennes. Appelée la laitue de mer (et consommée comme telle, dans plusieurs préparations culinaires), elle présente un thalle à bord ondulé constitué par une lame verte formée de deux couches cellulaires. Au moment de la reproduction sexuée (fig. 6.4), la périphérie de certains thalles change de couleur. Les cellules du bord deviennent vert sombre et se divisent trois à quatre fois à l'intérieur de la cellule initiale. Finalement des cellules mobiles flagellées sont libérées par ouverture de la cellule mère initiale, le **gamétocyste**, il s'agit des gamètes femelles. Chez d'autres individus, les cellules périphériques deviennent jaunâtres et se divisent. Elles libèrent 16 ou 32 cellules mobiles et biflagellées, Comme elles sont de petite taille on dit qu'il s'agit des gamètes mâles et la cellule dans laquelle elles se sont formées est appelée le gamétocyste mâle. Chaque thalle ne libère qu'un type de gamètes : on est en présence d'une espèce **dioïque**.

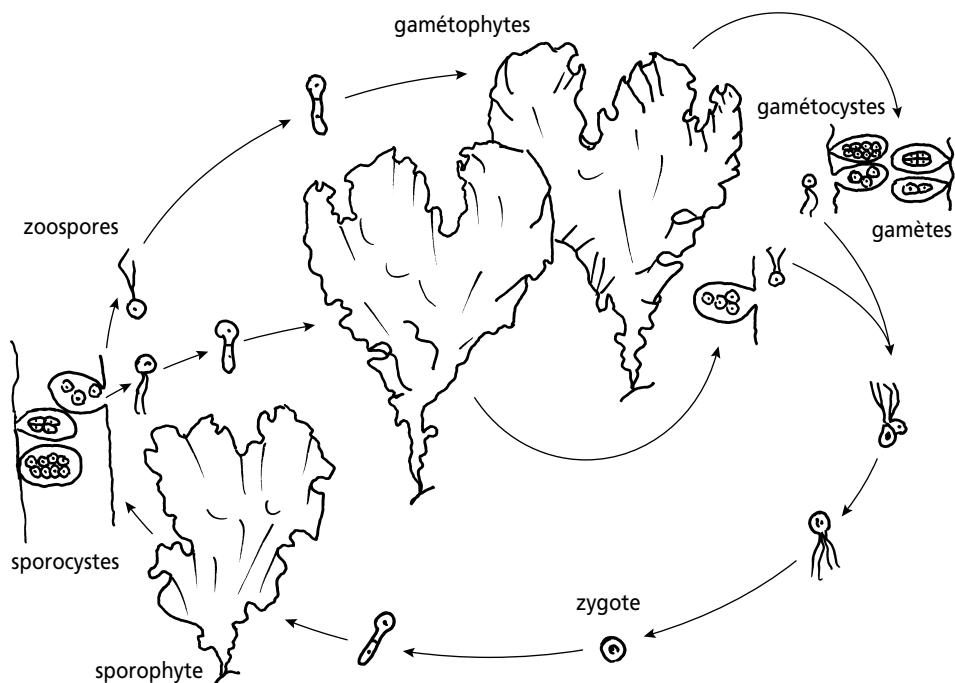


Figure 6.4 - Le cycle de l'ulve, *Ulva lactuca* (explications dans le texte).

Ces deux gamètes libérés dans l'eau vont se déplacer grâce à leurs flagelles et se rencontrer. Ils fusionnent, le zygote se développe après avoir perdu ses flagelles. Il se fixe sur un rocher et une nouvelle lame verte se forme, morphologiquement identique à celle qui portait les gamétocystes. Mais le comportement des cellules marginales est différent. Les cellules du bord du thalle se divisent deux ou trois fois et les sporocystes libèrent des spores volumineuses flagellées. Ce sont des **zoospores** qui après une courte période de vie libre se fixent et donnent deux types de thalles identiques aux premiers.

Le cycle de l'ulve se caractérise donc par la présence de deux générations successives morphologiquement identiques. La première comporte deux sortes d'individus qui libèrent des gamètes. Il s'agit des gamétophytes haploïdes. La seconde issue de la fusion de deux gamètes, donc diploïde, produit des individus morphologiquement identiques aux précédents. Ils libèrent des spores qui, en germant, donneront des gamétophytes. C'est donc le **sporophyte**. Lors de la formation des zoospores se produit la méiose. Le cycle de l'ulve est bien **digénétique** et **isomorphe**.

b) Le *Codium* : une algue au cycle de développement monogénétique diploïde

Le *Codium tomentosum* L. Stackh, *Chlorophyceae* (algue verte), est une algue très commune de nos côtes. Souvent mélangée aux fucus, elle se retrouve sur les étales des poissonniers. C'est une algue d'un vert brunâtre à thalle cylindrique ramifié. On peut y observer des gamétocystes dans lesquels des cellules se multiplient activement et donnent des gamètes biflagellés. Tous les codiums ne donnent pas des gamètes identiques : certains sont petits, ce sont les gamètes mâles. D'autres sont plus grands : ce sont des gamètes femelles. L'espèce est dioïque. Ces gamètes sont libérés dans le milieu. Ils vont s'unir pour former un zygote qui s'immobilise sur un rocher et donne naissance à un nouveau thalle sexué. La méiose se produit au moment de la production des gamètes. Le codium ne présente qu'une génération diploïde, il a un cycle monogénétique, diploïde.

c) Le *chlamydomonas* : une algue monogénétique haploïde

Les *chlamydomonas* (*Chlamydomonadaceae*) sont des algues flagellées unicellulaires qui vivent en colonies et qui se multiplient rapidement par multiplication végétative réalisée par bipartition longitudinale. Épisodiquement, elles adoptent une reproduction sexuée. Dans ce cas une cellule devient un gamétocyste et à l'intérieur de la paroi se forment 8, 16 ou 32 gamètes morphologiquement identiques à la cellule initiale mais manifestement plus petits. Lâchés dans le milieu ces gamètes fusionnent deux à deux. Généralement ils sont issus de gamétocystes différents et donnent un zygote diploïde. Celui-ci est la seule cellule diploïde car il subit immédiatement la méiose. Le cycle est uniquement monogénétique haploïde.

d) L'*archrochaetum* : une algue rouge à cycle trigénétique

Quelques algues rouges comme *Archrochaetum* présente un cycle trigénétique. Cette espèce marine, possède un thalle cylindrique plus ou moins ramifié. Celui-ci, haploïde, porte des gamétocystes mâles et femelles. Les premiers produisent des gamètes incolores non flagellés qui sont libérés dans le milieu. Les seconds contiennent un noyau gamétique. Leur fusion produit un zygote qui se développe et donne un thalle porteur de spores diploïdes. Elles germent et redonnent un thalle, morphologiquement identique au premier, mais vivant en parasite du gamétophyte. Cependant ses parties terminales subissent la méiose et donnent des spores haploïdes. Celles-ci sont à l'origine des thalles haploïdes. On peut donc dire que le cycle est haplo-diplophasique avec un doublement de la phase diploïde.

6.3.2 La reproduction sexuée chez les champignons

Les champignons constituent un règne à part entière. Depuis quelques années les myxomycètes en ont été exclus. Pourtant quelques lignes leur seront ici consacrées. Les notions décrites font partie de la culture générale et donc peuvent servir comme éléments de comparaison, voire de réflexion.

Myxomycètes et champignons représentent deux niveaux d'organisation des Eucaryotes particulièrement difficiles à ranger dans le règne vivant. Les myxomycètes et les champignons ne possèdent pas de **plastés** et pas de pigments chlorophylliens. Ils sont **hétérotrophes** et s'alimentent de manière **saprophytique** ou **parasitaire**. Les réserves énergétiques sont des lipides et le glycogène ; ce dernier constitue le glucide de réserve typique des animaux.

a) Les myxomycètes

Les **myxomycètes** font partie des organismes eucaryotiques les plus simples. Leur appareil végétatif est constitué d'une masse indifférenciée plus ou moins lamellaire de cytoplasme. Elle peut atteindre plusieurs décimètres carrés. Cet appareil végétatif est appelé **plasmode**. Il n'est pas cloisonné et comprend un grand nombre de noyaux cellulaires diploïdes.

Lors de la reproduction sexuée, le plasmode se condense en **sporanges** parfois fortement colorés, contenant des spores **haploïdes**. Ces spores germent dans l'eau et donnent des cellules **myxoflagellées**, qui perdent rapidement leurs deux flagelles, ce sont alors des **myxamibes**. Deux myxamibes font fusionner d'abord leur cytoplasme puis leurs noyaux rétablissant la diploïdie. La croissance du cytoplasme se poursuit en même temps que se divisent les noyaux et qu'un nouveau plasmode se construit. Le cycle est digénétique (fig. 6.5), à dominante sporophytique.

Écologie des myxomycètes

Les myxomycètes vivent sur des substrats humides. Ils s'alimentent en enveloppant des particules alimentaires solides qui sont absorbées par phagocytose et digérées dans les cellules. Certaines espèces peuvent être parasites de végétaux supérieurs comme la hernie du chou (*Plasmodium brassicae*, *Plasmodiophoraceae*), qui provoque des dégâts importants en agriculture.

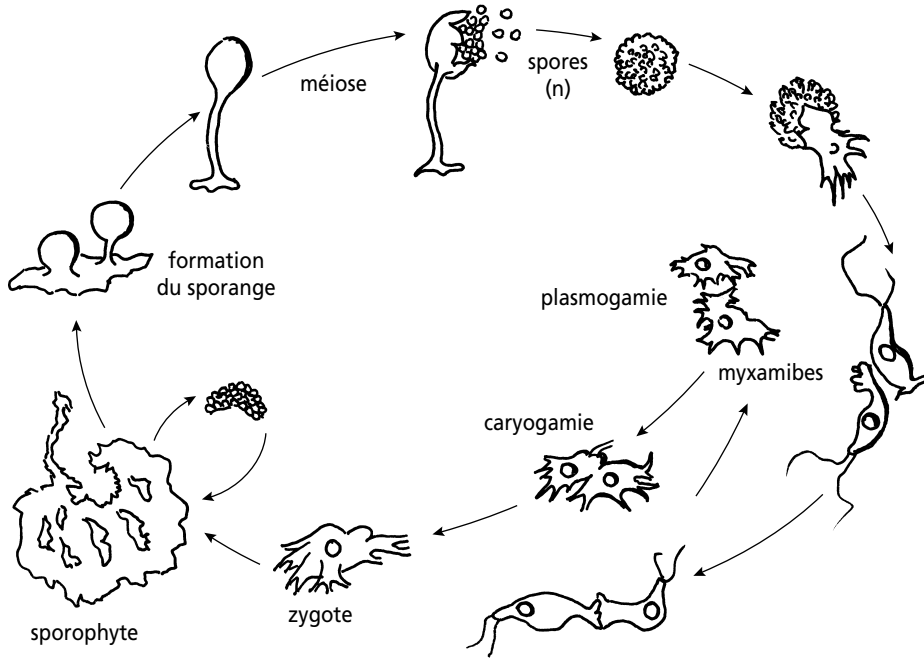


Figure 6.5 - Cycle de reproduction d'un myxomycète (explications dans le texte).

b) Les champignons

Actuellement, plus de 40 000 espèces de champignons ont été recensées et il est sûr que ceci ne représente qu'une partie de l'ensemble des champignons. L'appareil végétatif des champignons est un thalle composé de filaments : les **hyphes**, souvent étendus et dont l'ensemble forme le **mycélium**. Ces filaments peuvent être organisés en siphons, ou segmentés. La plupart des champignons ont une paroi cellulaire constituée de **chitine**, qui est une substance du règne animal constituant l'exosquelette des insectes. Quelques champignons cependant possèdent une paroi cellulaire cellulosique.

Les champignons se multiplient végétativement par fractionnement des hyphes ou par production des spores comme le *Bremia lactuca* Regel, *Peronosporaceae*. Le « Meunier » de la laitue attaque préférentiellement les jeunes plants, qui présentent rapidement à leur face inférieure des plages de duvet blanchâtre (fig. 6.6).

Ils possèdent aussi des modes de reproduction sexuée très diversifiés. Trois cas seront successivement étudiés.

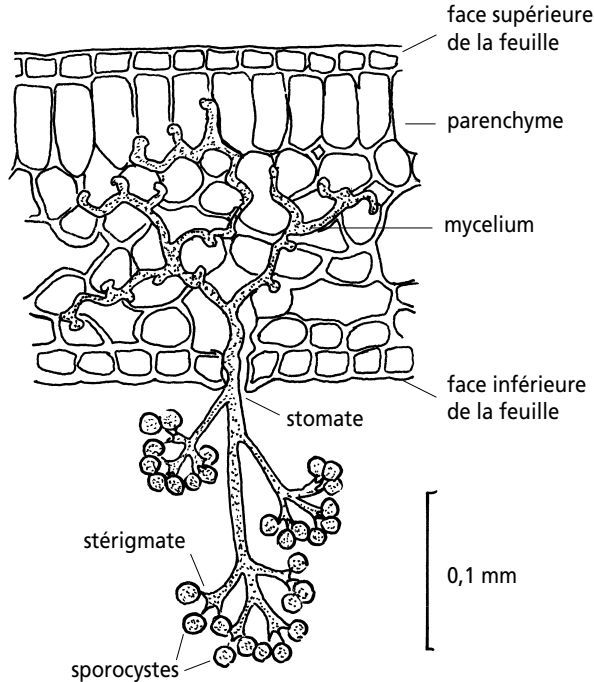


Figure 6.6 – La production de spores de reproduction asexuée du *Bremia lactuca* chez la laitue.

Les filaments du champignon s'allongent entre les cellules du parenchyme, portant çà et là des appendices qui pénètrent dans les cellules de l'hôte. Par l'ostiole du stomate, sortent des filaments perpendiculairement à la surface du limbe. Ils se ramifient plusieurs fois. Chaque ramification se termine par un renflement en soucoupe pourvu sur son bord de pointes (les stérigmates) où s'insèrent de petits sporocystes sphériques.

- *L'Allomyces javanicus*, Kniep, Blastocladiaceae, un champignon digénétique isomorphe

Allomyces javanicus est un champignon aquatique à thalle siphonné et ramifié qui à l'extrémité de ses hyphes portent des gamétocystes contenant des gamètes uniflagellées (fig. 6.7). Après libération dans l'eau, ils fusionnent pour donner un zygote diploïde qui en germant donnera un thalle identique au précédent. À l'extrémité des hyphes, des sporocystes produisent, après méiose, des spores haploïdes qui seront à l'origine des thalles. Le cycle est bien digénétique et isomorphe.

- La pézize *Pyronema confluens* Fuckel, Pyronemacetaceae (Ascomycètes)

La pézize est un champignon très fréquent dans nos sous-bois, reconnaissable à ses coupes colorées, oranges, de quelques centimètres de diamètre. Ce champignon terrestre développe un mycelium cloisonné et peu ramifié dans le sol. Sur ce mycelium primaire certains filaments ont un géotropisme négatif et se ramifient abondamment

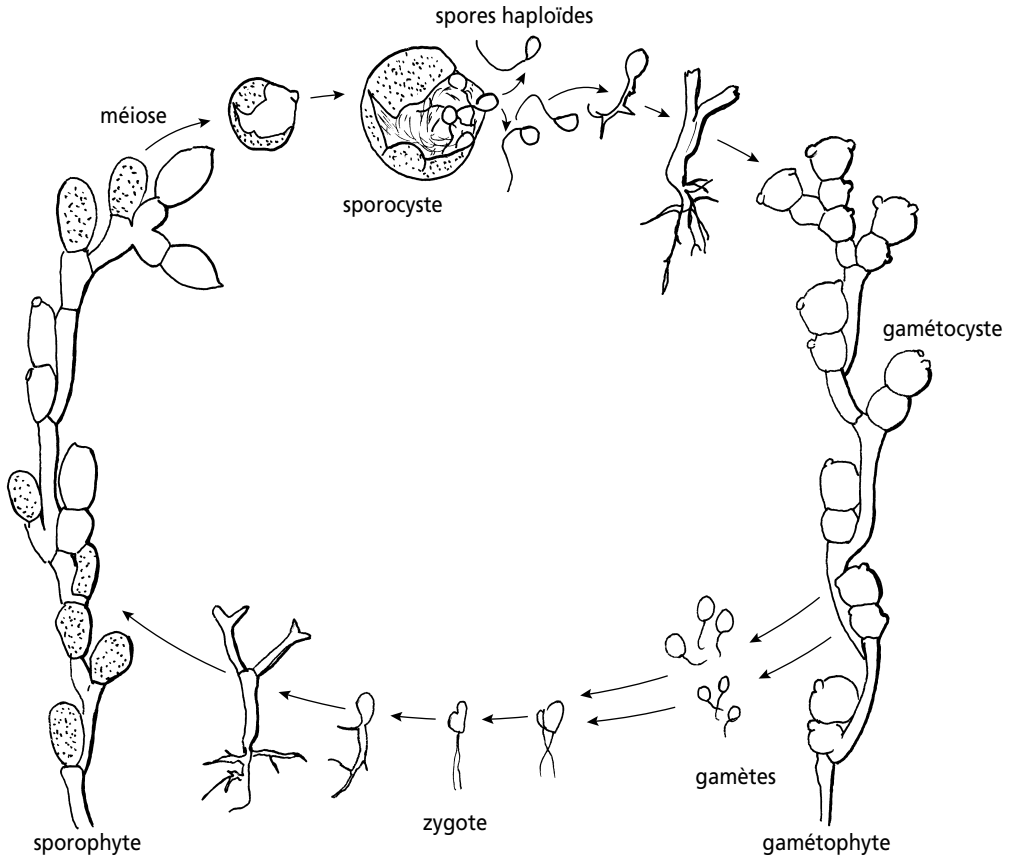


Figure 6.7 - Le cycle digénétique isomorphe d'*Allomyces javanicus* (explications dans le texte).

pour donner les pézizes. Les extrémités de nombreux filaments se différencient en organes sexuels : l'ascogone femelle surmonté de son appendice tubulaire le trichogyne et l'anthéridie mâle. On n'observe pas de formation de gamètes, mais quand l'anthéridie entre en contact avec le trichogyne (dont le noyau a dégénéré), celle-ci y déverse son contenu qui passe dans l'ascogone. Il se produit une fusion des cytoplasmes (**plasmogamie**) mais pas des noyaux qui restent individualisés dans la cellule, on est en présence d'un **dicaryon**. Ce dicaryon se développe, à partir de l'ascogone, en donnant le mycelium secondaire formé d'hyphes cloisonnés où les divisions nucléaires des deux types de noyaux s'effectuent simultanément. L'extrémité des hyphes dicaryotiques se recourbe, s'anastomose et deux cloisons délimitent une cellule terminale où les deux noyaux du dicaryon fusionnent pour former un zygote.

Cette phase diploïde se termine immédiatement par la méiose suivie d'une deuxième mitose qui aboutit à la formation de huit spores haploïdes contenues dans la paroi de la cellule ou **asque**. Ces **ascospores** entourées d'une paroi épaisse seront libérées dans le milieu où elles germeront pour redonner un thalle haploïde.

Le cycle (fig. 6.8) est donc complexe. À une phase haploïde, succède une phase dicaryotique (forme particulière de la diplophase) qui se termine par la formation du zygote immédiatement suivie de la méiose.

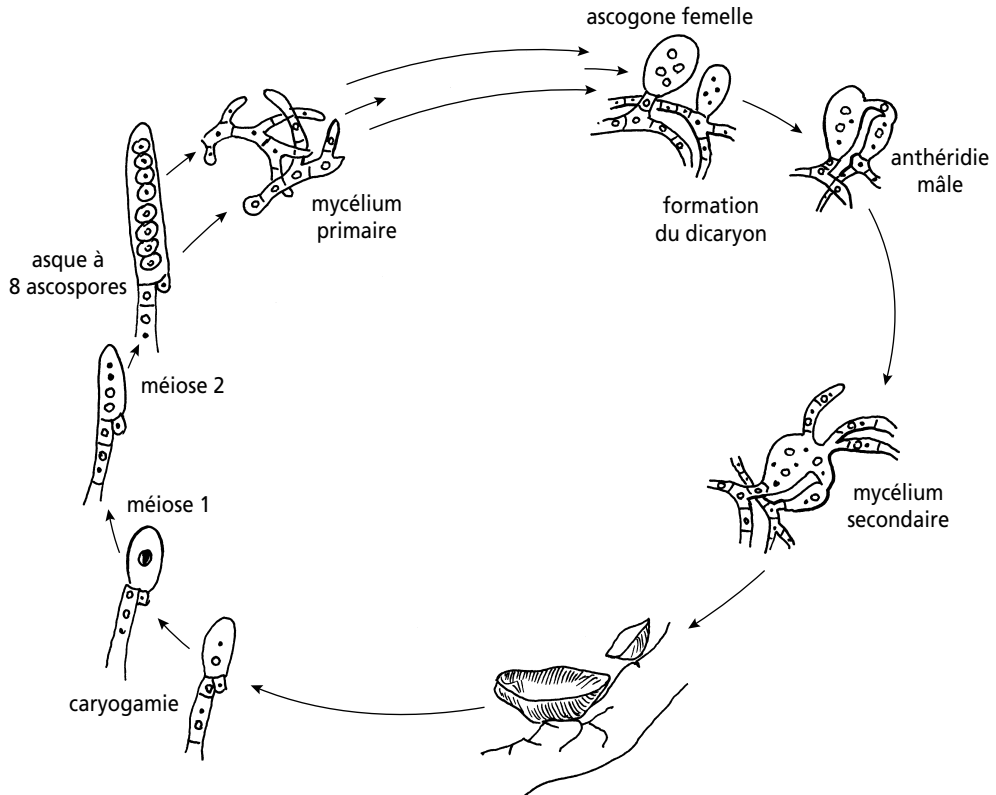


Figure 6.8 – Le cycle de la pézize *Pyronema confluens* (explications dans le texte).

- *Le champignon de Paris* *Agaricus campestris* L., Fragaricaceae (Basidiomycètes)

Le champignon de Paris, l'agaric champêtre, (*Agaricus campestris*) fait partie des quelques champignons domestiqués par l'homme. C'est un basidiomycète dont la reproduction sexuée se fait au niveau des fructifications comestibles. Elle donne lieu à la production de basidiospores issues de basides au niveau des lamelles rayonnantes du « chapeau ». Ce basidiomycète a un développement et une reproduction sexuée pratiquement identique (fig. 6.9) à celle des ascomycètes avec une phase dicaryotique et une méiose suivant immédiatement la formation du zygote. Cependant les spores issues de la méiose, généralement au nombre de quatre, migrent hors du sporocyste et se positionnent sur des appendices cellulaires, les **stérigmates**. Ce sont des **basidiospores** et le sporocyste est une **baside** (fig. 6.10).

6.3 • La reproduction sexuée chez les Thallophytes

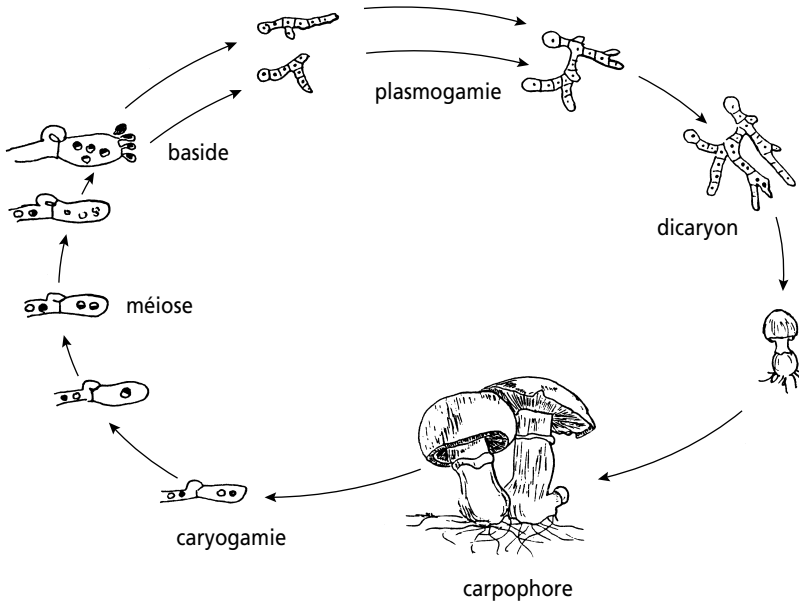


Figure 6.9 - Schéma du cycle de la reproduction sexuée chez un basidiomycète, *Agaricus campestris* (explications dans le texte).

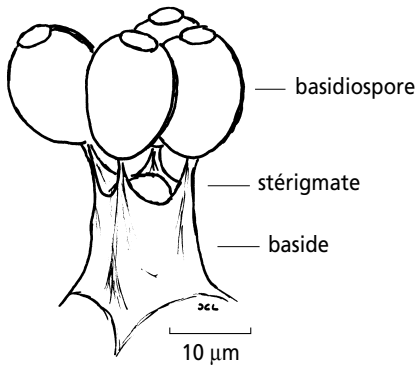


Figure 6.10 - La baside des Basidiomycètes.

Souvent peu visibles mais très importants

Les champignons jouent un grand rôle dans le fonctionnement des écosystèmes : car ils décomposent la matière organique. Ils ont aussi des actions sur nos activités humaines. Parfois ils sont pathogènes pour l'homme (mycoses à *Albugo candida*) pour les animaux et surtout pour les végétaux (mildiou, oïdium, rouilles...). Heureusement, ils peuvent aussi être bénéfiques. Ils sont producteurs de pénicillines et assurent les fermentations lors de la fabrication de la bière ou du vin ainsi que des fromages (à pâtes fleuries), etc.

Ainsi chez les Thallophytes plusieurs types de cycles de développement sont possibles. Ils correspondent à ceux qui seront retrouvés chez les Cormophytes, excepté,

peut-être, le cycle trigénétique. Cependant au cours de l'évolution, et parallèlement à une complication de plus en plus grande des organes de reproduction, on assiste à une prépondérance de la diplophase avec régression de l'haplophase qui devenant parasite se réduira à quelques cellules. Cependant, tout ne s'est pas fait aussi simplement, comme nous le découvrirons ultérieurement.

6.4 LA REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ LES CORMOPHYTES

Les **Cormophytes** sont les végétaux dont une partie est constituée par une tige feuillée. Ce sont, pour leur immense majorité, des végétaux terrestres qui ont acquis au cours des temps des organes de reproduction de plus en plus sophistiqués.

6.4.1 La reproduction chez une Bryophyte : le polytric *Polytrichum juniperinum* Hedw, *Polytrichaceae*

Les **Bryophytes** comprennent de nombreuses espèces dont les plus connues sont les hépatiques, les sphaignes et les mousses. Parmi ces dernières, le polytric, *Polytrichum juniperinum*, est remarquable. C'est une grande et belle mousse formant des tapis d'un beau vert sombre dans les bois. Il est aisé de constater que cette plante est formée de nombreux axes feuillés chlorophylliens dressés, d'environ 10 cm de haut. Ces axes sont reliés entre eux, à terre, par des filaments, le **protonéma**. La fixation au sol se fait par des poils pluricellulaires, les **rhizoïdes**. C'est au printemps que se produit la reproduction sexuée. Sur les rameaux végétatifs ayant terminé leur croissance apparaissent des bourgeons gamétangiaux qui donneront des **gamétanges**. Le polytric est **dioïque**. Sur les pieds femelles des rameaux s'élargissent au sommet et prennent une forme de coupe. Dans celle-ci, on trouve des structures en forme de bouteilles séparées les unes des autres par des filaments stériles. Ce sont des **archégones**. Ils sont constitués d'une couche cellulaire externe, d'une file de cellules centrales alignées (le col) dont la plus profonde, située au niveau de la partie ventrue de l'archégone est l'**oosphère** immobile.

Sur les pieds mâles, les rameaux sont terminés par une rosette de larges feuilles. Au centre, on trouve les **anthéridies**. Elles ont une forme de massue limitée par une paroi formée d'une seule assise cellulaire. À l'intérieur un massif de cellules se transforme progressivement en **spermatozoïdes** filiformes flagellés.

En avril-mai, au moment de l'ouverture des anthéridies, les spermatozoïdes nagent dans l'eau et s'approchent des archégones, attirés par le mucilage des cellules du col qui ont dégénéré. Ils pénètrent dans l'archégone et viennent féconder l'oosphère immobile. Cette fécondation, appelée zoïdogamie, conduit à la formation d'un œuf diploïde, le zygote, qui se développe immédiatement. La partie basale s'enfonce dans la tige feuillée tandis que la partie supérieure donne le **sporogone**. Il contient des cellules qui vont subir la méiose et qui donneront des tétraspores haploïdes qui progressivement s'entourent d'une paroi épaisse et résistante, riche en dérivés lipidiques.

Au début de l'été ces spores seront disséminées. Tombant sur le sol et trouvant des conditions d'humidité et de température suffisantes pour germer, elles redonneront la mousse bien connue.

Plusieurs choses sont à retenir de cet exemple de la mousse surtout si on le compare avec les points importants observés chez les Thallophytes.

1. Le cycle est haplo-diplophasique (fig. 6.11), digénétique, à gamétophyte (haploïde) dominant. Le sporophyte a une morphologie et une durée de vie différentes du gamétophyte mais surtout il vit en parasite. Cette dominance de la phase haploïde est particulièrement rare et originale chez les Cormophytes.
2. Les deux gamètes sont de morphologie très différentes. L'oosphère est immobile et volumineuse, le spermatozoïde est petit et flagellé donc mobile. On parle dans ce cas d'**oogamie**.
3. Les parois des organes reproducteurs, anthéridie et archégone, sont constituées par une couche de cellules. Il s'agit bien de gamétanges, qu'il faut opposer aux gamétocystes des Thallophytes.
4. Le gamétange femelle a une structure originale : c'est un **archégone**. Celui-ci se retrouvera (plus ou moins modifié) chez tous les végétaux supérieurs, De ce fait on utilise souvent comme synonyme à Cormophytes le terme d'**Archégoniates**.

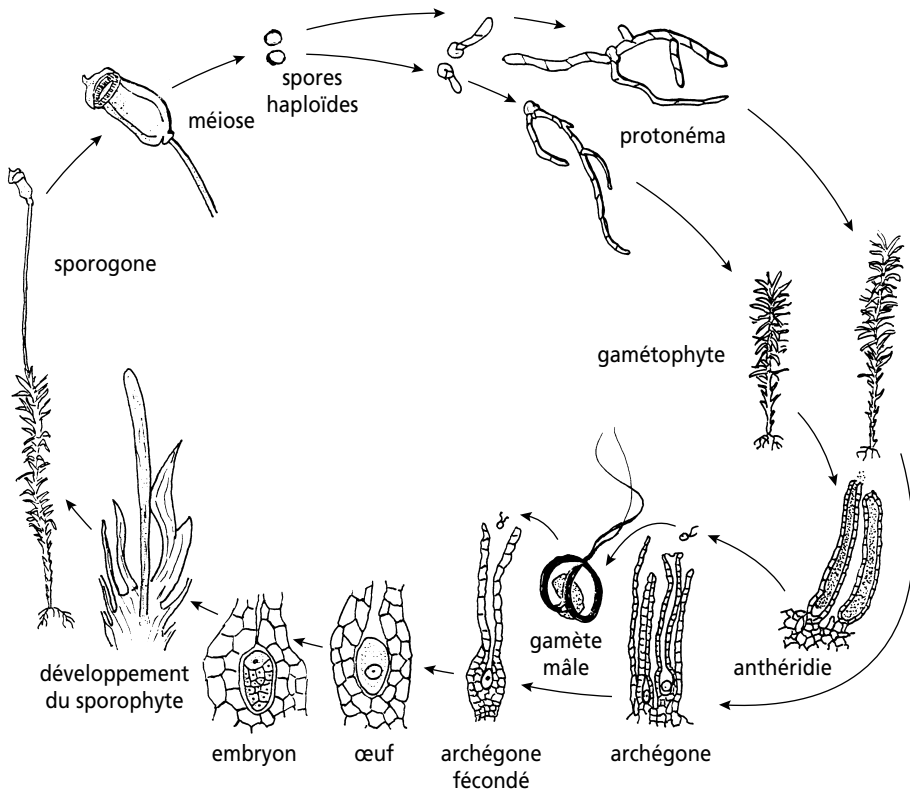


Figure 6.11 - Le cycle d'une mousse, le polytrich (explications dans le texte).

5. La fécondation ne peut s'effectuer qu'en présence d'eau. Le spermatozoïde nage dans l'eau pour se rapprocher de l'archégone. Les Bryophytes sont des plantes terrestres mais elles ont gardé la fécondation aquatique.

6.4.2 La reproduction chez une Ptéridophyte : le polypode, *Polypodium vulgare* L., *Polypodiaceae*

Les fougères sont des Cormophytes ayant un appareil conducteur différencié en vaisseaux et trachéides. Classiquement, les biologistes considèrent que ce sont les premiers végétaux ayant colonisé le milieu aérien. Leur importance dans la flore actuelle, est relativement réduite. Les fougères, les prêles, et les sélaginelles sont les Ptéridophytes les plus connues de nos jours ; pourtant, elles se sont beaucoup développées à l'ère primaire tout particulièrement au carbonifère.

L'exemple étudié est le polypode (*Polypodium vulgare*). Il s'agit d'une plante de taille modeste, de 30 cm de hauteur environ et dont on voit essentiellement les frondes aériennes découpées. Elles s'étalent au printemps et meurent à l'automne en prenant une teinte brun-foncé. Ces feuilles apparaissent sur une tige souterraine, le **rhizome**, qui porte de nombreuses racines. La fougère proprement dite est le sporophyte. Au début de l'été se différencie sur la face inférieure des frondes, des sporanges brunâtres. Il s'agit d'ensembles ovoïdes, portés par des pédicelles et limités par une couche de cellules. Ces sporanges sont regroupés en amas : les **sores** (fig. 6.12).

Chaque sporange contient 64 spores haploïdes provenant d'une méiose suivie de quatre mitoses. Ces spores sont très déshydratées et présentent une paroi épaisse ornementée. Elles sont libérées dans le milieu par ouverture du sporange grâce au fonctionnement d'un anneau mécanique. Celui-ci est constitué d'une file de cellules aux

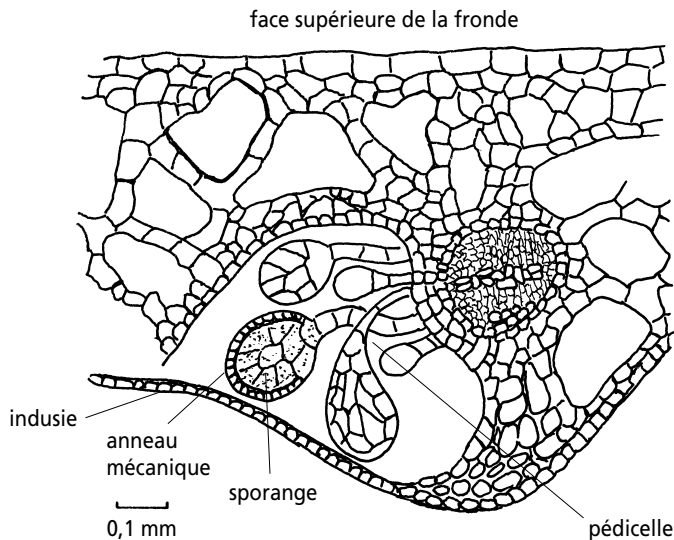


Figure 6.12 – Un sore de fougère mâle (*Dryopteris filix*). Chez *Dryopteris filix*, une indusie recouvre les sporanges alors qu'elle est absente chez le polypode.

parois épaissies sur trois côtés et qui en se déshydratant se rétractent. Quand, tombées au sol, elles rencontrent des conditions d'humidité et de température favorables ces spores se réhydratent puis germent. Elles commencent par émettre un filament puis rapidement se forme une lame cordiforme de moins d'1 cm² de surface (fig. 6.13).

Cette lame verte est constituée d'une couche de cellules, sauf au centre qui plus épais forme le coussinet. On est en présence du **prothalle**. Il adhère au sol par quelques rhizoïdes. Ceux-ci emprisonnent entre le prothalle et le sol quelques gouttes, voire une lame d'eau. Sur la face inférieure du prothalle apparaissent les gamétanges mâles et femelles. Il s'agit :

- des **anthéridies** qui sont de petites sphères disposées à la périphérie du prothalle. Elles possèdent une paroi pluricellulaire qui en se déchirant à maturité libère des **spermatozoïdes** hélicoïdaux flagellés qui vont pouvoir nager dans l'eau du sol ;
- des **archéogones** dont l'organisation est sensiblement identique à celle décrite chez la mousse. Cependant le ventre qui contient l'oosphère est intégré au tissu prothallien. De même le col est plus court.

La fécondation est **oogame**, le zygote se développe immédiatement en une jeune plante avec des frondes, un rhizome et des racines.

Le cycle de cette fougère est caractérisé par deux générations bien distinctes, il est donc haplo-diplobiontique, digénétique avec dominance de la phase sporophytique.

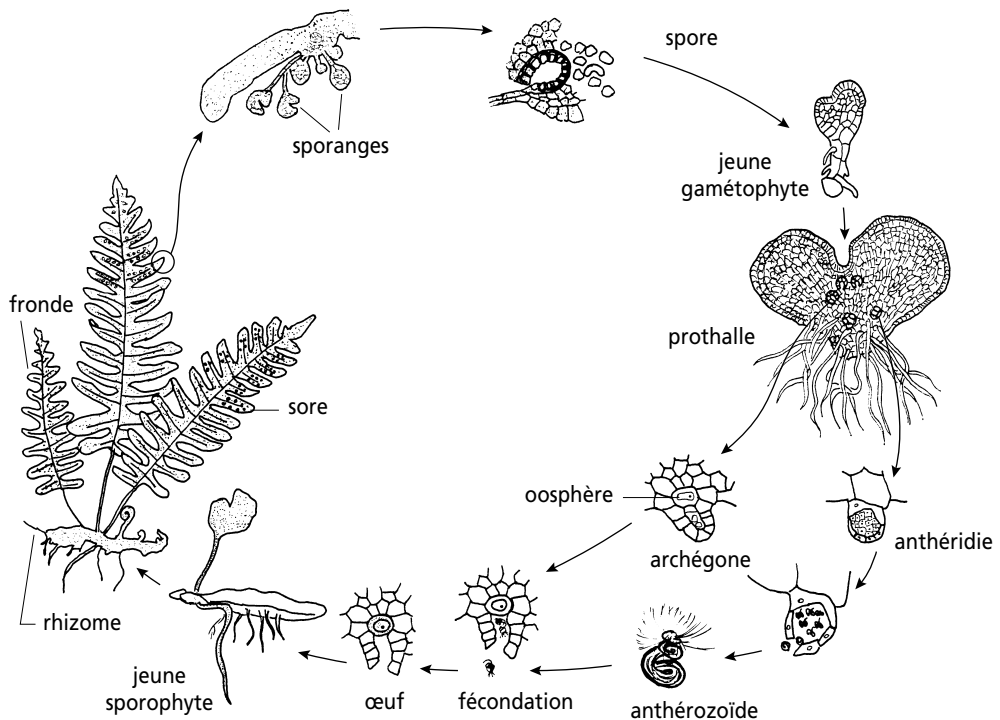


Figure 6.13 - La reproduction chez la fougère *Polypodium vulgare* (explications dans le texte).

Quelques points méritent en plus d'être notés :

1. Le prothalle (gamétophyte) est petit par rapport aux dimensions du sporophyte. Cette évolution régressive du prothalle est générale déjà chez les Ptéridophytes et s'accroîtra chez les plantes à fleurs. De même, on constate que le nombre de gamétanges est beaucoup plus petit chez d'autres Ptéridophytes et que le nombre de gamètes mâles libérés diminue aussi drastiquement.
2. L'archégone, et plus particulièrement la partie contenant l'oosphère, est partiellement protégé dans les tissus prothalliens.
3. Le rapprochement des gamètes exige toujours la présence d'eau.
4. Le sporophyte au début de son développement est parasite du gamétophyte, rapidement il prend son autonomie.

6.4.3 La reproduction chez les Gymnospermes

Les Gymnospermes forment avec les Angiospermes l'ancien embranchement des **Phanérogames** caractérisé par des fleurs où se produit la reproduction sexuée alors que les **Cryptogames** comme les Bryophytes et les Ptéridophytes ont une reproduction sexuée plus discrète, moins visible. On parle aussi de **Spermaphytes**, puisque la dissémination des espèces se fait par des graines.

Les Gymnospermes sont actuellement peu représentés quantitativement mais sont les descendants de groupes beaucoup plus importants qui se sont développés à l'ère secondaire. Leurs modalités de reproduction sexuée présentent des différences importantes qui permettent de comprendre le sens général de l'évolution.

a) La reproduction d'une Préphanérogame : un cycas, *Cycas revoluta* Thunb., *Cycadaceae*

Les cycas sont des plantes que l'on peut confondre avec des palmiers. Leur morphologie générale consiste en un tronc épais, non ramifié, recouvert par la base des anciennes feuilles alors que les plus jeunes sont disposées en cercle au sommet. Quand l'arbre est adulte, un ou plusieurs cônes pendent de cette couronne. Enfin, des racines ancrent l'arbre au sol. Les aires de dissémination de la centaine d'espèces actuelles réparties dans 11 genres, sont essentiellement les régions tropicales ou intertropicales ; quelques-unes cependant peuvent pousser dans les zones tempérées aux hivers doux. Les appareils reproducteurs sont ces **cônes** pendants, portés par des individus différents car les cycas sont dioïques. Le cône mâle est constitué par un ensemble de petites feuilles modifiées et emboîtées. Elles portent sur leur face inférieure de très nombreux sporanges contenant des spores provenant de la transformation d'une cellule ayant subi la méiose et s'étant ensuite plusieurs fois divisée. Ces cellules s'entourent d'une paroi épaisse ornementée, alors même que les divisions continuent. Ainsi au moment de leur libération, trois cellules sont visibles. Ces spores disséminées sont des **grains de pollen** et représentent le gamétophyte mâle, ou prothalle mâle. Tout naturellement et par ressemblance avec les organes mâles des plantes à fleurs, les feuilles modifiées seront appelées **étamines** et les sporanges, **sacs polliniques** (fig. 6.14).

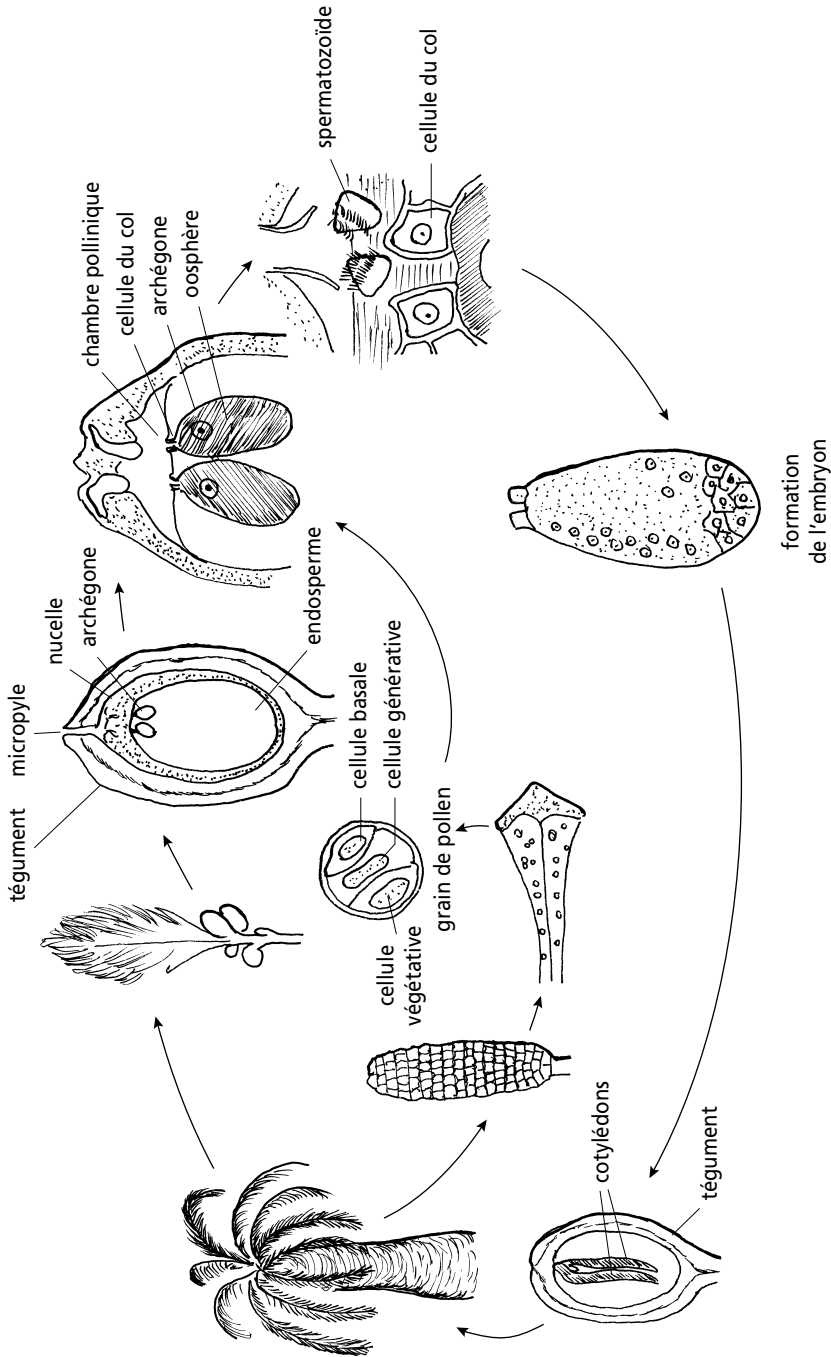


Figure 6.14 – Les différentes étapes de la reproduction d'une préphanérogame, le cycas, *Cycas revoluta* (explications dans le texte).

L'appareil reproducteur femelle est constitué par des feuilles morphologiquement semblables aux feuilles végétatives mais légèrement plus petites et de couleur brunâtre. Elles portent à leur base deux rangées d'**ovules** de grosseur variable (d'un pois à un gros abricot). Chaque ovule comprend de l'extérieur vers l'intérieur :

- Un tégument composé de trois couches, dont la centrale est plus dure. Au sommet, ce tégument ménage un puits : le **micropyle**.
- Un tissu périphérique, le **nucelle**, n'atteignant pas le sommet et ménageant sous le micropyle une petite cavité : la chambre pollinique.

Un tissu central : l'**endosperme** non cloisonné (**cénocytique**) comportant à son sommet un ou deux archégonés. Cet endosperme est un tissu haploïde. Il provient de la différenciation d'une cellule du nucelle (diploïde) qui subit la méiose. Seule une des quatre cellules continue son développement et donne un gamétophyte inclus dans le nucelle, les trois autres cellules dégénèrent.

Ce gamétophyte porte des archégonés (1 ou 2) dont le ventre est enfoncé dans l'endosperme. Seuls les cols, très réduits, puisqu'ils ne comportent que quatre cellules, dépassent et aboutissent dans la chambre pollinique. Les grains de pollen sont libérés dans l'air et la **pollinisation** se fait, soit par des insectes, soit par le vent selon les espèces. Ceci constitue une grande originalité par rapport aux Bryophytes et aux Ptéridophytes. Chaque grain de pollen tombé au niveau du micropyle va germer. Il émet un **tube pollinique** qui atteint la chambre pollinique. Pendant ce temps, une des trois cellules composant le grain de pollen se divise en donnant une cellule socle et une cellule spermatogène. Cette dernière, en se divisant de nouveau, donnera deux volumineux spermatozoïdes flagellés en hélice. Ils sont libérés dans la partie supérieure du nucelle qui se lyse et permet aux spermatozoïdes de nager vers les cols des archégonés. Ils y pénètrent et fécondent l'oosphère. Un seul zygote s'organise en embryon, puis en jeune plantule portant deux premières feuilles, les **cotylédons**. Durant ce développement, l'ovule fécondé s'est détaché de la feuille et a été disséminé. La croissance du jeune embryon se fait aux dépens des réserves accumulées avant la fécondation et peut se poursuivre sans interruption. Ce n'est donc pas une vraie graine qui a été disséminée. C'est pourquoi on dit que les cycas (ainsi que le Ginkgo) sont des préphanérogames. Le cycle des cycas est donc constitué de deux générations successives différentes. Il est haplo-diplophasique, digénétique à dominance sporophytique.

Par rapport aux Ptéridophytes, des différences apparaissent.

1. On parle dorénavant d'ovule comme organe de reproduction femelle. Ce terme regroupe à la fois des tissus du sporophyte (diploïde) et du gamétophyte femelle (haploïde). Il est nu.
2. Le gamétophyte femelle, issu d'une seule cellule de la méiose, devient parasite du sporophyte. Il diminue de taille et est constitué d'un tissu, l'endosperme et de une ou deux archégonés.
3. Le nucelle peut être considéré comme le sporange femelle. Il est lui-même protégé par des tissus spécifiques : les téguments.
4. Les grains de pollen constituent le prothalle, ou gamétophyte mâle. Ils sont disséminés maintenant en milieu aérien. Ces grains de pollen sont formés à partir de cellules issues de la méiose dans des sporanges mâles : les sacs polliniques, portés par des étamines.

5. Les gamètes mâles sont toujours des spermatozoïdes et la fécondation peut encore être considérée comme aquatique dans la chambre pollinique.
6. L'embryon se développe grâce aux réserves accumulées dans l'endosperme avant la fécondation.
7. C'est l'ovule qui est disséminé et non une graine.

Les cycas sont des fossiles vivants

Ils se sont surtout développés durant le Trias et le Jurassique (soit entre 240 et 140 millions d'années), avant l'apparition des plantes à fleurs. Rien d'étonnant alors que l'on considère les cycas comme de véritables fossiles vivants, comme leur contemporain, le *Ginkgo biloba* L.. Les cycas présentent en plus de leur reproduction, l'originalité de fixer symbiotiquement l'azote atmosphérique ce qui leur permet de se développer dans des terrains relativement pauvres. Dans de nombreuses régions les ovules servent d'aliments pour les populations locales. Les cycas sont universellement protégés par la Convention internationale sur le commerce des espèces menacées.

b) La reproduction sexuée chez une Gymnosperme : le pin sylvestre, *Pinus silvestris* L., *Pinaceae*

Les pins comme les autres conifères, sapins, épicéas, mélèzes, cèdres mais aussi ifs et genévriers sont des arbres pouvant atteindre une grande taille. Les feuilles sont des aiguilles et chez le pin sylvestre elles sont disposées par deux. Ce sont des arbres monoïques, portant à la fois des cônes mâles et femelles.

Ce sont essentiellement les cônes femelles (fig. 6.15) que l'on aperçoit en premier sur l'arbre.

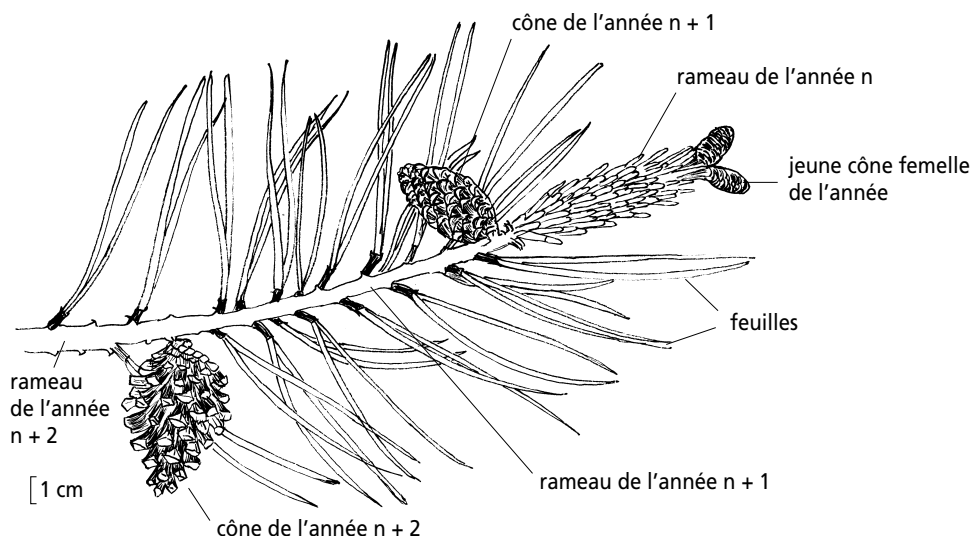


Figure 6.15 - Les cônes femelles sur une branche de pin à la fin du printemps.

Ils ont un âge et une maturité physiologique différents. Celui de l'année est à l'extrémité ; le deuxième plus grand est fermé ; le troisième (âgé de deux ans) est ouvert, ses graines ont déjà été disséminées.

Bien souvent on trouve sur le même rameau des cônes d'années différentes. C'est qu'en effet la reproduction sexuée prend plusieurs années pour se réaliser. Même si ce sont les pommes de pin, aux écailles ouvertes qui retiennent l'attention, il faut s'intéresser d'abord aux petits cônes verdâtres, très denses qui se développent dans la partie terminale des rameaux. Ils sont facilement observables à la fin du printemps. De dimensions modestes, deux centimètres de longueur pour un centimètre de largeur, ils sont constitués d'un ensemble de feuilles modifiées, les **écailles**, chacune à l'aisselle d'une **bractée** (fig. 6.16).

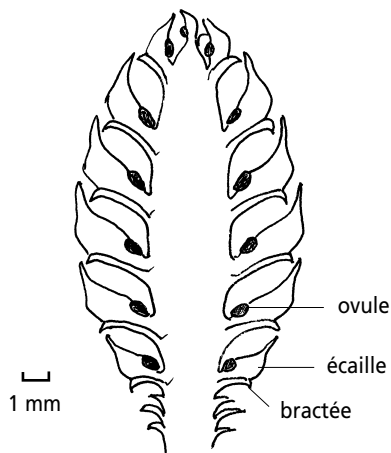


Figure 6.16 - Schéma de la coupe longitudinale d'un jeune cône femelle de pin montrant la disposition des écailles et des ovules.

Sur leur face supérieure se développent deux **ovules**, ovoïdes d'un millimètre de long environ et dont un bord est largement soudé à la feuille. Cet ovule est constitué, comme chez le cycas, de l'extérieur vers l'intérieur :

- de **téguments** laissant une entrée vers les structures internes, le **micropyle** ;
- d'un **nucelle** (diploïde) ;
- d'un **endosperme** cénocytique, provenant du développement d'une méiospore du nucelle (les trois autres dégènèrent).

Cet endoderme est donc haploïde et correspond au gamétophyte femelle. À ce stade les archégones ne se sont pas encore différenciés dans l'endoderme. Pourtant des grains de pollen arrivent au niveau du micropyle. Ils viennent des cônes mâles « les puits de soufre » (fig. 6.17) qui se sont développés aussi sur l'arbre.

Les cônes mâles sont disposés à la base des rameaux de l'année. Ils sont constitués de petites feuilles étroites, les écailles. Elles portent sous elles, **deux sacs polliniques** qui correspondent aux sporanges mâles. Ces feuilles modifiées peuvent donc être nommées **étamines**. Ces sacs polliniques contiennent des **grains de pollen**, qui proviennent du développement d'une cellule issue de la méiose. Ils sont entourés d'une paroi épaisse et présente deux ballonnets latéraux permettant leur dispersion par le vent. Chaque grain de pollen est un gamétophyte mâle comprenant quatre cellules : deux cellules prothalliennes, une cellule reproductrice, une cellule végétative.

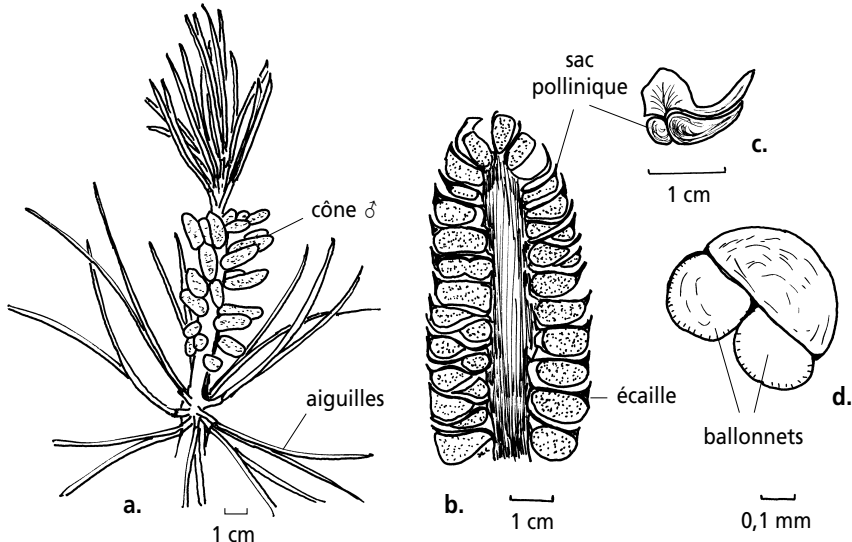


Figure 6.17 - Les cônes mâles chez le pin sylvestre.

a, vue d'ensemble des cônes au printemps ; b, coupe longitudinale dans un cône ; c, une écaille et ses sacs polliniques ; d, le grain de pollen et ses ballonnets.

Après dissémination en juin, les grains de pollen proches du micropyle commencent à « germer » sur les téguments, plus exactement, ils émettent un tube pollinique où s'engage le noyau de la cellule reproductrice. En même temps la cellule végétative se divise une fois. Toute activité cesse jusqu'au printemps suivant. À la sortie de l'hiver, le développement reprend. D'abord au niveau de l'endosperme. Le gamétophyte femelle différencie deux ou trois archégones. Ils sont simples. Une grosse oosphère (500 à 600 μm dans sa plus grande longueur) et un col réduit à deux rangées de quatre cellules superposées. Puis dans le gamétophyte mâle, la croissance du tube pollinique reprend alors que la cellule reproductrice se divise en deux cellules non limitées par une paroi. Ce sont des gamètes non ciliés. Le tube pollinique pénètre dans le col de l'archégone et déverse son contenu dans l'oosphère. Seul un gamète mâle fusionne avec l'oosphère pour donner le zygote, tous les autres noyaux mâles dégénèrent. Le gamète mâle fécondant n'a jamais fait preuve de mobilité ; on a une **siphonogamie**. L'embryon commence à se développer et à donner une plantule, ses six premières feuilles, les cotylédons, se chargent de réserves lipidiques et protéiques comme d'ailleurs l'endosperme. Les téguments ovulaires durcissent, se lignifient, pendant que l'endosperme et la plantule se déshydratent. On est en présence d'une **graine**. Elle reste inactive, elle est en dormance dans le cône jusqu'au printemps suivant. À ce moment seulement, les écailles s'ouvrent et les graines seront disséminées par le vent. Malgré leur aile, cette dissémination se fait à 80 % dans les 30 à 40 mètres autour de l'arbre dont elles sont issues. Le cycle de ce pin est donc constitué de deux générations successives différentes. Il est haplo-diplophasique, digénétique à dominance sporophytique.

Comme chez le cycas on retrouve :

1. L'ovule comme organe de reproduction femelle, il est toujours nu sur sa feuille.
2. Le gamétophyte femelle, issu d'une seule cellule de la méiose, qui est parasite du sporophyte.
3. Le nucelle qui peut être considéré comme le sporange femelle. Il est lui même protégé par des tissus spécifiques : les téguments.
4. Le grain de pollen constitue le prothalle, ou gamétophyte mâle. Il est disséminé en milieu aérien.

Mais des caractéristiques nouvelles apparaissent :

1. Les gamétophytes se réduisent : six cellules pour le grain de pollen de pin, un endosperme cénocytique et quelques archégonies pour le gamétophyte femelle
2. Les gamètes mâles ne sont plus ciliés, ils sont incapables de se mouvoir par eux mêmes.
3. La fécondation s'affranchit du milieu hydrique pour se réaliser. C'est une **siphonogamie**.
4. Les téguments de l'ovule, après fécondation, se durcissent protégeant ainsi la plantule.
5. Pendant le développement de l'embryon, les cellules de l'endosperme et celles des cotylédons accumulent des réserves, qui seront utilisées au moment de la germination.
6. La plantule se déshydrate et entre en vie ralentie en attendant des conditions favorables de germination.

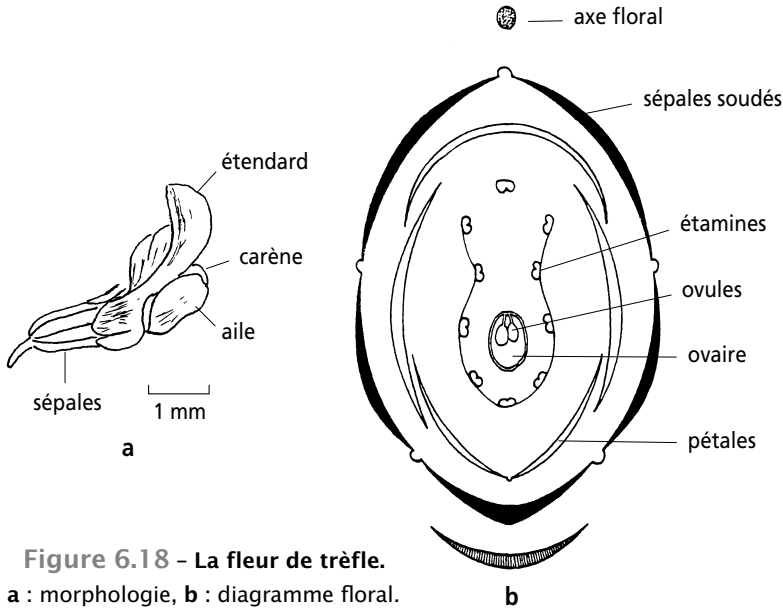
C'est une **graine** qui est disséminée.

6.4.4 La reproduction sexuée chez les Angiospermes

Chez les Angiospermes la reproduction sexuée s'effectue dans les fleurs. Leur organisation florale est tout à fait caractéristique et a été abordée dans le chapitre 2 « Savoir décrire un végétal ». Si nous nous rappelons le trèfle blanc, on se souvient que les fleurs sont **hermaphrodites** et regroupées en **capitule** globuleux de 2 à 100 fleurs (fig. 3.1). Leur organisation est très classique et comprend (fig. 6.18) :

- Des pièces florales stériles. Les six sépales forment le calice régulier et les six pétales, la corolle irrégulière. Cette dernière est une **papilionacée**, ce qui signifie que le pétale supérieur, l'étendard, est recouvrant et plus grand que les autres. Les deux pétales latéraux, les ailes, recouvrent les deux pétales inférieurs, qui soudés forment la carène.
- Des pièces florales fertiles. L'androcée est constitué de dix étamines (les neuf inférieures sont soudées à leur base et la supérieure libre) et le gynécée comprend un ovaire supère composé d'un unique carpelle contenant de deux à six ovules. Le fruit est une gousse.

Avant de décrire les stades de la reproduction, il est nécessaire de bien connaître les organes reproducteurs.



a) Les organes reproducteurs femelles sont les carpelles dont l'ensemble forme le gynécée

Chez le trèfle rampant, il n'y a qu'un carpelle. En général, chez les Angiospermes, celui-ci est constitué de deux parties : la basale creuse contient le ou les ovules et la sommitale forme le pistil constitué du style et des stigmates. L'ovule est de forme ovoïde et est limité extérieurement par deux téguments (parfois d'un seul) interrompus par un micropyle (fig. 2.15). Cet ovule contient le gamétophyte femelle haploïde, qui est inclus dans les tissus diploïdes appartenant à la plante-mère (fig. 6.19). C'est le **sac embryonnaire** directement comparable au prothalle des fougères mais beaucoup plus réduit. Cet individu haploïde est généralement octonucléé. Les huit noyaux résultent de trois divisions successives d'une mégaspore. Après une méiose suivie d'une mitose, il y a huit cellules qui généralement s'agencent en trois cellules au pôle micropylaire (une **oosphère** flanquée de deux **synergides**), trois autres au pôle opposé (les **antipodes**) et deux **noyaux** centraux surnommés selon les auteurs de **polaires**, **secondaires** ou **accessoirs**.

Si ce sac embryonnaire octonucléé, issu d'une seule mégaspore est, effectivement, le plus répandu puisqu'il se trouve chez la plupart des Dicotylédones et quelques Monocotylédones, il peut n'être que tétranucléé comme chez l'onagre bisannuelle, *Oenothera biennis* L. *Onagraceae*. Dans d'autres cas plusieurs mégaspores peuvent se diviser. Avec deux mégaspores se divisant deux fois on aura un sac embryonnaire à huit cellules (cas des *Allium*), avec quatre mégaspores se divisant une seule fois, on sera en présence d'un sac embryonnaire contenant toujours huit cellules mais constitué de quatre prothalles fusionnés comme chez l'adoxa, *Adoxa moschatellina* (Tourn.) L. *Adoxaceae* (on dit alors qu'il s'agit d'un cénoprothalle, du grec koinè = commun),

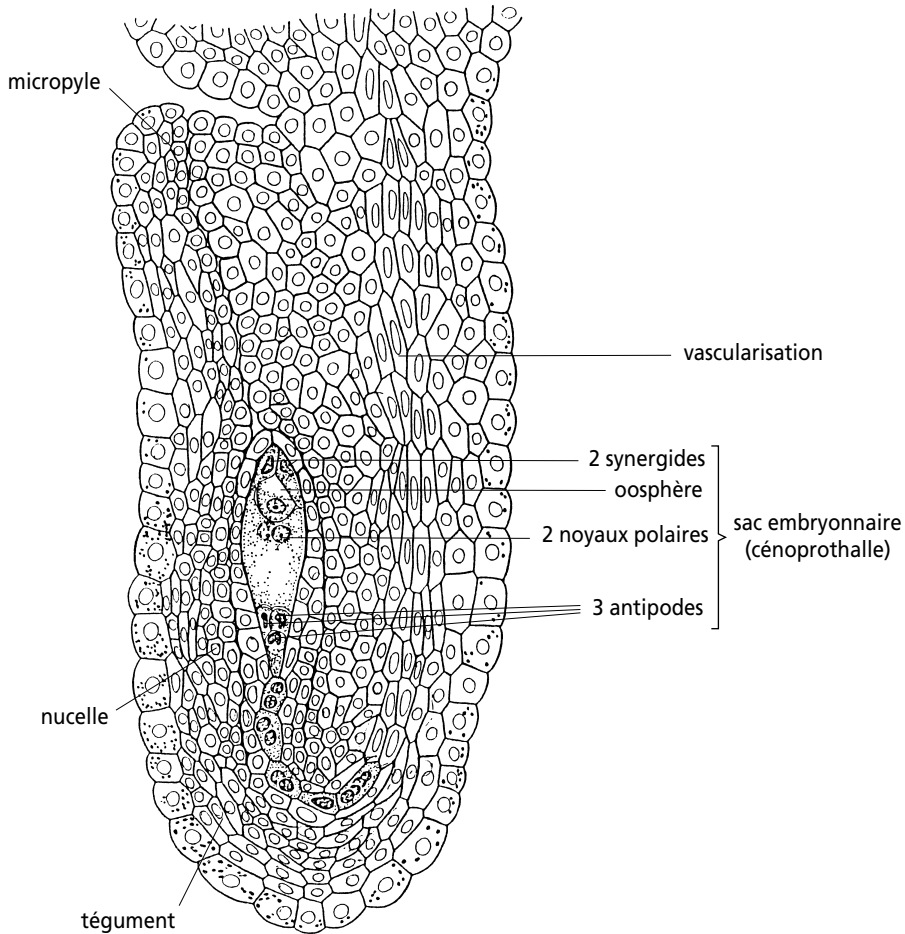


Figure 6.19 – L'ovule contenant le sac embryonnaire chez une Angiosperme, le sureau *Sambucus ebulus* L., *Caprifoliaceae* (Document N. Touthchina, Institut Komarov de Saint-Petersbourg, Académie de sciences de Russie.)

Le sac embryonnaire bien qu'octonucléé et de disposition classique n'est pas issu d'une seule mégaspore mais de 4 n'ayant subi que la division réductionnelle. Ce sac embryonnaire est de type Adoxa (explication dans le texte).

à moins que se divisant plusieurs fois, le sac embryonnaire soit à 16 cellules comme chez le chrysanthème, avec cependant un seul ovule fonctionnel mais deux synergides, deux noyaux centraux et onze antipodes.

Où est l'archégone dans le sac embryonnaire ?

On ne reconnaît pas, apparemment, chez ce gamétophyte femelle l'archégone des Bryophytes et des Ptéridophytes, encore identifiable chez les Gymnospermes, bien que plus réduit. Plusieurs auteurs ont suggéré que le sac embryonnaire représente le gamétophyte femelle réduit à deux archégones dont les 3 antipodes représenteraient le prothalle proprement dit. Par rapport aux gamètes femelles souvent libres

des Thallophytes, l'archégone apparaît comme une protection du gamète édifée par le gamétophyte. Libre chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, ce gamétophyte haploïde devient parasite du sporophyte qui l'a produit par méiose chez les Gymnospermes et les Angiospermes. Chez ces seules dernières il dispose, en outre, de la protection du carpelle dans lequel les ovules sont enclos. Cette protection de plus en plus renforcée s'accompagne alors d'une diminution du nombre de cellules le constituant. Cette régression de la taille du gamétophyte corrélativement à l'augmentation de la protection n'est pas propre au monde végétal et se retrouve chez les animaux.

b) Les organes reproducteurs mâles sont les étamines

Elles sont formées d'un filet et une **anthère** avec deux sacs polliniques. Les **grains de pollen** se forment dans les étamines. À l'origine se trouvent des **microspores** diploïdes entourées de cellules nourricières. Par la méiose ces microspores évoluent en **tétraspores** haploïdes qui vont continuer à se diviser, au moins une fois, par une simple mitose avant de s'entourer d'une enveloppe rigide épaisse constitué de deux couches contenant de la cellulose : l'**exine** (externe et fortement ornementée) et l'**intine** (interne). Ce grain de pollen est un gamétophyte mâle, très réduit, constitué de deux cellules (parfois plus) souvent non cloisonnées : une **cellule végétative** et une **cellule générative** (ou spermatogène) (fig. 6.20). Au moment de l'**anthèse**, court laps de temps où les fleurs sont fonctionnelles pour les organes reproducteurs mâles et femelles, les grains de pollen seront libérés dans l'atmosphère par déchirure des sacs polliniques.

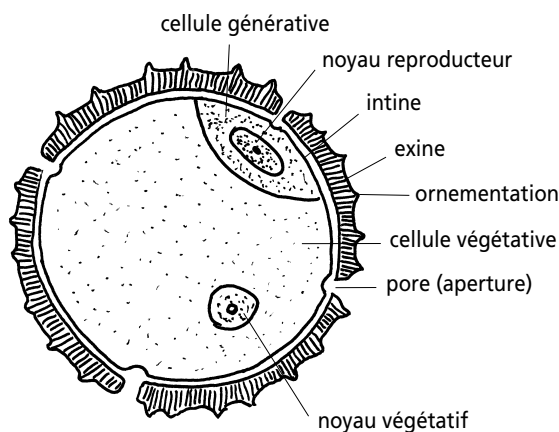


Figure 6.20 – Représentation schématique d'un grain de pollen avec ses deux cellules.

Le grain de pollen est entouré d'une enveloppe résistante, rigide et hydrofuge, l'exine qui se conserve à l'état fossile. Constituée de couches successives cette exine est amincie en des zones caractéristiques permettant le passage du tube pollinique (les apertures). La taille mais aussi l'ornementation varie en fonction des modes de dissémination : les petits pollens lisses sont transportés par le vent, les gros fortement ornementés sont transportés par les animaux. Alors que les fossiles végétaux sont rares, l'étude des pollens (la palynologie) dans les sédiments permet de connaître la végétation d'alors. En industries agroalimentaires, l'étude du pollen permet aussi de contrôler l'origine des miels.

c) Le rapprochement des sexes

Les plantes étant fixées au sol par leurs racines, il faut que le pollen, seul gamétophyte libre, soit transporté vers l'autre sexe. Il peut y avoir **autogamie** : la fécondation de la fleur se fait par son propre pollen, soit **allogamie** : la fécondation se fait à partir de pollen provenant d'une autre fleur portée par le même individu ou une autre. Chez les plantes **autogames**, les étamines libèrent, le plus souvent, leur pollen avant même l'épanouissement de la fleur généralement petite et discrète (comme chez le blé). Chez les plantes **allogames** cette pollinisation revêt de très nombreuses modalités. Certes, des plantes comme l'ortie dioïque, le houx, les saules... peuvent être unisexuées (elles sont **dioïques**). Il faudra donc obligatoirement que le pollen soit transporté du pied mâle au pied femelle. Mais 95 % des fleurs sont **hermaphrodites** et pourtant l'allogamie est de règle chez beaucoup d'espèces : elle est favorisée ou rendue obligatoire par des disjonctions fonctionnelles des sexes. Ainsi chez la campanule à feuille ronde dans la fleur nouvellement épanouie seules les étamines sont fertiles, quand elles seront flétries donc stériles, les stigmates eux seront étalés et prêts à recevoir les grains de pollen. On parle alors de **protandrie**¹. Chez la primevère, Darwin, vers 1860, a observé deux types d'organisation florales portées par des individus différents : des fleurs **longistylées** avec le style qui dépasse les étamines, et les fleurs **brévistylées** avec des étamines nettement plus grandes que le style ; la fécondation n'est possible qu'entre fleurs de types différents, il y a incompatibilité à l'intérieur d'une même forme florale.

Ce sont les animaux (on parle alors de **zoogamie**) et tout particulièrement les insectes (**entomogamie**) dans nos régions (cas du trèfle blanc), le vent (**anémogamie**) et plus rarement l'eau (**hydrogamie**) qui amènent les grains de pollen sur les stigmates. Un même pistil va recevoir sur ses stigmates plusieurs types de pollen qui proviennent de plantes différentes. Dans l'immense majorité des cas, c'est bien souvent le pollen de la même fleur qui tombe sur les stigmates puisque 95 % des fleurs sont hermaphrodites et s'il est parfaitement exact que du pollen puisse faire le tour du monde emporté par les vents, une grande proportion des grains de pollen se dépose dans un rayon de moins de cinq mètres de son lieu d'émission. Ceci devrait avoir pour conséquence de forts taux de consanguinité préjudiciables à la survie des espèces. En réalité l'autofécondation est rare dans le monde végétal et la fécondation croisée très fréquente. Un contrôle génétique élaboré permet aux plantes de reconnaître, d'accepter ou de rejeter, le pollen selon son origine. Chez certaines plantes lorsque le pollen et les tissus du pistil ont les mêmes allèles (S), la plante décèle une incompatibilité pollinique ou sexuelle et le pollen est rejeté. On connaît actuellement la nature de ces gènes S et la nature

1. Cette protandrie se retrouvait chez les tomates anciennes et les premiers hybrides commerciaux datant des années 1970 (H63-4, H63-5, obtentions INRA). Quand les conditions de culture de cette plante, originellement tropicale, étaient défavorables (jours trop courts par rapport aux nuits), les étamines étaient fertiles après l'ovaire, empêchant toute pollinisation utile, donc la fructification. Pour lever ce handicap agricole, les horticulteurs utilisaient des substances de croissance végétales naturelles ou synthétiques qui provoquaient le développement **parthénocarpique** du fruit.

de leurs produits : les protéines, S, sont des glucoprotéines. Certaines possèdent des caractéristiques enzymatiques, ainsi chez les *Solanaceae* (tomate, tabac, pomme de terre...) cette protéine S est une ARNase qui dégrade les ARN, tandis que chez les *Brassicaceae* (choux, colza...) c'est une kinase riche en cystéine qui lie une molécule d'acide phosphorique à une protéine pour en modifier l'activité. D'autres mécanismes, qui restent à élucider, permettent le rejet des pollens appartenant à des espèces ou même des genres différents.

Les conséquences de la disparition des insectes pollinisateurs

La production de plus des trois quarts des cultures, soit une grande majorité de la production des fruits, des légumes, des oléagineuses et protéagineuses, des fruits à coques, des épices et autres stimulants (café, thé, etc.), bénéficie de l'activité pollinisatrice des animaux. Cette activité est d'autant plus importante qu'elle est à l'origine de 35 % de la production mondiale de nourriture. Économiquement, ces cultures à pollinisation entomogame étaient estimées en 2005 à 153 milliards d'euros soit 9,5 % de la valeur de l'ensemble de la production alimentaire mondiale.

Dans ce contexte, le risque lié au déclin des insectes pollinisateurs apparaît important : d'abord sur les fruits, les légumes, avec une valeur estimée à 50 milliards d'euros chacun, suivis par les oléagineux avec 39 milliards, alors que l'impact sur les stimulants (café, cacao...), les fruits à coque et les épices serait de moindre ampleur. Néanmoins, la valeur moyenne des cultures dépendantes des pollinisateurs apparaît très supérieure (760 € par tonne) à celle des cultures non dépendantes comme les céréales ou la canne à sucre (150 € la tonne).

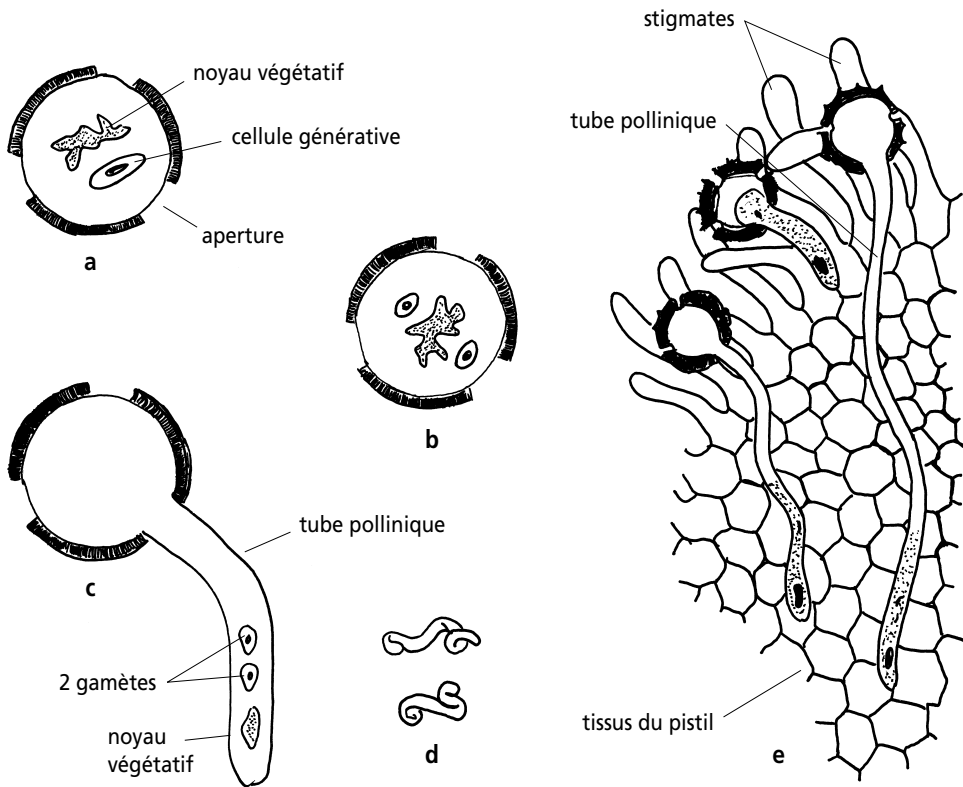
Ainsi, la disparition des insectes pollinisateurs, en particulier celle des abeilles domestiques et sauvages, entraînerait une chute des rendements et modifierait profondément les équilibres alimentaires mondiaux, que l'on connaît actuellement.

D'après Pascal Farcy : « Le déclin des pollinisateurs aurait un impact double pour l'homme », *Univers-nature* 20-09-2008.

d) Reconnus par le pistil, les grains de pollen germent sur les stigmates

Arrivés sur le pistil de la fleur à féconder, les grains de pollen s'y maintiennent grâce à leurs ornements éventuelles mais surtout parce que les stigmates sont généralement recouverts d'une sécrétion visqueuse, qui n'est produite que lorsque le pistil est fécondable. Reconnus par le pistil, les grains de pollen se distendent au niveau d'une ouverture, faisant saillir une protubérance qui deviendra le tube pollinique. Celui-ci pénètre dans les tissus du style et s'allonge rapidement pour arriver jusqu'au micropyle de l'ovule. L'allongement du tube pollinique peut être considérable. Ainsi chez le maïs, le tube pollinique a près de 20 cm de long et 10 µm de large pour un grain de pollen d'environ 0,1 mm de diamètre ! Cet allongement correspond à une activité mitochondriale intense, coordonnée par le noyau végétatif qui s'est déplacé vers l'extrémité du tube pollinique. Il en est de même du noyau de la cellule générative qui rapidement se divise pour donner deux gamètes (fig. 6.21). Pour avoir une telle

croissance, le tube pollinique utilise à son profit les constituants carbonés et azotés des cellules du pistil.



e) La double fécondation

Quand le tube pollinique atteint la cavité ovarienne, il se dirige vers les ovules et arrive au micropyle et traverse une faible épaisseur de nucelle. À ce stade, le noyau végétatif, alors, dégénère tandis que les deux gamètes mâles sont déversés par **siphonogamie** dans le sac embryonnaire. L'un des gamètes s'accole à l'oosphère¹, pénètre et s'y unit ce qui donne un œuf ou zygote diploïde qui entre immédiatement en division, commençant ainsi l'édification de l'embryon. L'autre gamète mâle s'unit aux deux noyaux polaires pour donner un zygote accessoire triploïde qui lui aussi se divise

1. La double fécondation a été découverte à la fin du XIX^e siècle indépendamment par le Russe Serge Nawashin (1898) et le Français Léon Guignard (1899).

rapidement et donne un tissu sans organisation : l'**albumen**, qui se charge de réserves dont l'embryon se nourrira ultérieurement. Parfois cet albumen se développe peu : cas des graines à périspermes, ou régresse ultérieurement : cas des graines exalbuminées (cf. 2.1.6).

La durée comprise entre la pollinisation et la fécondation est très variable : de quelques heures chez le haricot, elle peut atteindre 20 heures chez le maïs et dépasser un mois chez le bouleau, deux mois chez le chêne et même quatre mois chez le noisetier ; en effet chez ces dernières espèces, la maturité des ovules ne se fait que tardivement et après celle du pollen.

L'embryon parasite

La grande originalité de la fécondation des Angiospermes est d'être double, on peut dire que les deux fusions nucléaires simultanées entraînent l'apparition de deux individus « faux-jumeaux », l'un diploïde (l'embryon), l'autre triploïde (l'albumen, tissu inorganisé à vocation nourricière). Comme le signale Aline Raynal-Roques dans son livre *La Botanique redécouverte* (Belin/INRA éditeurs, 1994) « les Angiospermes commencent donc leur vie au stade embryonnaire, en tant que parasite d'un être étrange, triploïde, issu par voie sexuelle des mêmes parents. Ce fonctionnement curieux assure la nutrition de la nouvelle génération au stade où elle est particulièrement vulnérable et incapable de se nourrir par ses propres moyens ».

f) La formation de l'embryon

L'embryon est un individu génétiquement nouveau. En se développant, il donnera une plante adulte qui s'édifie à partir de l'œuf. Cet œuf présente souvent une symétrie axiale et une polarité très nette avec un pôle apical, caractérisé par un cytoplasme très dense où se situe l'essentiel des potentialités organogènes et un pôle basal, au cytoplasme vacuolisé qui prendra part au développement de l'embryon pour la mise en place des cellules de la racine.

Chez la plupart des Dicotylédones, l'embryon se développe selon un schéma simple, par une série de divisions cellulaires qui s'effectuent dans un ordre et des directions immuables. Ainsi chez *Erophila verna* L. (*Brassicaceae*), (fig. 6.22) la première division qui suit immédiatement la fécondation engendre deux cellules superposées : la cellule apicale (ca) qui est à l'origine de l'embryon et d'une cellule basale (cb) qui produira essentiellement le suspenseur auquel l'embryon est appendu¹ dans la graine ①. Le devenir de ces deux premières cellules est déjà déterminé.

La cellule apicale (ca) se divise ensuite : une cloison verticale sépare deux cellules juxtaposées. Puis c'est au tour de (cb) de subir une partition transversale en deux cellules superposées. On aboutit une tétrade de quatre **blastomères**, dite en T, ① c. Les deux éléments de cette tétrade se divisent ensuite de telle façon que les quatre cellules obtenues soient séparées par deux plans pariétaux verticaux orthogonaux : c'est la formation des quadrants ② a. Des mitoses équatoriales permettent l'identification des octants ② b.

1. Appendre = suspendre quelque chose, l'attacher, la pendre.

Par de nouvelles divisions établissant des cloisonnements longitudinaux, transversaux et anticlinaux, on aboutit à la formation des étages (l) et (l') ③. Les étages de l'étage supérieur (l) seront à l'origine des cotylédons, et les cellules de l'étage inférieur (l') donneront naissance à l'hypocotyle ④, ⑤ et ⑥.

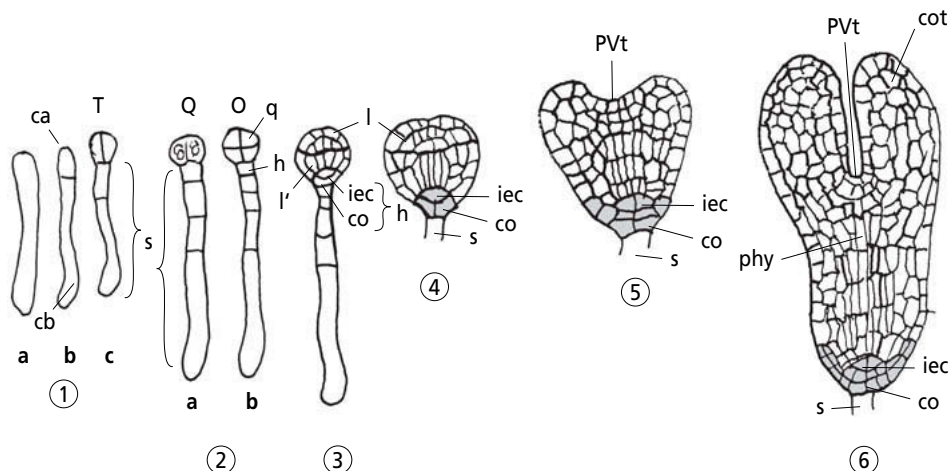


Figure 6.22 - Les premiers stades de développement de l'embryon chez *Erophila verna* (Brassicaceae).

ca : cellule apicale du proembryon bicellulaire, cb : cellule basale du proembryon bicellulaire, q : quadrants, l : cellules filles supérieures de ca, l' : cellules filles inférieures de ca, h : hypophyse, iec : initiales de la racine, co : coiffe, PVt : point végétatif, phy : région hypocotylaire, cot : cotylédons, s : suspenseur, m : cellule moyenne de la tétrade. T : stade tétrade, Q : stade quadrants, O : stade octants. Document Dr. J. Paré (UPJV). Explications dans le texte.

Pendant ce temps, la cellule basale subit aussi des divisions cellulaires, mais beaucoup moins nombreuses, aboutissant à de grandes cellules superposées très vacuolisées qui composent le suspenseur(s) ② ③. Seule la cellule supérieure du suspenseur (h) ou hypophyse ② b participera à l'édification de l'embryon [③ à ⑥] en étant à l'origine de la cellule mère des initiales de la racine (iec) et de l'initium de la coiffe (co). Des cloisonnements successifs de cette zone aboutiront à la mise en place de la région racinaire de l'embryon ⑥.

Remarque

La description présentée comme exemple correspond à un type de développement embryonnaire. Il en existe d'autres, basées sur les différentes proportions que prennent dans l'édification de l'embryon, les cellules issues de la cellule apicale (ca) et/ou de la cellule basale (cb).

L'embryon chez les Dicotylédones comprend donc typiquement (cf. fig. 2.21 et 2.22) :

- Une **radicule** à l'origine des racines avec à sa base un apex. Elle est orientée vers le micropyle, par lequel la racine sortira de la graine au moment de la germination.

- Une **tigelle** appelée aussi **hypocotyle**. Elle est située entre la radicule et l'insertion des cotylédons et donnera ultérieurement la tige principale. Elle porte à son extrémité supérieure les deux cotylédons.
- Les **cotylédons**. Ce sont les premières feuilles différenciées de l'embryon, mais elles ont une forme et une fonction très différentes des feuilles de la plante adulte. Les cotylédons participent à la nourriture de l'embryon en servant d'intermédiaires entre celui-ci et les réserves de la graine (qu'elles soient dans le péricarpe, l'albumen ou les cotylédons eux-mêmes), donc quand la graine est hétérotrophe. Ils peuvent aussi verdirent et initier la photosynthèse, marquant le début de l'autotrophie de la plante.
- Une **gemma** située sur l'hypocotyle entre les deux cotylédons. Elle correspond au bourgeon apical de la tige principale.

L'embryon des Monocotylédones a une organisation différente de celle décrite ci-dessus. Chez le blé, l'albumen dont les cellules sont bourrées d'amidon constitue l'essentiel de la graine¹ et l'embryon n'en occupe qu'une petite partie. L'ébauche du cotylédon forme un arc de cercle à la périphérie de l'embryon qui se retrouve en position latérale (fig. 6.23).

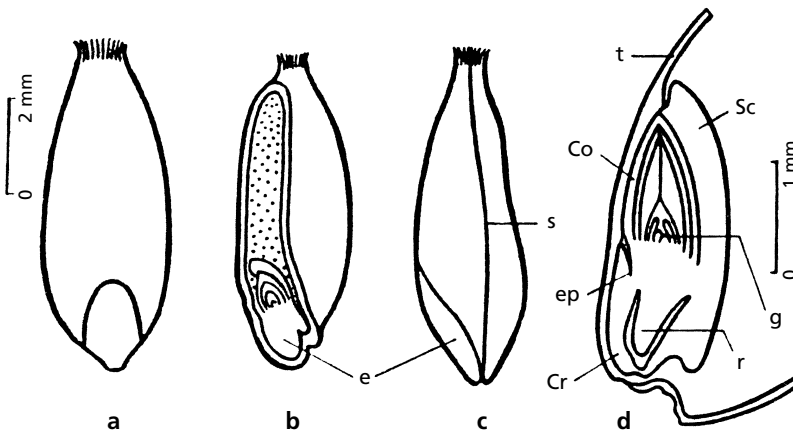


Figure 6.23 - L'embryon dans le caryopse de blé (*Triticum* L., *Poaceae*).

Vu de dos **a**, en coupe longitudinale **b**, en vue presque ventrale **c**, montrant le positionnement de l'embryon (**e**), et détail de l'embryon **d** : t, enveloppe du caryopse ; Co, coléoptile ; Cr, coléorhize ; g, gemme ; r, radicule ; Sc, scutellum ; ep, épiblaste. (D'après Guinocet, modifié.)

Chez le trèfle rampant, trois à quatre semaines sont nécessaires entre la fécondation et la formation de la graine. Elle est en forme de cœur et de couleur jaune à brune et mesure environ 1,5 mm de long sur près d'un mm de large avec un poids moyen de 0,5-0,6 g. Ce niveau de différenciation atteint, l'embryon cesse de croître. Il devient

1. Rappelons que chez les *Poaceae* (blé, avoine, maïs, dactyle, fétuque...), les téguments du fruit sec indéhiscent sont collés à l'albumen et ne s'en séparent pas. On parle alors de caryopse (cf. 2.1.7).

latent, terme nullement scientifique qui pourtant sous-entend que l'embryon est désormais apte à se développer lorsqu'il sera dans des conditions favorables de germination. En attendant, il est en vie ralentie.

À propos de la graine

Cette vie ralentie intervient à la fin de la phase de développement de la graine et correspond généralement, dans nos régions, à des périodes climatiquement plus sèches. Il peut arriver, si les conditions climatiques sont très humides durant cette formation de la graine que l'embryon n'entre pas en vie ralentie et continu son développement en consommant ses réserves. Les agriculteurs connaissent malheureusement bien ce fait ; si lors des moissons, les pluies sont importantes et surtout persistantes, « le blé germe dans l'épi » lui faisant perdre son pouvoir germinatif pour l'année suivante et diminuant les qualités boulangères du grain récolté. Cette entrée en vie ralentie est incontestablement un facteur de survie de l'espèce.

L'édification de l'embryon, se déroule selon un processus constant chez toutes les espèces d'un genre et même d'une famille. Ceci a permis à plusieurs botanistes (Souègue, 1950, Lebègue, 1960) de proposer une classification embryogénique, basée sur l'orientation des premières divisions cellulaires et les devenir de la cellule basale.

Les règles qui préludent à l'organisation de la plantule ont été récemment comprises grâce à l'étude de mutants, particulièrement d'*Arabidopsis thaliana*. Les étapes successives de l'embryogenèse sont contrôlées par des gènes agissant en succession et dirigeant peu à peu le devenir des divers territoires embryonnaires. Ainsi deux gènes (mis en évidence par les mutations *gnom* et *monopteros*) assureraient en tout premier lieu la polarité apico-basale puis juste après la mise en place d'un plan général d'organisation. Au total, plus de 40 gènes sont impliqués dans les processus qui conduisent du zygote à l'embryon achevé.

En même temps que se forme la graine, les parois de l'ovaire se développent pour donner chez le trèfle une gousse. Ce développement répond à une importante production de substances de croissance et particulièrement d'auxine par l'ovaire dès la fécondation (cf. 9.3.1). Le fruit est donc une conséquence de la fécondation et du développement de l'embryon. Chez d'autres Angiospermes, c'est le conceptacle qui s'hypertrophie, comme chez la pomme. On est en présence de pseudo-fruits comme ceci a été signalé dans le chapitre 2.

Le cycle des Angiospermes est donc constitué de deux générations successives différentes. Il est haplo-diphasique, digénétique à dominante sporophytique.

Comme chez les Gymnospermes, on retrouve :

1. L'ovule comme organe de reproduction femelle.
2. Le gamétophyte femelle, issu d'une seule cellule de la méiose, qui est parasite du sporophyte.
3. Les grains de pollen constituent le prothalle, ou gamétophyte mâle. Les gamètes mâles ne plus ciliés.
4. La fécondation s'affranchit du milieu hydrique pour se réaliser. C'est une siphonogamie.
5. Les téguments de l'ovule, après fécondation, se durcissent protégeant ainsi la plantule.

6. La plantule se déshydrate et entre en vie ralentie en attendant des conditions favorables de germination.
7. C'est une graine qui est disséminée.

Cependant les Angiospermes apportent :

1. Une réduction toujours plus grande des gamétophytes réduits à trois cellules chez le grain de pollen et à huit cellules dans le sac embryonnaire octonucléé. On peut trouver des sacs seulement tétranucléé, comme chez l'onagre.
2. Une double fécondation avec la formation du vrai zygote diploïde et du zygote accessoire qui en se développant donnera un tissu particulier, l'albumen. Ce dernier aura un rôle de tissu de réserve.
3. Une nouvelle protection de l'ovule qui est enfermée dans le carpelle.

Les chromosomes sexuels sont rares chez les plantes

Alors que l'évolution semble avoir sélectionné la séparation des sexes dans le monde animal, la plupart des plantes supérieures sont hermaphrodites. Seulement 4 % des Cormophytes ont des sexes séparés et développent des fleurs unisexuées. Parmi ce type de plantes (les plantes dioïques) très rares sont celles qui possèdent des chromosomes sexuels dont l'action est semblable à ceux des mammifères soit XX pour les individus mâles et XY pour les femelles. C'est le cas chez le compagnon blanc (*Silene latifolia*, Poir. *Caryophyllaceae*) où le chromosome X provoque l'arrêt du développement des organes femelles et l'activation du développement des organes mâles tandis qu'en son absence, les organes femelles se développent normalement et le développement des organes mâles reste bloqué.

6.5 L'APOMIXIE OU REPRODUCTION ASE XuÉE

Au cours de la reproduction sexuée, méiose et fusion des gamètes alternent régulièrement mais il peut arriver qu'un ou l'autre de ces événements ne se produise pas. On parle alors d'**apomixie** (du grec *apo*, privatif, et *mixis* = union). Il n'y a donc ni méiose, ni gamète et le patrimoine génétique est rigoureusement identique à celui du parent. Tous les descendants forment un **clone**. Thallophytes et Cormophytes pratiquent l'apomixie. Elle est exceptionnelle chez les Gymnospermes, rare chez les Ptéridophytes, mais fréquente chez les Thallophytes et les Angiospermes.

Chez les Angiospermes, l'apomixie peut être une **multiplication végétative** par bulbes, **bulbilles**, rhizomes, stolons... ou une **agamospermie** avec la formation de graines dont l'embryon est identique au parent femelle. Cet embryon peut provenir du développement d'une cellule du nucelle ou des téguments ovulaires (on parle alors d'**embryon adventif**) ou du sac embryonnaire. C'est alors de l'**apomixie gamétophytique**.

6.5.1 La multiplication végétative

La multiplication végétative n'est considérée comme un cas d'apomixie que si les processus sexuels normaux sont suspendus ou inexistant. C'est le cas du pâturin vivipare chez qui les fleurs sont remplacées par des bulbilles. Dans tous les cas, il

n'y a jamais formation de graines ce qui exclut de considérer la multiplication végétative des palmiers dattiers, des oliviers, des artichauts ou des géraniums comme de l'apomixie puisque la reproduction sexuée y est fonctionnelle. Trois grands types de multiplication végétative existent : la fragmentation de l'organisme, l'isolement de cellules spécialisées, la formation d'organes spécialisés.

a) La fragmentation de l'organisme

Même si, tout naturellement, c'est à ce mode de multiplication que chacun pense quand on aborde cette question (qui n'a jamais réalisé de boutures de géranium ?), force est de constater que la fragmentation ne se produit que rarement en conditions naturelles. Chez les Thallophytes, le mycélium des champignons se fragmente quand les hyphes centraux vieillissent. Il en est de même chez les algues comme les sargasses (algues brunes), où des fragments de la plante mère, séparés par l'oscillation de la mer, peuvent reconstituer un individu entier. C'est aussi le cas des lichens qui se brisent lors d'une forte sécheresse ; chaque fragment est alors capable de redonner un individu complet. Chez les Cormophytes, ce sont essentiellement les rhizomes, surtout quand ils sont ramifiés comme celui de l'iris, du muguet ou de la fougère Aigle, qui assurent la multiplication végétative par fragmentation. En effet, il n'est pas rare que le rhizome parental dégénère isolant des rhizomes secondaires.

Biodiversité et apomixie

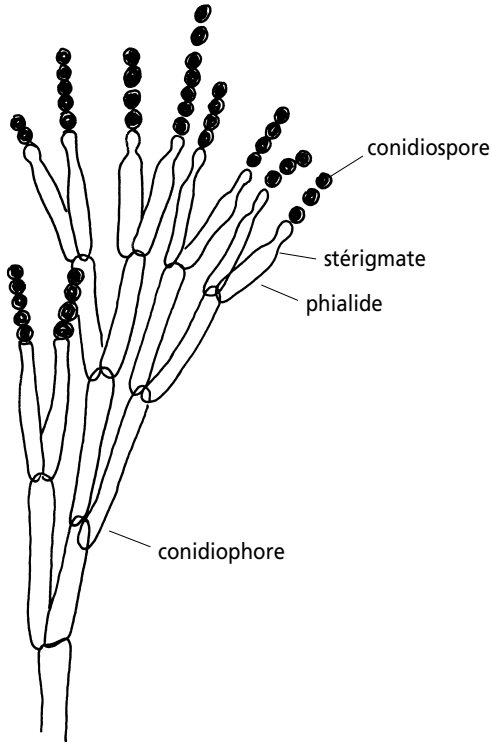
Un exemple de multiplication végétative naturelle par fragmentation, donc d'apomixie, est celui de l'élodée, *Elodea canadensis*¹ (L.) Michx, *Hydrocharitaceae*, qui est en Europe, une plante unisexuée originaire d'Amérique du Nord. Elle a été introduite involontairement au XVIII^e siècle en Europe lors d'activités commerciales transatlantiques. Depuis cette date elle colonise, par fragmentation, les cours d'eau d'Europe, bien que seul le sexe mâle ait été introduit.

b) L'isolement de cellules spécialisées

C'est un mode de multiplication végétative n'appartenant qu'aux Thallophytes. Les organismes produisent des spores asexuées qui peuvent être de deux sortes : les spores endogènes et les spores exogènes.

Les spores endogènes se forment soit à l'intérieur d'une cellule du thalle, soit dans des sporocystes. Le plus souvent, il y a formation d'une **zoospore** flagellée qui aura besoin d'eau pour se déplacer. Les spores exogènes sont très fréquentes chez les Champignons. Ainsi, chez les pénicilliums, la multiplication végétative est très intense et s'effectue dans des zones spécialisées du thalle où les filaments dressés et ramifiés, les **conidiophores** sont groupés en masse. À l'extrémité de chacun d'eux une cellule spécialisée, la **phialide**, émet des conidiospores par bourgeonnements successifs (fig. 6.24).

1. Pour plusieurs auteurs, l'Élodée doit s'écrire en latin *Helodea* (Gorenflot, Heller...) alors que pour d'autres le nom latin ne prend pas de h (Guinochet, Raynal-Roques...).



**Figure 6.24 – Schéma
d'un conidiophore de *Pénicillium***

Les conidiophores se dressent verticalement sur le mycélium. Chacun est formé d'une file de cellules ramifiées. Chaque extrémité se termine par une cellule spécialisée, la phialide, possédant un appendice effilé, le stérigmate, d'où s'échappent les conidiospores (appelées improprement conidies). Ces spores sont des sporocystes qui contiennent à maturité 5 à 8 zoospores.

c) La formation d'organes spécialisés

De nombreux types d'organes spécialisés existent, surtout chez les Cormophytes. Il s'agit des bulbes, bulbilles et tubercules, stolons, rhizomes, déjà décrits dans le chapitre 2 (pages 15 à 17). Les propagules chez les Bryophytes complètent cette liste. Dans tous les cas, il s'agit d'ensembles pluricellulaires individualisés qui se séparent de la plante mère et qui permettent la régénération de nouveaux individus quand ils se trouvent dans des milieux favorables à leur développement.

6.5.2 L'agamospermie

Lors de l'agamospermie, des embryons et des graines se forment, sans pour autant qu'interviennent des phénomènes sexuels. L'embryon est donc génétiquement identique à l'individu qui l'a produit.

a) Les embryons adventifs

Ils se développent directement à partir des cellules diploïdes du nucelle et des téguments de l'ovule sans qu'apparaisse le sac embryonnaire. On obtient une

polyembryonie¹ des graines comme chez les citrons (*Citrus trifoliata* L., *Rutaceae*).

b) L'apomixie gamétophytique

Le sac embryonnaire se met en place mais avec une méiose perturbée, non réductionnelle. Un embryon peut se développer à partir d'une des cellules du sac comme le lis martagon (*Lilium martagon* L. *Liliaceae*).

Toutes ces modalités de l'apomixie présentent en commun plusieurs points originaux :

1. Elles ne sont possibles que parce que les cellules végétales ont des propriétés de dédifférenciation, d'abord, de différenciation, ensuite, de multiplication, enfin, originales.
2. Elles permettent l'obtention de clones, génétiquement identiques.

L'homme utilise ces propriétés en agriculture, en de nombreuses occasions.

6.6 LA DISSÉMINATION DES GRAINES

Au cours des différents paragraphes de ce chapitre nous avons vu que les Bryophytes se propagent par des méiospores haploïdes entraînées par le vent et l'eau qui en germant donneront des protonémas gamétophytiques. Il en est de même pour les Ptéridophytes : si les conditions du milieu sont favorables une méiospore haploïde sera à l'origine d'un prothalle gamétophytique puis d'un sporophyte. La propagation des Spermaphytes est différente. Elle est réalisée lors de la reproduction sexuée par des sporophytes embryonnaires enfermés dans des graines. Mais lors de la multiplication végétative, se sont aussi les bulbes, bulbilles, tubercules et autres rhizomes qui assurent la propagation des espèces. Ainsi ce n'est pas toujours la graine qui intervient. Dans le langage courant on parle alors de **semence**. Les botanistes préfèrent utiliser le terme de **diaspore**, qui correspond à toutes les parties d'une plante pouvant être disséminées que ce soit une graine, un fruit, une inflorescence, un tubercule, un bulbe... ou même la plante entière comme chez la Rose de Jéricho *Selaginella lepidophylla* Spring, *Selaginellaceae* qui est une plante désertique arrachée et roulée par le vent du désert.

Les agents de dissémination des diaspores sont nombreux. En premier lieu interviennent la pesanteur et les conditions climatiques. On parle d'**anémochorie**, elle est favorisée par la légèreté des graines (Orchidées), par la présence d'ailes aux graines (graine ailée de pin, samare du frêne), de poils (laurier-rose, épilobe) ou d'aigrettes (benoîtes, clématites). Mais les animaux, essentiellement les mammifères (par accrochage à la fourrure : bardane) et les oiseaux (par ingestion : gui) sont aussi de puissants

1. La polyembryonie n'est pas liée uniquement à l'agamospermie, mais peut exister lors de la reproduction sexuée. Souvent dans ce dernier cas un embryon est zygotique, l'autre ou les autres sont nucellaires comme chez le manguier (*Mangifera indica* L. *Anacardiaceae*) ou chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*).

facteurs de dissémination des graines, il s'agit alors de **zoochorie**. Enfin, il ne faut pas oublier le rôle de l'homme qui assure volontairement ou involontairement la dissémination de nombreuses espèces (élodée, prunier, pommes de terre...).

Résumé

La reproduction chez les végétaux prend de nombreuses formes qu'il est possible de regrouper en reproduction sexuée et asexuée.

La reproduction sexuée est caractérisée par une alternance de générations : la phase haploïde et la phase diploïde. On passe de l'une à l'autre soit par la méiose soit par la fécondation. Les Thallophytes présentent toutes les possibilités de cycles : phase gamétophytique ou sporophytique dominante. Chez les Cormophytes, si l'on excepte les Bryophytes (les mousses), on assiste à une réduction de la phase gamétophytique. Libre chez les fougères, elle se réduit (prothalle chez les fougères, sac embryonnaire chez les Angiospermes) en devenant parasite du gamétophyte. En même temps la protection de l'oosphère augmente. De même, les modes de fécondations changent. Chez les fougères l'anthérozoïde, flagellé, a besoin d'eau pour rejoindre l'oosphère. Chez les Angiospermes il est directement déversé par siphonogamie dans le sac embryonnaire. Chez ces dernières espèces, se produit une double fécondation. L'œuf diploïde donnera le nouvel embryon, l'autre triploïde formera des substances de réserves nécessaires lors de la germination. Ces modifications dans les types de reproductions peuvent être juxtaposées au déroulement probable de l'évolution des végétaux au cours du temps et tout particulièrement lors du passage de la vie aquatique à la vie terrestre.

La reproduction asexuée des plantes est possible soit par production ou fragmentation d'organes (bulbes, tubercules, rhizomes...) soit par apomixie, soit par production de spores comme chez les Thallophytes.

7

LA NUTRITION DE LA PLANTE

Dans le chapitre 3 « Comment s'appelle cette plante ? Quelle est sa parenté ? », nous avons vu qu'autotrophie et hétérotrophie étaient des critères utilisés dans la classification. Les plantes sont **autotrophes** car elles sont capables de fabriquer leurs composés organiques à partir d'éléments simples : gaz carbonique de l'air, eau et sels minéraux prélevés dans l'eau du sol. À l'inverse, les champignons sont **hétérotrophes** puisqu'ils doivent prélever dans le milieu des molécules organiques pour se développer. Dans ce chapitre, trois éléments fondamentaux de la nutrition des plantes seront étudiés. D'abord l'eau qui est très fortement absorbée par les végétaux. Pourtant, elle n'entre que pour une très faible part dans le métabolisme. Puis les sels minéraux qui sont prélevés dans le sol avant d'être véhiculés jusque dans les parenchymes où ils entrent dans le métabolisme. Enfin la photosynthèse qui permet la synthèse de glucides, mais aussi la production de molécules riches en énergie dont le métabolisme a besoin.

7.1 LA NUTRITION HYDRIQUE

Parler de nutrition hydrique chez les végétaux est quelque chose de commun. Chacun sait que pour se développer une plante a besoin d'eau et quand celle-ci vient à manquer les conséquences peuvent être graves. C'est certainement la notion de physiologie végétale la plus ancienne qui ait été étudiée. D'après ce que rapporte Caton l'Ancien (234-149 av. J.-C.), après la victoire de Rome sur Carthage, il y a tout lieu de penser que le premier agronome connu, le Carthaginois Magon, vivant au II^e siècle av. J.-C., développait déjà, dans son traité d'agronomie, des besoins en eau des cultures et des techniques d'irrigation utilisées dans les jardins de l'opulente capitale punique. Cette notion de nutrition hydrique recouvre plusieurs aspects comprenant le sol, les plantes et l'atmosphère.

7.1.1 Les réservoirs d'eau

a) L'eau dans le sol

Provenant des pluies naturelles ou artificielles (irrigations), une partie de l'eau ruisselle sur le sol avant que le complément ne s'infiltre. Là, elle va occuper les espaces entre

les différents constituants **édaphiques** (sables, argiles, limons, matières organiques) (fig. 7.1). Cette eau va subir un ensemble de forces plus ou moins grandes. Il s'agit :

- de la gravité ;
- des **forces osmotiques** (dues aux attractions exercées sur l'eau par les ions de la solution du sol) ;
- des **forces d'imbibition** (attractions électrostatiques exercées entre les charges – des colloïdes du sol et les charges + de l'eau) ;
- des **forces de capillarité** (tension superficielle qui retient l'eau dans les interstices fins).

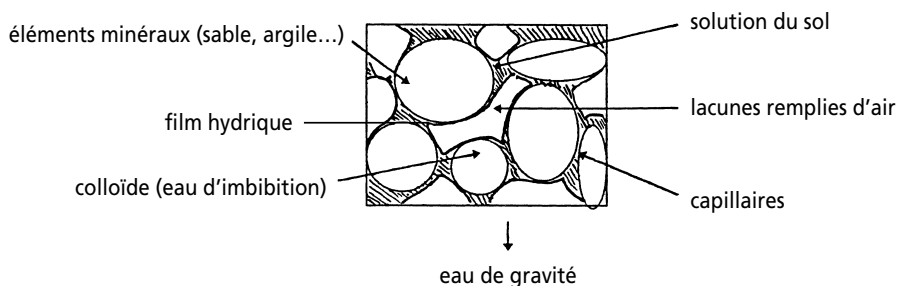


Figure 7.1 - L'eau dans le sol.

Ces trois dernières sont généralement regroupées sous le vocable de forces de rétention. Lorsque le sol est saturé d'eau, celle-ci va subir l'action de la gravité et des forces de rétention du sol. Tant que la première est plus forte que la résultante des autres, l'eau ne reste pas dans le sol. Elle s'infiltre en profondeur. À l'équilibre les forces de rétention sont égales à la force de gravité. La quantité d'eau retenue dans le sol est maximale. Cet équilibre détermine la **capacité de rétention maximale**. Le sol va progressivement s'assécher par évaporation et prélèvement d'eau par les plantes. Les forces de rétention exercées par le sol augmentent, ainsi que les forces de succion développées par le végétal pour absorber l'eau du sol. Mais elles ont une limite qui correspond environ à 160 Jg^{-1} ($10 \text{ Jg}^{-1} = 1 \text{ bar}$). Ne pouvant plus prélever d'eau dans le sol les plantes fanent. Ce moment s'appelle le **point de fanaison**¹. L'eau restant dans le sol ne peut plus être absorbée par les plantes. Entre ces deux caractéristiques hydriques des sols, l'eau est disponible pour les plantes, elle constitue la « réserve en eau utilisable » (**RU**) bien connue des agriculteurs (tabl. 7.1).

Ces chiffres paraissent importants. Ils doivent cependant être relativisés, en effet, une culture de maïs consomme facilement 30 m^3 d'eau par hectare et par jour en été.

1. L'expression « point de fanaison » est un néologisme, utilisé dans le vocabulaire agricole, mais défini par A. Raynal-Roques dans son ouvrage, *La Botanique redécouverte*, Belin/Inra éditeurs, 1994.

Tableau 7.1 – Quantité d'eau disponible par hectare pour les plantes, dans trois types de sols sur une tranche de sol de 40 cm.

	Humidité du sol à la capacité de rétention maximale	Humidité du sol au point de flétrissement	Eau disponible sur une profondeur de 40 cm
Sol sableux	10 %	4 %	400 m ³
Sol limoneux	20 %	7 %	700 m ³
Sol argileux	30 %	16 %	1 600 m ³

(Les expressions de l'humidité à la capacité de rétention maximale et au point de flétrissement sont données par le pourcentage de la masse d'eau dans le sol rapportée à la masse de matière sèche de sol).

b) L'eau dans le végétal

L'eau est un constituant de la matière vivante. Elle s'y trouve naturellement à l'état liquide, mais aussi sous forme de vapeur d'eau dans les méats et les chambres sous-stomatiques des feuilles.

• Sa détermination et son expression

On détermine l'eau dans un végétal le plus souvent par séchage, soit à l'air libre, soit en étuve à 55-60 °C. La quantité est exprimée en % par rapport à la masse de matière fraîche ou par rapport à la masse de matière sèche. La première expression est commode et donne des chiffres entre 5 et 95 %, mais elle est peu sensible, le poids de l'eau étant à la fois au numérateur et au dénominateur. La seconde méthode de calcul (par rapport à la masse de matière sèche) est beaucoup plus rigoureuse mais présente l'inconvénient de donner des chiffres très élevés (tabl. 7.2).

Tableau 7.2 – Quelques valeurs moyennes de la teneur en eau des végétaux (exprimées par rapport aux masses de matière fraîche ou sèche).

Matériel étudié	Teneur en eau en % des masses :	
	de matière fraîche	de matière sèche
Feuilles de blé	77	335
Caryopse de blé	12	14
Tubercule de pomme de terre	70	400
Bois de pin	55	122

• Les formes d'eau dans la plante

Présente dans tous les systèmes biologiques, elle est, essentiellement, à l'état liquide et s'y trouve sous trois formes différentes.

- **L'eau de constitution.** Elle fait partie intégrante de nombreuses molécules organiques et représente 3 à 4 % de la masse d'eau totale contenue dans le végétal.

- **L'eau d'imbibition.** Elle imprègne les colloïdes hydrophiles. Elle constitue 20 % de l'eau totale.
- **L'eau libre.** Elle circule dans les parois pecto-cellulosiques, les méats intercellulaires, les vacuoles et les vaisseaux. C'est cette eau qui est quantitativement importante mais aussi la plus facile à déplacer.
- *Importance des solutés vacuolaires : notion de potentiel hydrique*

L'eau dans les vacuoles forme une solution de sels minéraux et de métabolites déterminant une pression osmotique (π_o) qui attire de l'eau de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule, les membranes pouvant être considérées comme semi-perméables. Cependant les parois et membranes s'opposent à l'expansion du contenu cellulaire en exerçant une pression membranaire (π_m) opposée. Au fur et à mesure que l'eau pénètre la valeur osmotique décroît (par dilution de la solution) et la pression membranaire croît, si bien qu'à la fin, il y a égalité entre les deux pressions ($\pi_o = \pi_m$) et l'eau ne pénètre plus. Cette différence entre deux pressions opposées était appelée « force de succion » ou « déficit de pression de diffusion (DPD) ». Elle exprimait la tendance nette de l'eau à pénétrer ou à sortir de la cellule.

Actuellement, on parle de **potentiel hydrique** qui est défini comme une grandeur thermodynamique permettant de prévoir les mouvements de l'eau. Le potentiel chimique de l'eau pure est par définition égal à zéro. Si d'autres molécules ou ions sont dissous dans l'eau, le potentiel hydrique baisse, c'est-à-dire qu'il prend une valeur plus ou moins négative en fonction de la concentration des solutés. Dans les systèmes sol/plante ; plante/plante ou plante/atmosphère l'eau a toujours tendance à diffuser du compartiment où le potentiel hydrique est le moins négatif vers le compartiment où le potentiel hydrique est le plus négatif. L'eau va donc vers les potentiels les plus bas. Quand deux cellules sont contiguës, les échanges d'eau entre elles dépendent de leur gradient de potentiel hydrique ($\Delta\P$) : celle qui a le potentiel hydrique le plus négatif empruntera de l'eau à sa voisine.

● *Les rôles de l'eau*

Ils sont particulièrement nombreux et variés.

- L'eau contribue au maintien de la structure de la cellule et en particulier de la structure colloïdale du cytoplasme.
- Elle est le siège des réactions métaboliques.
- Elle intervient dans des réactions métaboliques comme l'hydrolyse ou la photosynthèse, elle est donc en ce sens un aliment pour le végétal.
- Elle permet la turgescence des cellules et par là même des tissus et des organes.
- Elle véhicule les nutriments minéraux et les produits du métabolisme.
- Par son rejet dans l'atmosphère sous forme de vapeur, elle emprunte à la plante sa chaleur latente de vaporisation. Elle permet à celle-ci de supporter les rayonnements solaires et les divers échauffements climatiques.
- Elle permet le déplacement des anthérozoïdes chez les Thallophytes, les Ptéridophytes, les Bryophytes et les Préspermaphytes.

c) L'eau dans l'atmosphère

L'atmosphère contient de l'eau, essentiellement, sous forme de vapeur. La quantité maximale, appelée teneur en vapeur d'eau saturante, qu'elle peut contenir par unité de volume varie en fonction de la température de façon exponentielle :

à 0 °C : $4,75 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-3}$

à 10 °C : $9,4 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-3}$

à 20 °C : $17,4 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-3}$

La vapeur d'eau atmosphérique est exprimée généralement, non en masse par unité de volume d'air, mais par la pression partielle qu'elle exerce, soit en millibars (mb), soit en mm de mercure. Ainsi, les quantités présentées ci-dessus correspondent à des pressions de vapeur saturantes respectivement de 4,6, 9,2, et 17,5 mm de mercure. La différence entre la pression de vapeur d'eau dans l'air à un moment donné et la pression saturante à la même température est appelée le **déficit de pression** de saturation de vapeur d'eau. Toutes ces caractéristiques qui ne sont pas d'un usage très courant servent à définir l'**humidité relative**, notion beaucoup plus usitée que les précédentes et qui est le rapport (exprimé en %) de la teneur en eau de l'air existante à la teneur en eau saturante à la même température. Le végétal va se comporter, devant un déficit de pression de saturation de vapeur de l'air comme une surface évaporante et des transferts d'eau végétal-air vont se produire. Ils seront fonction du déficit, mais aussi des propriétés physiques et anatomiques des surfaces végétales.

7.1.2 Les mouvements de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère

La plante absorbe de l'eau dans le sol. Cette eau va migrer des racines vers les feuilles. Là, elle est rejetée presque totalement sous forme de vapeur par la **transpiration**, le reste sous forme liquide par la **guttation**. Ce courant d'eau est une condition essentielle de son activité au cours de la période végétative.

a) Localisation de l'absorption de l'eau

Chez les plantes terrestres, c'est dans la zone des **poils absorbants** que l'absorption est la plus intense

Les poils absorbants sont des excroissances cellulaires, contenant une grande vacuole, situées juste au dessus de la coiffe sur la racine. Ils mesurent facilement 1 mm de long et 0,01 mm de diamètre et multiplient donc la surface radiculaire par un facteur de 10 à 100. L'efficacité des poils absorbants pour l'absorption de l'eau est due au fait qu'ils augmentent la surface de contact entre l'eau de sol et la racine. Dans le parenchyme, on admet généralement que le cheminement de l'eau se fait dans les parois cellulaires (apoplasme) et de cellules à cellules dans le symplasme (ensemble des cytoplasmes en continuité par les plasmodesmes) par suite de l'existence d'un gradient de potentiels hydriques comme l'ont montré depuis 1929 Ursprung et Blum (fig. 7.2).

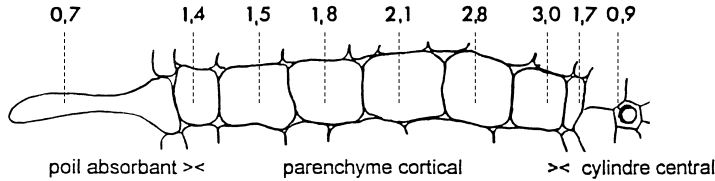


Figure 7.2 – Gradient de potentiels hydriques dans une racine de *Vicia faba* L.
Les données sont exprimées en bars.

À la vue de ces chiffres, on comprend que l'eau puisse progresser jusqu'à l'endoderme. Mais comment expliquer qu'elle continue à progresser au-delà jusqu'aux cellules du xylème interne où la force de succion est plus faible ? Il semblerait, qu'au contraire elles dussent céder de l'eau aux cellules voisines et non en recevoir. Pourtant à l'entrée des vaisseaux, l'eau est émise sous pression, comme on peut le voir en sectionnant une tige de tournesol à la base et en surmontant le moignon d'un manomètre. Cette pression, appelée **poussée radiculaire** dépasse facilement un bar. On a ainsi mesuré chez l'érable à sucre (*Acer saccharum* March., *Aceraceae*) : 1 bar, la vigne (*Vitis vinifera* L., *Vitaceae*) : 1,25 bar, le bouleau (*Betula* sp. L., *Betulaceae*) : 2 bars et le marronnier (*Aesculus hippocastanum* L., *Hippocastanaceae*) : 9 bars (données de Heller, 1993). La poussée radiculaire se remarque lors de travaux agricoles : la vigne « pleure » lors d'une taille tardive. Elle joue certainement un rôle important dans la montée de la sève et s'il n'y avait pas de frottement, elle pourrait théoriquement suffire à expliquer l'ascension de la sève dans les arbres les plus hauts (un bar = 10 mètres).

Cette poussée radiculaire n'existe que si la racine est vivante. Elle présente une périodicité journalière avec un maximum en fin de matinée, mais aussi saisonnière puisqu'elle permet l'alimentation des bourgeons floraux et des fleurs des arbres et arbustes qui fleurissent au printemps avant l'apparition des fleurs (l'arbre de Judée (*Cercis siliquastrum* L., *Cesalpiaceae*), le forsythia (*Forsythia* sp., *Oleaceae*)...). Toutefois son existence n'est pas constante. Certaines plantes comme les conifères n'ont pas cette poussée radiculaire. Le mécanisme de la poussée radiculaire est très mal connu. Il s'agit incontestablement d'un processus actif, lié au métabolisme.

La tendance actuelle serait de lier cette poussée radiculaire à la pénétration des ions minéraux dans la racine, la nuit. En effet, ceux-ci pénètrent de l'extérieur vers l'intérieur de la plante par la voie apoplasmique et symplasmique mais ils ne peuvent en ressortir : la barrière de l'endoderme étant pour les ions infranchissables vers le parenchyme cortical. Les ions qui s'accumulent dans le cylindre central diminuent le potentiel hydrique, qui étant plus bas que le potentiel hydrique du sol permet le transfert d'eau. L'augmentation de la pression de l'eau dans le cylindre central pousse alors l'eau et les ions vers les parties supérieures du végétal.

On a longtemps cru que la pénétration de l'eau dans les racines ne faisait appel qu'à la perméabilité des membranes biologiques. D'abord dans le monde animal en 1992 (en particulier sur la membrane plasmique des globules rouges), puis plus récemment dans le monde végétal (1997), la découverte, de l'existence de protéines qui facilitent

le transport de l'eau remet en question cette affirmation. Ces protéines sont des **aquaporines** ou « canaux à eau ». Elles appartiennent à la famille des protéines appelées MIP (*Major Intrinsic Protein*) constituées de six hélices transmembranaires et de deux boucles contenant les séquences d'acides aminés, asparagine-proline-alanine ; ces deux dernières boucles contribueraient à la formation d'un pore par lequel les molécules d'eau circuleraient (fig. 7.3).

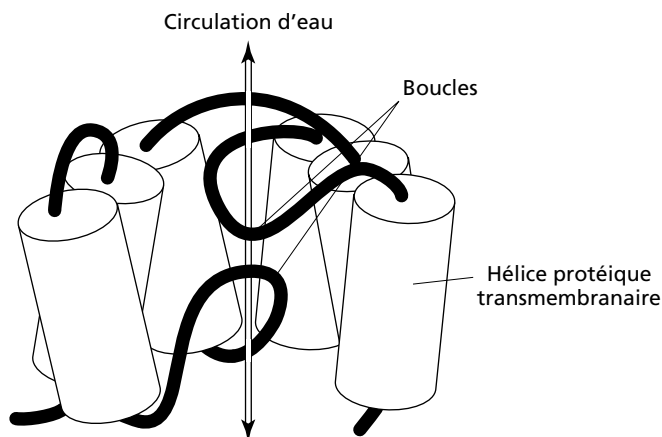


Figure 7.3 – Schéma d'une aquaporine.

Les aquaporines ont six hélices transmembranaires et deux boucles contenant des acides aminés. Ces boucles contribueraient à la formation d'un pore par lequel pourrait circuler l'eau. (D'après Touraine, simplifié.)

On connaît actuellement plus de 35 gènes codant la dizaine d'aquaporines connues par exemple chez *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Brassicaceae*, qu'elles soient localisées sur la membrane vacuolaire ou sur la membrane plasmique. Les aquaporines s'associent par quatre pour former un pore dans la membrane cellulaire qui a pour taille 2 nanomètres de long sur 0,3 de large. Chacune fonctionne comme un canal indépendant et grâce à l'étranglement en son centre permet aux molécules d'eau de passer, mais empêche les autres molécules plus grosses et plus petites de s'infiltrer. Si la taille des aquaporines permet de comprendre l'impossibilité pour une grosse molécule de passer par le canal central, il reste à comprendre pourquoi les aquaporines empêchent les protons (plus petits que l'eau) de traverser. Le mécanisme est maintenant connu. La largeur du canal de l'aquaporine fait que les molécules d'eau se présentent à l'entrée les unes derrière les autres et liées par des liaisons hydrogènes entre l'atome d'oxygène et un atome d'hydrogène. L'atome d'oxygène est en premier. Lorsqu'elles arrivent à mi-parcours, l'attraction des acides aminés des boucles protéiques internes les contraignent à se retourner et à rompre les liaisons hydrogènes qu'elles avaient entre elles. Cette rotation repousse vers l'extérieur, les protons qui ne franchissent pas le pore. Les molécules d'eau ressortent de l'aquaporine, avec cette fois, les atomes d'hydrogène en avant.

Si le passage de l'eau est le premier rôle dévolu aux aquaporines, l'impossibilité des protons de passer par ces pores est de la plus haute importance. En effet, les protons

sont nécessaires pour fournir à la cellule son énergie (*cf.* respiration végétale) et s'ils venaient à s'échapper la survie de la cellule serait compromise.

b) Le cheminement de l'eau dans la plante

L'eau absorbée dans les racines circule dans le parenchyme cortical puis passe l'endoderme avant de pénétrer dans le cylindre central et de se déverser dans les vaisseaux du xylème. On a l'habitude d'appeler **sève brute** la solution minérale venue du parenchyme cortical qui est véhiculée dans les vaisseaux. C'est une solution très diluée (0,1 à 2 g·L⁻¹ de sels minéraux, avec quelques composés organiques) également absorbés dans le sol. À ce transit horizontal succède une circulation ascendante appelée **conduction vasculaire**, dans des cellules mortes, dont les alignements constituent les vaisseaux (voir le chapitre sur les tissus). Cette circulation est mise en évidence par les expériences classiques de décortication annulaire qui empêchent le végétal d'avoir ses parties aériennes correctement approvisionnées en eau. La vitesse de transit est très variable. Elle peut atteindre les six mètres par heure, mais peut être très faible à l'obscurité ou inversement plus rapide lorsque l'atmosphère ambiante est très sèche. Fait suite, un nouveau cheminement horizontal dans les parenchymes de l'appareil aérien (feuilles, fleurs, fruits, etc.). Ces mouvements d'eau se terminent par la transpiration, qui est une vaporisation de l'eau dans les lacunes des tissus, puis dans l'atmosphère. Une faible part seulement de l'eau est utilisée par les cellules (métabolisme, croissance).

7.1.3 L'émission de l'eau : la transpiration

L'eau arrivée dans les parenchymes foliaires est rejetée dans l'atmosphère sous forme de vapeur d'eau, la transpiration. C'est un rejet d'eau du végétal sous forme de vapeur. Elle constitue la plus grande partie des sorties d'eau. Il a été établi, depuis plus d'un siècle, qu'il y a en fait deux transpirations : la **transpiration stomatique** et la **transpiration cuticulaire** (au travers de la pellicule cireuse recouvrant l'épiderme). La cuticule étant d'épaisseur variable selon les espèces, le rapport entre ces deux transpirations est très variable. Pour les plantes de nos régions la transpiration cuticulaire avoisine les 10 % de la transpiration stomatique, tandis que dans les pays chauds et secs elle peut descendre à quelques pour-cent (laurier : 2 %). C'est donc essentiellement la transpiration stomatique qui sera détaillée, étant bien entendu, que les phénomènes physiques et énergétiques qui interviennent dans la vaporisation de l'eau sont les mêmes pour les deux transpirations.

a) La mise en évidence de la transpiration

Très classiquement, depuis Hales en 1727, on met en évidence la transpiration en disposant une plante sous une cloche de verre et en remarquant que les parois se couvrent de vapeur d'eau, si elles sont plus froides que l'intérieur de la cloche.

b) Les stomates

La transpiration végétale se produit essentiellement par les feuilles, mais aussi par les jeunes tiges et les fleurs. Cette transpiration s'effectue surtout par les **stomates** qui

sont des dispositifs anatomiques originaux. Ils parsèment les épidermes des feuilles. Ils ont des structures variables (fig. 7.4) selon les espèces mais comprennent deux **cellules de garde** (anciennement appelées cellules stomatiques) accolées et **réniformes**, dont les bords plus ou moins concaves délimitent un pore : l'**ostiole**.

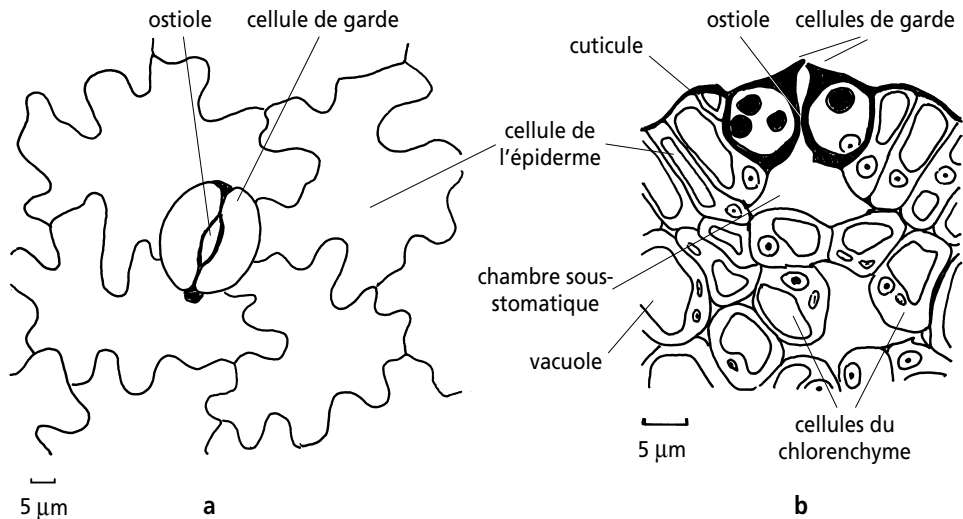


Figure 7.4 - Représentation schématique d'un stomate.
a, vue de dessus ; b, en coupe transversale.

Leurs dimensions moyennes oscillent autour d'une vingtaine de micronmètres dans la longueur et 10 à 15 µm de largeur. L'ostiole pouvant à lui seul avoir une fenêtre de 5 à 10 µm. Les stomates se trouvent donc au niveau de l'épiderme, leur densité est très variable selon les espèces ainsi que leur localisation, comme le montre le tableau 7.3.

Tableau 7.3 - Densité de stomates et quantité d'eau journalière rejetée par les stomates chez trois espèces d'angiospermes.

Espèce	Localisation	Densité au mm ²	Eau rejetée par jour et par feuille
Dahlia	Face supérieure	110	2 500 mg
	Face inférieure	150	3 000 mg
Tilleul	Face supérieure	0	2 500 mg
	Face inférieure	300	
Lierre	Face supérieure	0	1 000 mg
	Face inférieure	400	

Les stomates s'ouvrent et se ferment. Les épaisissements de la paroi pectocellulosique au niveau de l'ostiole suggèrent que l'ouverture est due à une déformation mécanique des cellules de garde sous l'effet de la pression vacuolaire. C'est effectivement ce qu'avait montré le physiologiste von Mohl dès 1856. Une entrée d'eau

dans les cellules de garde entraîne une ouverture de l'ostiole. À l'inverse un départ d'eau entraîne sa fermeture (fig. 7.5).

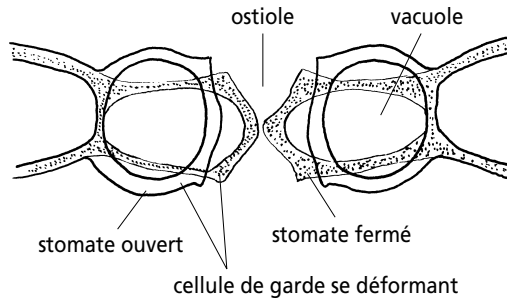


Figure 7.5 – Modifications dans la forme des stomates lors de leur ouverture ou de leur fermeture (en grisé).

Ces ouvertures et fermetures ne se font pas à n'importe quel moment de la journée. Il est même tout à fait possible d'établir des courbes représentant l'ouverture et la fermeture journalières des stomates en fonction des conditions climatiques extérieures (fig. 7.6). Au cours d'une chaude journée d'été, les stomates s'ouvrent complètement dans la matinée et se referment le soir. Cependant si la journée est très chaude, ils peuvent se refermer, plus ou moins, en milieu de journée : c'est la dépression de midi. Les sorties d'eau diminuent. Cette fermeture s'accompagne souvent de modifications quant à l'orientation des feuilles. Plutôt que d'être perpendiculaires aux rayons du soleil, elles se tournent et se disposent parallèlement à ceux-ci augmentant de ce fait la réflexion (selon le principe de la loi de Descartes). De même, en s'enroulant sur elles-mêmes chez les *Poaceae*, elles diminuent notablement leur surface recevant de l'énergie solaire.

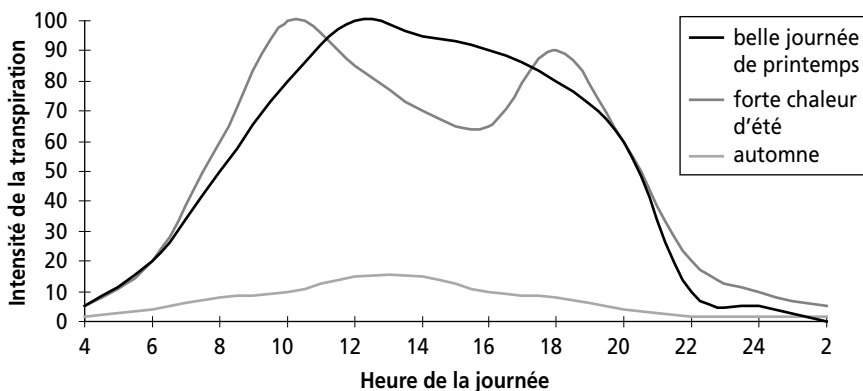


Figure 7.6 – Ouverture et fermeture des stomates : périodicité journalière.
(D'après Lemée, 1970, modifié.)

Valeurs exprimées en % de l'intensité maximale de la transpiration.

Les phénomènes de nastie

On appelle **nastie** tous les mouvements chez un végétal consécutifs à un stimulus extérieur, par opposition à un tropisme. Les nasties peuvent être dues à des variations de la température ambiante (thermonastie), de l'éclairement (photonastie) ou à l'alternance du jour et de la nuit (nyctinastie) sans oublier les réponses à une stimulation tactile (thigmonastie).

La plupart des organes végétaux peuvent faire l'objet de nasties. Ainsi de nombreuses plantes ont un cycle d'ouverture et de fermeture de leurs fleurs. Souvent elles ouvrent leur corolle le jour comme l'ipomée (*Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Convolvulaceae*) qui est une plante volubile apparentée au liseron des champs (*Convolvulus arvensis* L.). Ses grandes fleurs en trompette, s'ouvrent le matin et se referment dans l'après-midi à la faveur de la chaleur. Il existe aussi des fleurs nocturnes. C'est le cas du Silène penché *Silene nutans* L. *Caryophyllaceae* ainsi que la Belle-de-nuit, *Mirabilis jalapa* L. *Nyctaginaceae*. Chez cette dernière, les fleurs de couleur blanche, rouge, jaune, orangé, mauve ou fuchsia mais aussi bicolores ne s'ouvrent qu'en fin d'après-midi. Elles exhalent un parfum rappelant la fleur de tabac qui embaume toute la soirée. Elles fanent le matin et sont remplacées par d'autres fleurs sur le même pied. Sans penser comme Linné qu'il existe une « horloge de Flore », qui permettrait de dire l'heure grâce aux fleurs s'épanouissant successivement, il est indéniable que la lumière joue un rôle, même si d'autres facteurs interfèrent comme la température ou l'hygrométrie de l'air. Chez les fleurs qui se ferment en réponse à la tombée de la nuit et s'ouvrent au lever du jour, on constate que lorsque la fleur s'ouvre, les cellules de la surface extérieure des pétales prennent de l'expansion. Lorsqu'elles se ferment, ce sont plutôt les cellules de la surface inférieure qui s'élargissent. Dans les deux cas, ceci est plus marqué à la base de la corolle et les mouvements de l'eau dans les vacuoles sont liés à des variations de concentrations en potassium.

Les nasties s'observent aussi chez les feuilles. Ainsi, certains jours de faible intensité lumineuse, le trèfle (*Trifolium sp.*, *Fabaceae*) et l'oxalis (*Oxalis articulata* L. *Oxalidaceae*) gardent leurs feuilles en position fermée. C'est une photonastie comme pour les fleurs. Mais la plante type est la sensitive, *Mimosa pudica* L. *Mimosaceae* dont les feuilles se replient la nuit et se déploient le jour. La lumière n'est pas le seul facteur déclenchant le déploiement des feuilles et folioles. Un simple stimulus (thigmonastie) comme le fait de toucher une foliole produit la formation d'un signal électrique qui se propage le long de la plante à plus ou moins grande distance selon l'intensité du stimulus. C'est cette onde électrique qui produit au niveau des pulvinus (renflements à la base de chaque pétiole et foliole), une variation de turgescence responsable du mouvement de repliement de la feuille ou de ses folioles. Il s'agit de l'un des mouvements les plus spectaculaires du règne végétal ! Ce mouvement de repli permet de se protéger des intempéries, des prédateurs herbivores... (un rameau replié sur lui-même est moins appétissant et les feuilles sont ainsi moins exposées aux éventuelles dégradations naturelles). Une fois le calme revenu, les feuilles reprennent leur port. Des cellules spécialisées « motrices » situées sur l'axe de la feuille et du pétiole en sont responsables par un phénomène de migration d'eau (la cellule stimulée chasse l'eau engendrant le repli).

Les mécanismes permettant l'ouverture et la fermeture des stomates sont maintenant bien connus. Il faut que le potentiel hydrique baisse pour provoquer un appel d'eau, donc l'ouverture de l'ostiole, et inversement une augmentation du potentiel hydrique

provoque un départ d'eau, donc une fermeture de l'ostiole. Actuellement, on voit dans le potassium, l'élément déterminant dans l'ouverture et la fermeture des stomates. En effet, dans les cellules de garde la concentration en K^+ passe de 0,01-0,05 M quand les stomates sont fermés, à 0,3-0,4 M, quand ils sont ouverts (fig. 7.7).

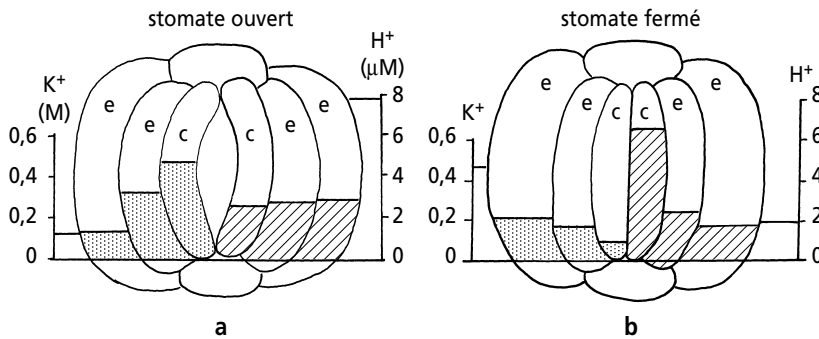


Figure 7.7 – Concentrations de potassium et de protons dans les stomates et les cellules de l'épiderme chez *Commelina communis* L. *Commelinaceae* dans les positions du stomate ouvert (a) et du stomate fermé (b).

En pointillé le potassium, en hachuré les protons. c, cellule de garde, e, épiderme. (D'après Penny et Bowling, cité par Lüttge, 1992.)

L'ouverture des stomates est provoquée par l'accumulation du potassium dans le cytosol d'abord, dans la vacuole ensuite. Cette entrée est la conséquence d'un contre-transport (couplage de deux flux de sens opposés) entre les ions K^+ et les ions H^+ émis par une pompe à protons située dans le plasmalemme et tirant son énergie de l'hydrolyse de l'ATP. La lumière stimule cette pompe en fournissant des ATP, mais aussi en permettant la synthèse de malate qui est l'anion équilibrant le cation potassium.

De nombreuses hypothèses pour expliquer l'ouverture des stomates

Plusieurs théories se sont succédées depuis un peu plus d'un siècle pour expliquer l'ouverture et la fermeture des stomates. Von Mohl en 1856 avait constaté que les cellules de garde étaient chlorophylliennes. Il émit l'hypothèse qu'en présence de lumière des sucres étaient synthétisés provoquant l'augmentation de la pression vacuolaire. Cependant, certaines cellules stomatiques (chez quelques *Liliaceae* comme l'oignon) ne possèdent pas de chloroplastes, pourtant leurs stomates s'ouvrent et se ferment. Cette hypothèse a donc été abandonnée, aux environs des années 1970, au profit de celle de l'hydrolyse de l'amidon préexistant en présence de lumière. Elle reposait sur le fait que l'amidon disparaît sous l'effet de la lumière, alors que la concentration en sucres solubles augmente. L'intervention de phosphorylases, très abondantes dans les cellules de garde avait été envisagée et l'hypothèse avait été formulée qu'elles étaient stimulées par l'augmentation du pH provoquée par l'absorption photosynthétique du CO_2 interne. Malheureusement pour les partisans de cette théorie, les mesures de pH effectuées dans les cellules ont montré qu'il n'y avait pas augmentation, mais diminution du pH lors de l'absorption du gaz carbonique. Cette théorie devait donc être aussi éliminée.

c) La vaporisation de l'eau

L'eau arrive dans les parenchymes foliaires sous forme liquide puis sort par les ostioles stomatiques sous forme de vapeur d'eau. Cette vaporisation est sous la dépendance du pouvoir évaporant de l'air. L'air ambiant, plus ou moins sec, exerce sur l'eau liquide une différence de potentiel hydrique ($\Delta\Psi$) dont l'importance dépend de l'humidité relative (HR) de l'atmosphère. Ainsi à 17 °C, pour une HR de 100 %, $\Delta\Psi$ est nul, mais dès qu'elle descend à 90 % elle est déjà de 150 bars et pour une valeur de 50 %, elle atteint 1000 bars. De telles forces devraient provoquer une évaporation quasi instantanée de l'eau liquide présente dans les chambres sous-stomatiques. Heureusement, à l'interface eau-air, une **couche limite** réduit considérablement ce gradient de potentiels hydriques. En simplifiant, cette couche limite peut être représentée comme une couche diffuse stable de quelques dixièmes de millimètre d'épaisseur, composée d'air et de vapeur d'eau retenus énergiquement par les forces de cohésion intermoléculaires. Les molécules d'eau ont d'autant plus de mal à traverser cette couche limite que son épaisseur est importante. Or, celle-ci dépend de plusieurs facteurs et particulièrement de la vitesse du vent. Quand elle est forte, la couche limite est fine. La couche limite offre alors une résistance faible au passage des molécules d'eau et l'**évaporation** est forte. Inversement, quand la vitesse du vent est faible, l'évaporation est faible. Cette vaporisation demande de l'énergie. Les thermodynamiciens nous apprennent que la chaleur de vaporisation de l'eau est de 590 cal.g^{-1} soit $2,5 \text{ kJ.g}^{-1}$ qui provient essentiellement du rayonnement solaire direct arrivant au niveau du végétal. Par temps clair et avec le soleil au zénith, le rayonnement solaire est de $0,10 \text{ W.cm}^{-2}$, 10 % de cette énergie incidente est réfléchi (**albédo**), et 30 % sont transmis (fig. 7.8). Les 60 % restants sont absorbés par la feuille qui émettra un rayonnement thermique de grande longueur d'onde représentant 15 à 20 % de l'énergie incidente. Comme l'énergie utilisée par la photosynthèse est très faible (au mieux 1 % de l'énergie incidente), pratiquement tout le reste (près de 40 %) va servir à vaporiser l'eau.

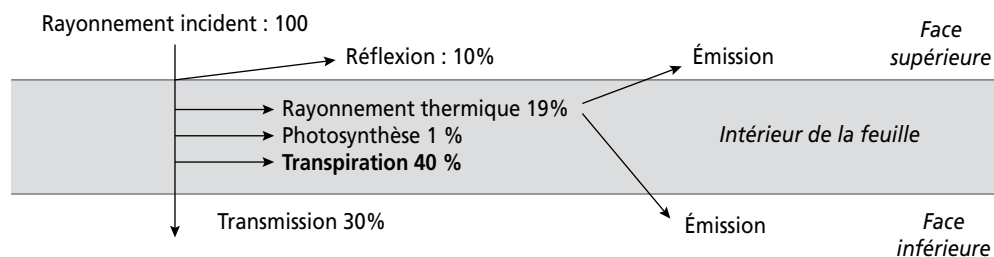


Figure 7.8 – Répartition approximative de l'énergie reçue par une feuille.

Il est évident que ces chiffres sont très variables selon les types de feuilles. Celles de d'olivier, cireuses et épaisses, auront une réflexion plus grande et une transmission plus faible. Inversement, une feuille de hêtre, plus fine, aura un albédo plus faible et une transmission plus grande. Mais les chiffres présentés correspondent bien aux ordres de grandeur des quantités d'eau vaporisée ($5 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$) dans les meilleures

conditions. Mais plus que la quantité d'énergie absorbée pour cette vaporisation, il est nécessaire d'insister sur le rôle physiologique de cette vaporisation : en éliminant une grande quantité de l'énergie absorbée par la feuille, elle lui évite de s'échauffer, donc de dépasser des températures incompatibles avec les réactions biologiques.

d) La tension foliaire

La vaporisation de l'eau au niveau des feuilles crée dans les vaisseaux du xylème un gradient de potentiels hydriques qui se manifeste par une aspiration de l'eau. Pour l'expliquer, on se sert de l'expérience réalisée par Dixon en 1895. Un entonnoir (prolongé par un long tube de faible diamètre) rempli d'eau est fermé par une plaque de plâtre poreuse. Le tube est relié à une cuve contenant du mercure. L'évaporation de l'eau au niveau de la plaque entraîne une montée du mercure dans le tube, qui correspond bien à une succion. Celle-ci peut être de plusieurs bars et suffit à expliquer l'ascension de l'eau dans les vaisseaux du xylème, qui se comportent comme de véritables capillaires.

Ainsi, simultanément, on peut observer à la fois la poussée radiculaire qui rejette l'eau des racines vers les feuilles et une tension foliaire qui aspire l'eau des racines par les feuilles.

e) De l'évaporation à la transpiration

Les physiiciens appellent évaporation une vaporisation de l'eau qui ne dépend que de facteurs physiques. C'est, par exemple, l'évaporation d'une surface d'eau libre, d'un sol nu ou plus prosaïquement du séchage du linge humide. Les physiologistes parlent de transpiration car au niveau de la feuille l'évaporation de l'eau est régulée par les stomates. Mais le qualificatif de transpiration s'applique aussi à la vaporisation de l'eau au niveau de la cuticule. La plante pouvant modifier ses pertes d'eau de plusieurs façons dont l'orientation ou l'enroulement des feuilles sur elles-mêmes. Enfin, cette transpiration représente pratiquement l'ensemble des besoins en eau du végétal, cependant à peine 1 % de l'eau absorbée sert à la photosynthèse et au métabolisme.

L'irrigation des cultures

Les techniques d'irrigation appliquées en agriculture sont un développement direct des connaissances en physiologie végétale concernant la nutrition hydrique des plantes. Maîtriser les besoins en eau des cultures nécessite de connaître les réserves du sol et la consommation des cultures. Les sols retiennent de l'eau utilisable par les plantes. Pour entrer dans les racines, il faut que le potentiel hydrique du poil absorbant soit inférieur à celui de l'eau dans le sol. Mais si ce dernier est très élevé, l'effort que devra développer la plante pour prélever cette eau sera important. Ceci risque de nuire à la croissance et au développement du végétal et, par contrecoup, aux rendements des récoltes. Pour éviter que la plante ne consacre trop d'énergie pour prélever l'eau dont elle a besoin, les agronomes ont introduit la notion de réserve en eau facilement utilisable (RFU). Ce sont les 2/3 de la réserve totale. Cette RFU s'exprime en mm d'eau, et correspond à la quantité d'eau que la plante peut prélever dans ce sol pour ses besoins tout en assurant un rendement optimal. Cette RFU représente plusieurs centaines de m³ par hectare.

Dans une culture les plantes rejettent de l'eau par transpiration, mais aussi le sol par évaporation. Ces deux phénomènes ne peuvent être dissociés dans un champ, ce qui fait que depuis Thornthwaite en 1947, on parle d'**évapotranspiration**. Pour la connaître, on a longtemps utilisé des cases lysimétriques, plus ou moins sophistiquées, où l'on pouvait suivre les consommations en eau des cultures. Actuellement on préfère des formules utilisant des données météorologiques et permettant de calculer une évapotranspiration de référence : l'évapotranspiration potentielle (ETP). Il est possible de passer de cette référence aux besoins en eau d'une culture (ETM, évapotranspiration maximale) par une série de coefficients culturaux k , établis depuis une vingtaine d'années par plusieurs organismes professionnels. Ainsi pour la laitue il varie entre 0,7 et 0,9 et pour la tomate entre 0,6 et 1 selon le stade de développement. Disposant à la fois de la RFU et de l'ETM, les agriculteurs établissent un plan d'irrigation. Celui-ci a pour but de déclencher les irrigations quand la RFU est épuisée, et d'apporter une dose d'eau qui permette de revenir à la capacité au champ. Ainsi, elle n'est pas perdue par drainage et la plante à toujours de l'eau disponible à sa disposition. Plusieurs types de plans sont possibles, le choix répond généralement à des contingences liées directement aux structures d'irrigation de l'exploitation agricole.

Il apparaît ainsi combien la plante à besoin d'eau pour vivre, l'animal aussi, puisqu'il craint plus la déshydratation que la dénutrition. Si les exigences sont les mêmes, les moyens mis en œuvre pour les deux règnes sont totalement différents. Chez le végétal, le circuit hydrique est ouvert, et l'immense majorité de l'eau ne fait que transiter, à l'inverse de l'animal où il est fermé. Immobile, le végétal est capable de résister à la sécheresse grâce à de nombreuses adaptations morphologiques. De même, il règle ses sorties d'eau par l'intermédiaire des stomates.

50 % de l'eau utilisée par l'agriculture est gaspillée

La Semaine mondiale de l'eau de Stockholm est l'une des principales instances mondiales à réunir chaque année des spécialistes du monde des affaires, des gouvernements, des secteurs scientifiques et de la gestion des ressources en eau comme les organisations intergouvernementales et des ONG.

La 18e édition qui s'est tenue en 2008 a rappelé les multiples enjeux liés à l'eau et le gaspillage énorme qui en est fait, parfois même sans s'en rendre compte. Ainsi, il a été montré que la moitié de l'eau utilisée pour l'agriculture est gaspillée alors qu'au niveau mondial, près de 2 personnes sur 10 sont privées d'eau potable. Certes, ce gaspillage peut être dû à des pratiques agricoles non-adaptées, mais ce n'est pas la cause majeure. La principale cause tient au gâchis énorme de nourriture qui intervient lors des phases de transport, de stockage et de consommation. À titre d'exemple, aux États-Unis, les 30 % de nourriture gaspillés chaque année correspondent à 40 000 milliards de litres d'eau, soit de quoi couvrir les besoins de 500 millions de personnes ! En plus de ce gaspillage direct, l'évolution des régimes alimentaires est également en train de peser lourdement sur les ressources en eau planétaire. L'adoption du modèle alimentaire qui fait la part belle aux produits d'origine animale comme le lait ou la viande, inquiète les experts de la FAO (*Food and Agriculture Organisation*) en rappelant que la production d'un kilo de viande de bœuf nécessite 15 500 litres d'eau contre seulement 1 500 litres pour un kg de blé !

7.2 LA NUTRITION MINÉRALE DES PLANTES

Le concept de nutrition minérale des plantes fut relativement long à s'imposer. Jusqu'à la fin du XVII^e siècle, le dogme voulait que la plante puise dans le sol des aliments tout élaborés. Cette théorie, qui venait d'Aristote, commence à être contestée par Malpighi en 1679. Il entrevoit le rôle des feuilles dans la production des composés qui ultérieurement migrent vers les racines. Elle est, ensuite, rejetée par Hales en 1727, qui décrit les mouvements de l'eau dans la plante et surtout par Liebig en 1840 qui établit le caractère minéral de l'alimentation des plantes au niveau des racines. Les travaux effectués au XIX^e siècle, en autres biologistes, par Raulin, Boussingault, Sachs et Knop précisent l'importance des différents éléments, particulièrement des oligo-éléments. L'utilisation des engrais minéraux en agriculture, mais surtout la réalisation des cultures *in vitro* sur milieu minéral par Gautheret en 1939, confirment, si besoin est, la véracité de cette absorption minérale. Le principe de Lavoisier « Rien ne se crée. Rien ne se perd. Tout se transforme » peut servir pour appréhender les besoins des plantes en éléments minéraux. En effet, tout ce qui se trouve dans la plante à un moment donné a été absorbé. Cette manière d'aborder le problème qui correspond à une méthode analytique est intéressante, mais elle ne précise pas les besoins ponctuels des plantes, ni surtout sous quelle forme ces éléments doivent être absorbés. Il sera donc nécessaire d'utiliser d'autres méthodes d'études.

7.2.1 La composition minérale des plantes

Ce sont des méthodes très anciennes, qui présentent l'inconvénient majeur de détruire le végétal. Après calcination, ou oxydation par différents mélanges (acide sulfurique, mélange sulfo-nitrique, ou nitro-perchlorique) les différents éléments minéraux sont dosés par colorimétrie, par complexométrie ou par spectrométrie.

Les méthodes de diagnostic foliaire

Elles sont effectuées sur des fragments de végétal et permettent de ne pas le détruire dans son entier. Ceci est très utilisé pour les plantes pérennes. Il est intéressant de constater que ces méthodes analytiques trouvent actuellement des applications très concrètes dans l'étude des jus de chaumes de blé qui permet de déterminer les besoins en éléments minéraux azotés des cultures.

Ces méthodes analytiques aboutissent à des séries de données (tabl. 7.4), comme celle établie par Latshaw et Miller en 1924, correspondant à l'analyse d'une plante entière de blé.

Trois points importants sont à retenir de ce tableau.

1. Carbone, oxygène et hydrogène représentent à eux seuls plus de 90 % du poids sec.
2. L'azote, le phosphore, le soufre, le potassium, le calcium, le magnésium mais aussi le chlore, la silice et le soufre, sont à des pourcentages oscillants entre quelques % et quelques dixièmes de %. Ce sont des **macroéléments**.
3. Les autres sont en très faibles proportions. Ce sont des **micro-** ou **oligo-éléments**.

Tableau 7.4 – Composition minérale d'un plant de blé
(exprimé en % de la matière sèche). (D'après Miller, 1924, modifié.)

Oxygène	44,4	Magnésium	0,17
Carbone	43,6	Fer	0,07
Hydrogène	6,24	Silice	1,17
Azote	1,46	Aluminium	0,11
Phosphore	0,20	Chlore	0,14
Soufre	0,17	Manganèse	0,04
Potassium	0,92	Divers	0,93
Calcium	0,23		

D'autres analyses ont été réalisées et il est rapidement apparu que d'importantes différences apparaissent entre les plantes, mais aussi à l'intérieur même d'une plante selon l'organe (tige, feuille, graine...) ou selon l'âge. Quelques exemples illustreront cette diversité. Chez le blé, on remarque une proportion de silice, inhabituelle chez l'immense majorité des plantes. En effet, les *Poaceae*, l'accumulent, ce qui donne aux feuilles, à la fois cet aspect et cette consistance dure et coupante bien connue. Les variations sont importantes aussi entre les espèces, les *Brassicaceae* (choux, colza, moutarde...) accumulent le soufre dans leurs tissus, comme aussi les *Fabaceae* (luzerne, trèfle...).

Les plantes calcifuges comme les rhododendrons (*Rhododendron* sp. L. *Ericaceae*) ou les bruyères, sont, en réalité, capables d'accumuler tant de calcium qu'il en devient toxique. Sur des sols acides pauvres en calcium, elles se protègent donc de cette intoxication. Il est bien connu aussi, que la composition des plantes varie avec l'âge comme le montre la fig. 7.9.

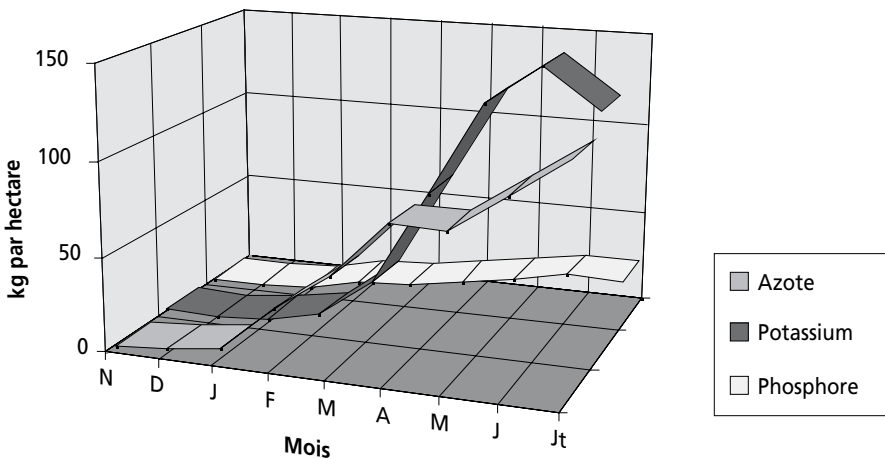


Figure 7.9 – Masses totales cumulées d'éléments minéraux (azote, phosphore et potassium) immobilisés mois par mois, dans un champ de blé.
(Données de Vincent, 1923, simplifiées.)

Ces données sont intéressantes par le fait qu'elles établissent que les jeunes plantes contiennent de grandes quantités d'éléments minéraux. Mais ces quantités varient selon l'âge des plantes. C'est lors de la période végétative que la présence d'azote est importante. Dès le début de montaison, puis durant toute la floraison et l'épiaison, le potassium domine. Il arrive aussi qu'en fin de culture, il y ait une sortie d'éléments dans le milieu. C'est une **exsorption**. Ces études analytiques sont intéressantes, car elles précisent la composition minérale des plantes. Mais elles ne donnent aucune information sur la nature de l'élément absorbé, ni sur le lieu de pénétration dans la plante ou sur les rôles de chacun dans le développement du végétal

Des applications agronomiques

Ces différences de besoins entre les plantes sont bien connues des agriculteurs. Le colza consomme beaucoup de soufre, donc ils choisissent comme engrais minéraux préférentiellement les sulfates. Pour la betterave sucrière qui réclame à la fois du potassium et des chlorures, ils choisissent le chlorure de potassium. Cette accumulation de potassium n'est cependant guère prise en compte des professionnels du sucre. En effet, cet élément perturbe les procédés de raffinage et de cristallisation.

7.2.2 Les ions absorbés

D'autres méthodes d'études permettent d'apporter des réponses aux questions posées lors des études analytiques. Il s'agit des méthodes synthétiques qui consistent à faire pousser les végétaux sur des milieux composés de sels en solution. Les plus anciennes méthodes synthétiques datent de Raulin. En 1869, il fit pousser le champignon *Sterigmatocystis nigra* sur un milieu contenant : acide tartrique, 4 g ; nitrate d'ammonium, 4 g ; phosphate d'ammonium, 0,60 g ; carbonate de potassium, 0,60 g ; carbonate de magnésium, 0,60 g ; sulfate d'ammonium, 0,25 g ; sulfate de fer, 0,07 g ; sulfate de zinc, 0,07 g ; silicate de potassium, 0,07 g ; saccharose, 70 g ; eau distillée, 1 500 mL.

Partant des données de l'étude analytique, on construit des solutions réunissant différents éléments. La variation dans la composition permet de suivre l'influence d'un composant.

Ces méthodes ont permis d'établir que le végétal utilise pour se nourrir des ions de deux types :

1. Des cations. Il s'agit essentiellement de NH_4^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ , Na^+ , Fe^{++} .
2. Des anions comme NO_3^- , H_2PO_4^- , HPO_4^{--} , Cl^- , SO_4^{--} .

Elles ont confirmé aussi, que certains éléments doivent être fournis à des doses qui oscillent entre 100 et 1 000 mg par litre ; ce sont les **macroéléments**. D'autres agissent à des doses beaucoup plus faibles, entre 10^{-7} et 10^{-6} g par millilitre. Ce sont les **micro-** ou **oligo-éléments**. Le tableau 7.5 regroupe les rôles des différents éléments absorbés par les plantes.

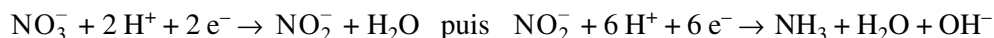
Tableau 7.5 - Les macro- et microéléments indispensables aux plantes.

Élément	Formes utilisées	Rôles
MACROÉLÉMENTS		
Potassium	K^+	<ul style="list-style-type: none"> – équilibre des charges cellulaires – participe aux pompes à protons – activateur d'enzymes – intervient dans la synthèse des diholosides
Azote	NO_3^- , NH_4^+	<ul style="list-style-type: none"> – NO_3^- directement réduit en NH_4^+ – NH_4^+ composant des acides aminés
Phosphore	$H_2PO_4^-$, HPO_4^{--}	<ul style="list-style-type: none"> – phospholipides, acides nucléiques – activateurs d'enzymes – dérivés phosphorylés riches en énergie
Calcium	Ca^{++}	<ul style="list-style-type: none"> – neutralisation dans la lamelle moyenne – ouverture des canaux ioniques – activateur d'enzymes – second messenger des régulateurs de croissance
Sodium	Na^+	– indispensable pour la photosynthèse des plantes en C4
Magnésium	Mg^{++}	– composant de la chlorophylle
Chlore	Cl^-	– favorise l'entrée des cations
Soufre	SO_4^{--} , SH	– composant des acides aminés
OLIGO-ÉLÉMENTS		
Fer	Fe^{++}	– synthèse de la chlorophylle
Cuivre	Cu^{++}	– catalyse les oxydoréductions
Molybdène	MoO_4^{++}	– réduction des nitrates
Zinc	Zn^{++}	– cofacteur enzymatique
Bore	H_2BO_3	– action au niveau du plasmalemma

Pourtant des éléments, sans être absolument indispensables, stimulent néanmoins la croissance ou favorisent le développement. Ils sont utiles comme le sodium qui est bénéfique pour la betterave à sucre. Inversement certains éléments sont toxiques car ils inhibent la croissance. C'est le cas du mercure ainsi que pratiquement de tous les métaux lourds. Il est intéressant de noter que la plante présente des exigences plus ou moins strictes quant aux formes qu'elle peut assimiler.

- Les exigences peuvent être strictes. Ainsi pour le phosphore, seuls les ions phosphoriques sont assimilés. Les ions phosphoreux sont inutilisables. Certaines molécules organiques comme les inositolphosphates ou les glycérophosphates peuvent être des sources de phosphore, grâce à l'action de phosphatases sécrétées par les racines. De même, c'est le fer ferreux qui est plutôt absorbé que le fer ferrique.
- Les exigences peuvent être limitées. L'azote peut se présenter sous forme d'ions nitrates, nitreux, ammoniacaux et même certains acides aminés. Mais les nitrates restent la forme préférée des plantes, même si l'assimilation est meilleure quand le milieu comporte quelques ions ammoniacaux (10-12 %).

Ces nitrates sont très rapidement réduits. Cette réduction débute généralement dans la racine et peut se continuer dans les feuilles à la lumière (blé, tomate). Cette réduction s'effectue en deux étapes qui se succèdent très rapidement. Les nitrates sont réduits en nitrites (généralement dans le cytosol), puis les nitrites en ammoniac (dans les plastes) selon les réactions globales :



La première réduction s'effectue grâce à la nitrate-réductase qui est une flavo-protéine à FAD ayant pour cofacteur le molybdène et la seconde par la nitrite réductase, qui est un complexe enzymatique de petite taille composé d'une protéine fer-soufre et d'un groupement ferroporphyrrique (le sirohème).

Cette réduction des nitrates est l'apanage des végétaux et est une fonction aussi essentielle que la photosynthèse. Elle bénéficie indirectement à tous les animaux qui ne peuvent réduire complètement les nitrates. Dans certains cas, la réduction partielle en nitrite est même toxique.

- Les exigences peuvent être très faibles. Pour le soufre, la plante accepte qu'il lui soit fourni sous de multiples formes : sulfates, sulfures mais aussi sous la forme thiol (-SH).

L'absorption des éléments minéraux se fait préférentiellement dans des solutions légèrement acides. Si l'immense majorité des sels sont dissociés à ces pH, il n'en est pas de même pour l'hydroxyde de fer (la rouille) qui est insoluble au-dessus du pH 4,5-5. Le fer est absorbé sous forme de **chélat**s. Ce sont des complexes caractérisés par la présence d'un ou plusieurs cycles, insérant l'atome dans une sorte de « pince ». L'exemple le plus connu d'agent chélatant artificiel est l'acide éthylène-diamine-tétra-acétique (EDTA) qui avec le fer ferrique, forme une molécule complexe (fig. 7.10).

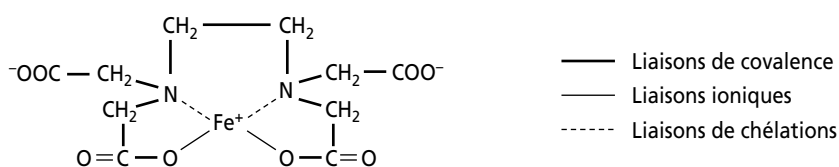


Figure 7.10 - Le chélat de fer EDTA/ Fe^{+++} .

Même si le pH de la solution est proche de la neutralité le fer ferrique reste enfermé dans la molécule d'EDTA et ne précipite pas. En conditions naturelles, le sol ne contient pas normalement d'EDTA (qui d'ailleurs est un poison pour l'homme utilisé cependant dans les lessives). Mais les plantes exsudent au niveau de leurs racines des acides organiques appelées phytochélateuses (ils sont issus chez les *Poaceae* du cycle de la méthionine) qui ont des propriétés chélatantes. Le fer peut alors pénétrer dans la plante sous forme de chélat. Ensuite il est mis à la disposition du métabolisme par destruction de l'agent chélatant, qui libère le fer ferrique. Celui-ci est alors réduit en fer ferreux au niveau du plasmalemm.

Les chloroses ferriques en agriculture

Pour de nombreuses plantes, l'alimentation en fer est difficile. Chez les *Rosaceae*, comme le pommier, les agents chélatants naturels ne sont pas assez puissants dans les sols riches en calcium pour assurer à la plante sa nourriture en fer. Ceci provoque des carences qui entraînent la disparition de la chlorophylle. Le limbe prend alors une coloration jaune pâle et seules les nervures restent vertes. Les arbres dépérissent. Ceci permet de comprendre pourquoi on n'observe pas de pommiers sur des terrains calcaires. Dans d'autres cas, quand les chloroses, apparaissent sur des arbres déjà adultes du fait de modifications anthropiques brusques comme la salinisation accidentelle des sols par arrosage ou par des remontées d'eaux de mer (cas des orangeries d'Afrique du Nord) les agriculteurs s'en préservent par des apports de chélats de fer au sol.

7.2.3 L'absorption des éléments minéraux

Feuilles et racines sont capables d'absorber les éléments minéraux. Les applications foliaires de sulfate de magnésium sont effectuées sur les tomates par les maraîchers quand ils constatent des feuilles jaunes, caractéristiques des carences magnésiennes. Mais c'est essentiellement au niveau des racines que pénètrent les éléments minéraux dans les plantes. Cette absorption est indépendante du flux hydrique qui sert à la transpiration. De nombreuses expériences récurrentes le montrent. Ainsi, deux pieds de melons, aux stades phénologiques identiques, placés l'un dans la pénombre (faible transpiration), l'autre en pleine lumière (forte transpiration) absorbent les mêmes quantités d'ions minéraux. Les études ont commencé, voici plusieurs dizaines d'années et plusieurs méthodes ont été tour à tour pratiquées. La plus ancienne utilisait des fragments de tubercule (pomme de terre) ou de racine (carotte) placés dans des différentes solutions. Après des laps de temps plus ou moins longs, les concentrations des extraits cellulaires étaient dosés. Cette méthode présente l'inconvénient majeur de ne pas différencier les éléments stockés des produits métabolisés. La seconde méthode, développée dès 1911 par Osterhout, utilisait des cellules géantes de *Valonia ventriculosa* (algue siphonnée possédant une vacuole de 5 ml) ou de *Nitella* algue marine de la famille des *Characeae* dont les cellules internodales de grandes dimensions. Il est alors possible de suivre les flux d'éléments entre le milieu extérieur et la vacuole. Plus récemment l'emploi de traceurs nucléaires, des microélectrodes spécifiques des indicateurs spécifiques fluorescents, ou des différences de potentiel intermembranaires ont permis d'étendre considérablement les matériels étudiés et d'augmenter les informations sur la pénétration des ions minéraux dans les plantes.

De toutes les études, il apparaît deux points importants.

1. *Les plantes sélectionnent les ions qu'elles absorbent.* Ainsi, le sodium pénètre très mal, alors que le potassium entre très facilement et s'accumule dans les vacuoles. Les vitesses de franchissement des membranes se fait selon l'ordre suivant :
 - ♦ pour les anions, d'abord NO_3^- puis Cl^- , H_2PO_4^- et SO_4^{--} ,
 - ♦ pour les cations, NH_4^+ , K^+ , Mg^{++} , Ca^{++} enfin Na^+ .
2. *Les plantes accumulent les ions.* Les concentrations internes peuvent même être plus élevées que dans le milieu extérieur. C'est souvent le cas du potassium.

On a longtemps considéré les poils absorbants comme le site principal de l'absorption racinaire. Pourtant l'utilisation d'isotopes prouve que toutes les zones de la racine sont capables d'absorber les éléments minéraux.

Avant de gagner la sève brute, les ions doivent franchir au moins deux membranes plasmiques. La première fois, ils passent de l'apoplasme (extérieur des cellules) au symplasme (intérieur des cellules). La seconde correspond à leur entrée dans les vaisseaux du xylème. Le premier passage est actuellement le mieux connu des physiologistes. Pour pénétrer à l'intérieur des cellules, les ions utilisent essentiellement les systèmes de transports actifs primaires et secondaires (cf. 4.2.1). Toutes les expériences montrent que les ions, une fois absorbés, sont transportés dans la racine vers les vaisseaux du xylème par voie symplasmique, en circulant de cellules à cellules par les plasmodesmes. Comme pour l'eau, les physiologistes ont longtemps cru que l'absorption des ions se faisait sur la surface extérieure du rhizoderme. Cette affirmation était trop rapide. En effet, les études anatomiques suggèrent que le parenchyme cortical sous le rhizoderme, joue un rôle très important dans la pénétration des ions dans les cellules racinaires. En effet, la densité des plasmodesmes est beaucoup plus faible entre la couche du rhizoderme et les cellules du parenchyme cortical qu'au delà vers l'intérieur près de l'endoderme. Il semble donc y avoir comme une barrière entre ces deux tissus. L'utilisation de traceurs fluorescents a confirmé qu'il existe bien en réalité deux domaines d'absorption des éléments minéraux majeurs (K^+ , NO_3^- , NH_4^+ ...) : le rhizoderme et le parenchyme cortical.

Les ions calcium ne sont pas absorbés partout dans la racine, mais uniquement dans une petite zone, proche de l'apex terminal, là où l'endoderme n'est pas encore complètement différencié. Il est surprenant de constater que si les plantes semblent contenir beaucoup de calcium (# 0,2 %), la concentration cellulaire de ce cation est faible et sa mobilité réduite. Le calcium, à l'inverse des autres éléments majeurs, est essentiellement accumulé et transporté dans l'apoplasme.

La cinétique d'absorption des ions dépend, généralement, de leur concentration dans la solution externe. Généralement, quand elle est faible, l'absorption est forte mais ne dure pas longtemps, inversement si le milieu externe est riche, l'absorption est plus lente mais dure plus longtemps et atteint des quantités plus élevées. Les physiologistes expliquent cette cinétique biphasique en distinguant des systèmes de transport à forte et à faible affinité (cf. 4.2.1, propriétés des membranes cellulaires). Mais la quantité totale d'ions absorbés dépend des besoins de l'organisme pour assurer sa croissance. Ainsi pour la plupart des ions, les variations de l'absorption racinaire suivent les variations de la croissance ou du métabolisme, sauf chez les plantes carencées où l'absorption est stimulée.

Il existe des mécanismes de régulation internes qui intègrent les besoins de l'organisme entier et ajustent l'absorption racinaire des ions. Ce sont des messagers issus des feuilles et circulant dans la sève élaborée qui activent ou répriment l'absorption racinaire. Même si la connaissance de ces messagers n'en est qu'à son début, on sait depuis quelques années que la présence d'acides aminés libres dans la sève élaborée limite l'absorption des nitrates et que les glucides, au contraire,

favorisent l'absorption des ions. Plus récemment, Touraine et son équipe (1999) ont montré que le glutathion dans les feuilles génère un signal transporté par la sève élaborée qui agit sur les gènes racinaires d'absorption des sulfates.

Tchernobyl et la physiologie végétale

La catastrophe de Tchernobyl dans l'ex URSS (actuellement en Ukraine) fut l'occasion pour l'équipe des physiologistes de l'université internationale d'environnement de Minsk en Bélarus d'étudier la pénétration dans les racines des éléments radioactifs, le césium 137 (^{137}Cs) et le strontium 90 (^{90}Sr). Chez de l'orge, du blé, du ray-grass et du colza, ils ont ainsi montré que les cinétiques et les mécanismes de pénétration du ^{137}Cs s'apparentent à celles du potassium et que le ^{90}Sr entre dans les racines des plantes par une voie non spécifique¹.

7.2.4 L'utilisation de ces connaissances

Les connaissances théoriques sur la nutrition minérale des plantes ont eu de grandes applications. D'abord chez les agriculteurs qui maintenant maîtrisent les apports d'engrais sur leurs plantes évitant de ce fait les surdosages, néfastes pour l'environnement et économiquement désastreux. Les retombées sont aussi très importantes chez les professionnels de la culture *in vitro* qui élaborent des milieux de culture contenant les ions nécessaires aux végétaux qu'ils cultivent.

a) Les retombées agronomiques

Il est habituel de dire que les plantes prélèvent les éléments minéraux dans le sol. Cette affirmation est cependant inexacte. En réalité, c'est l'eau du sol qui fournit aux plantes les éléments dont elles ont besoin. Pour comprendre d'un point de vue pratique la nutrition minérale des plantes avec des engrais, il faut considérer l'ensemble des constituants du sol. Le dernier est constitué d'éléments minéraux (sables, argiles, limons) et d'éléments organiques constitutifs de l'humus. Argile et humus sont deux colloïdes électronégatifs qui en présence de calcium vont donner le complexe argilo-humique (CAH). C'est un colloïde électronégatif qui fixe les cations K^+ , Ca^{++} , Na^+ , Mg^{++} . Il existe entre le CAH et l'eau du sol, un équilibre entre les concentrations des ions fixés sur le CAH et des ions dans l'eau du sol. Il se déplace dans un sens ou dans un autre, selon la concentration des compartiments. Le CAH a aussi la propriété de fixer l'anion phosphate H_2PO_4^- grâce au calcium qui sert de pont entre les 2 charges -. Cette propriété est utilisée par les agriculteurs lorsqu'ils pratiquent les fumures de fond en automne. Les phosphates et le potassium se fixent dans le sol. Ils seront progressivement restitués à l'eau du sol en fonction des besoins des plantes. Il n'en est pas de même pour l'anion nitrate qui ne peut être fixé dans les sols. Il est lessivé. D'où la nécessité de l'apporter de manière très fractionnée afin d'éviter les lessivages.

1. Nadezhda GONCHAROVA, « The transport of ^{137}Cs et ^{90}Sr across root cell membranes ». *Rev. Cyt. Biol. vég.*, 2001, **23**, 1/2, 15-20.

Physiologie végétale et environnement

Dans les nouvelles techniques de maîtrise de la fertilisation azotée des céréales, se développent les techniques de détermination des quantités de nitrates à apporter. Elles sont calculées à partir des extraits de « jus de bas de chaume ». La méthode « Jubil[®] », qui cumule la technique des bilans azotés en fonction du type de culture et le calcul des résidus dans les sols au printemps, permet ainsi de notablement diminuer les apports de nitrates en cours de culture, d'où des risques de pollution très amoindris, tout en conservant des rendements économiquement satisfaisants. Dans les terres lourdes, se réchauffant mal, il est possible d'apporter au printemps des composés azotés sous forme ammoniacale. La transformation en nitrate est ralentie par les conditions thermiques défavorables à la nitrification.

b) Les milieux de cultures *in vitro*

De nombreux milieux de culture ont été mis au point pour leur utilisation en culture *in vitro*. Les fragments d'organes, voire les cellules se développant dans de telles conditions ne sont pas immédiatement autotrophes. Il est évident que les exigences entre les différentes espèces varient grandement. Ceci explique très certainement le grand nombre de milieux de cultures mis au point par les chercheurs. On en trouve pour les cultures de tissus, pour les apex de bourgeons, pour l'androgénèse, pour l'embryogénèse, etc. Le plus utilisé est le milieu de Murashige et Skoog datant de 1962 (tabl. 7.6). Il a été mis au point par ses auteurs pour la recherche de la croissance optimale de cals de moelle de tabac. Il est caractérisé principalement par une forte teneur en azote (60 meq/L) dont 1/3 apporté sous forme d'ammonium, et par une

Tableau 7.6 – Composition de milieu de Murshige et Skoog (1962) en mg par litre.

Macroéléments	
(NH ₄) ₂ SO ₄	1 650
CaCl ₂ , 2 H ₂ O	440
MgSO ₄ , 7 H ₂ O	370
KNO ₃	1 900
KH ₂ PO ₄	170
Oligo-éléments	
CoCl ₂ , 6 H ₂ O	0,025
CuSO ₄ , 5 H ₂ O	0,025
MnSO ₄ , 4 H ₂ O	22,3
KI	0,73
Na ₂ MnO ₄ , 2 H ₂ O	0,25
ZnSO ₄ , 7 H ₂ O	7,6
H ₃ BO ₃	6,2
Na ₂ -EDTA	37,3
FeSO ₄ , 7 H ₂ O	27,7

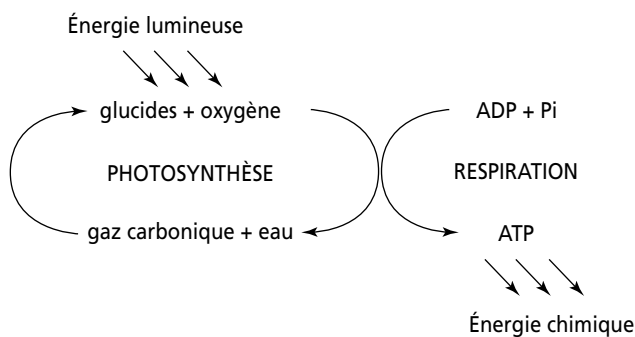
concentration également élevée en potassium. Dans certains cas, sa teneur en ions dépasse l'optimum. Ceci a amené divers auteurs à employer la solution diluée de moitié. Quant aux oligo-éléments, les doses nécessaires sont tellement faibles qu'une certaine souplesse existe entre les différentes formes.

Les cultures hydroponiques

À mi-chemin entre l'agriculture classique et les cultures *in vitro* se développent les cultures hydroponiques. Les plantes poussent directement dans des solutions nutritives minérales. Leur composition doit beaucoup aux travaux de Coïc et Lossaint à l'INRA (1971) et leur développement à l'ancien Service d'expérimentation et d'information de l'INRA. Actuellement, c'est une technique très utilisée sur tomate sous abri, particulièrement en Hollande

7.3 LE CYCLE VITAL DU CARBONE ET DE L'ÉNERGIE

Les deux principaux « réservoirs » de carbone les plus directement engagés dans ce cycle du carbone (cf. 8.4.3) sont le CO_2 atmosphérique et le carbone dans les molécules organiques des êtres vivants. Au cours de la **photosynthèse**, le CO_2 et l'eau se combinent (réaction de réduction) sous l'effet de l'énergie lumineuse (issuée généralement du soleil) pour former des glucides. Puis, chez tous les organismes et en particulier chez les plantes, ces glucides sont oxydés pour reformer de l'eau et du CO_2 au cours de la **respiration** et une partie de l'énergie contenue dans les glucides est transformée en adénosine5'-triphosphate (ATP) qui est la forme d'énergie libre utilisable par la cellule pour effectuer les réactions métaboliques chimiques, mécaniques, de transport). Ce passage de l'énergie lumineuse à l'énergie chimique peut être schématisé de la manière suivante :



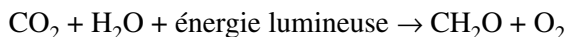
7.3.1 La photosynthèse

• La découverte de la photosynthèse

C'est l'anglais Joseph Priestly en 1771 qui, constatant qu'une souris enfermée sous une cloche hermétiquement close, ne mourrait pas quand elle était en présence d'une plante verte suggéra que la plante devait avoir un rôle dans la survie de ce muridé. Malgré la qualité de ses expériences, il n'a pas vu le rôle de la lumière dans ce

phénomène. Ce n'est qu'en 1777, que le hollandais Jan Ingenhousz découvrit que l'oxygène était fabriqué uniquement par des plantes vertes placées à la lumière. Ceci fut confirmé et complété par le prêtre français Jean Senebier qui, en 1796, montra que simultanément du gaz carbonique (dioxyde de carbone) était fixé et de l'oxygène libéré. Les connaissances sur la photosynthèse se précisèrent grâce à Mayer qui vit en 1845, la lumière comme source d'énergie et Sachs en 1864 qui considéra l'amidon qu'il observait dans les feuilles comme le résultat final de la photosynthèse.

La réaction générale de la photosynthèse pouvait donc déjà s'écrire :



Mais c'est en 1905 que l'anglais Blackman montra qu'il fallait distinguer une phase obscure liée à la température et une phase claire, photochimique indépendante de la température. Hill en 1937 montra que cette dernière correspond à la photolyse de l'eau, tandis que Calvin à partir des années 1940 précisa le métabolisme du carbone dans la phase obscure. Toutes ces dernières années, les connaissances sur les mécanismes de la photosynthèse vont en augmentant, même si les mécanismes qu'elle révèle sont particulièrement complexes. Signe des temps, la terminologie change, les réactions photochimiques, appelées de manière très didactiques « réactions claires » sont devenues les réactions de la **phase 1**, et les « réactions sombres » celles de la **phase 2** de la photosynthèse.

Reprenant cette terminologie, après avoir montré les lieux de la photosynthèse, nous en verrons les différentes phases.

• *Les lieux de la photosynthèse*

C'est dans les chloroplastes que se fait la photosynthèse. Comme ceci a été montré dans le chapitre 4, le chloroplaste est limité par une double membrane. L'externe est continue, tandis que l'interne présente parfois des invaginations dans le stroma. En coupe longitudinale on observe une organisation avec des granums comprenant chacun des disques granaires, les saccules ou thylacoïdes. Ces granums, qui peuvent être constitués de 2 à 100 disques, sont reliés les uns aux autres par des lamelles stromatiques dont l'ensemble forme un réseau continu. Le chloroplaste a trois compartiments : l'intérieur des thylacoïdes, l'espace intermembranaire et l'intérieur du chloroplaste, le stroma. Ces compartiments séparés par des membranes isolent les différentes phases de la photosynthèse. Les réactions de la phase I (réactions claires) se font dans les membranes des thylacoïdes qui contiennent la chlorophylle et les réactions de la phase 2 (réactions sombres) dans le stroma.

La formule de la chlorophylle est bien connue (fig. 7.11). Elle est constituée par :

- quatre noyaux pyrroles en cercle,
- un atome de magnésium au centre,
- quelques substitutions en périphérie dont un alcool à longue chaîne, le phytol.

Il existe plusieurs chlorophylles. La « a » est présente chez tous les végétaux. La « b » ne diffère que d'un CH_3 remplacé par CHO. Elle ne se trouve que chez les végétaux supérieurs et les algues vertes. Quant aux algues brunes et rouges, la chlorophylle est remplacée par des pigments voisins (chlorophylles c et d).

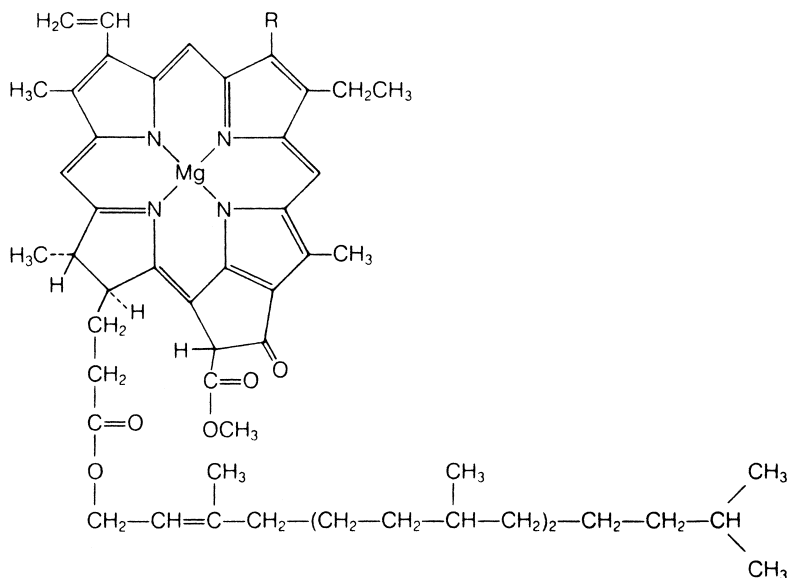


Figure 7.11 - Structure de la chlorophylle a.

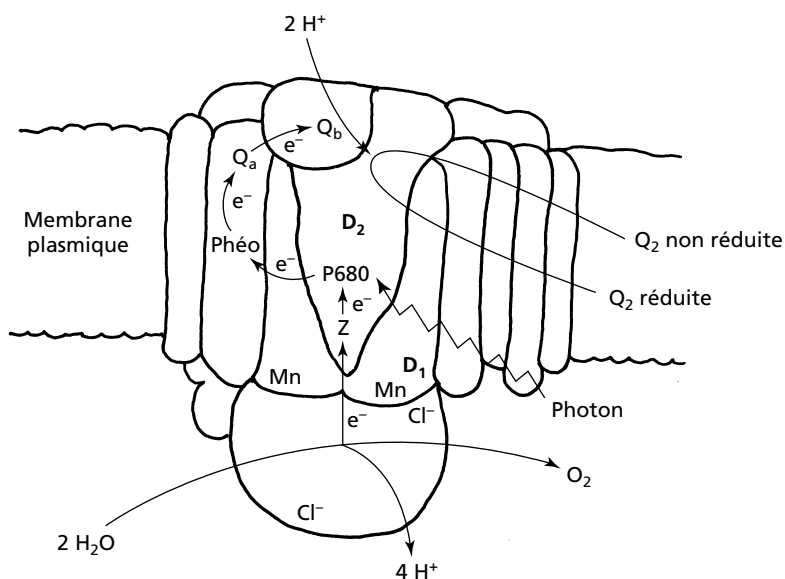


Figure 7.12 - Schéma du photosystème II. (D'après Coleman, modifié.)

Deux grands polypeptides D_1 et D_2 , traversent la membrane plasmique. Sont fixés dessus la chlorophylle, la phéophytine (Phéo) et les transporteurs d'électrons, quinones (Q_a et Q_b) qui interviennent dans les réactions. Quand un photon est absorbé par deux molécules de chlorophylle (P 680), il se produit un transfert d'électrons qui se propage dans le photosystème. Plusieurs ions comme le manganèse, le chlore, le fer, les bicarbonates stabilisent la structure des protéines ou participent aussi aux réactions.

Les molécules de chlorophylle ne sont pas libres dans le chloroplaste. Elles sont liées à des complexes membranaires protéiques des thylacoïdes. La figure 7.12 représente un des deux complexes particulièrement important lors de la photosynthèse.

• La phase 1 de la photosynthèse

À la suite des travaux de Hill en 1937, d'Emerson en 1941 et 1956, on sait que deux systèmes membranaires, propres aux chloroplastes, interviennent dans cette phase 1. Ce sont les photosystèmes 1 (PS I) et photosystèmes 2 (PS II). Ils s'intègrent dans le schéma en Z, bien connu (fig. 7.13).

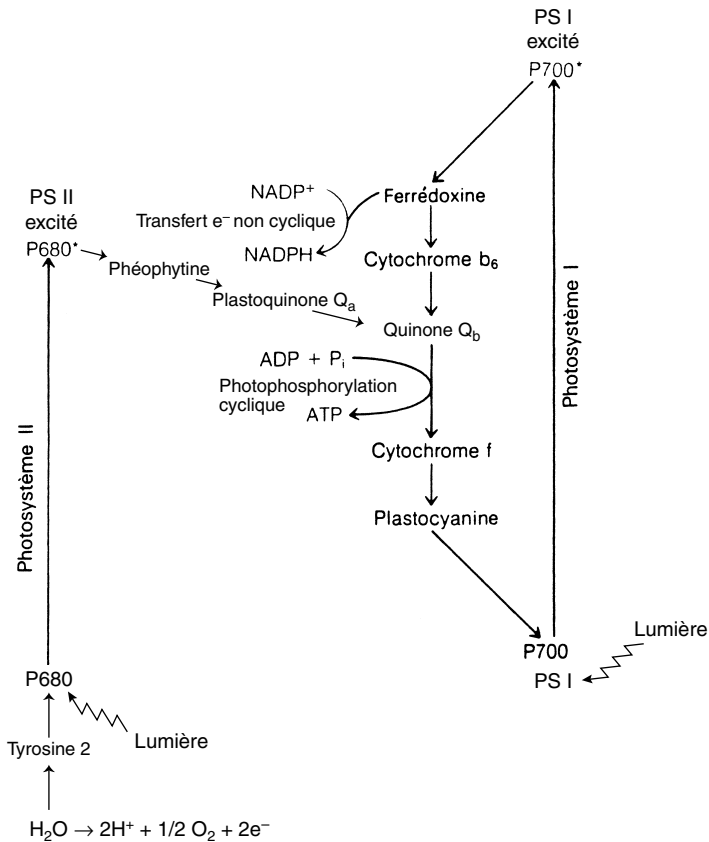


Figure 7.13 - Les transports d'électrons dans la membrane du thylacoïde lors des réactions de la phase I.

Dans le PS I, la chlorophylle est excitée par de la lumière dont la longueur d'onde est de 700 nanomètres (correspond à du rouge clair). En revenant à son état stable, la chlorophylle émet deux électrons qui peuvent être transférés à de nouveaux accepteurs d'électrons de deux manières différentes : soit ils restent dans le système et participent à la phosphorylation de l'ADP en ATP, selon la réaction : $\text{ADP} + \text{Pi} + \text{e}^- \rightarrow \text{ATP}$. On

parle alors de **photophosphorylation cyclique**, soit ils sortent du système lors de la production de $\text{NADP}^+ + \text{H}^+ + \text{e}^- \rightarrow \text{NADPH}$.

Dans les deux cas, il y a accumulation d'énergie.

Le PS II est constitué de cinq composants (fig. 7.12) :

- Un pigment chlorophyllien, donneur primaire d'électrons quand il est excité. Absorbant la lumière à une longueur d'onde de 680 nanomètres (rouge), il est souvent désigné par P680. Il transforme l'énergie lumineuse du photon en énergie potentielle, avec l'émission d'un électron, conduisant en même temps à une séparation des charges électriques.
- Une molécule X, qui émet un électron e^- étant en déficit de charges – devient X^+ et inversement la molécule Y qui reçoit l'électron e^- étant excédentaire en charges – devient Y^- .
- Une tyrosine du polypeptide D_1 (appelée tyrosine Z) ; elle agit comme donneur secondaire d'électrons, rendant à la chlorophylle un électron. Elle est donc en amont de la chlorophylle dans toute la série de réactions qui interviennent dans le PS II. Jusqu'en 1988, où cette tyrosine a été identifiée, on l'appelait, faute de mieux, le composé Z.
- La phéophytine, Pheo, qui est un pigment accepteur des électrons venant de la chlorophylle excitée.
- La plastoquinone Qa qui accepte les électrons issus de la phéophytine
- La quinone Qb qui reçoit à son tour les électrons de Qa.

Lors de la photosynthèse, la chlorophylle du P680 capte un photon. Elle transforme l'énergie du photon, en énergie potentielle en émettant un électron, immédiatement capté (moins de 10^{-12} seconde !) par la molécule de phéophytine. La chlorophylle sépare aussi les charges électriques : la chlorophylle ayant émis un électron porte alors une charge + (puisqu'elle s'est libérée d'un électron, e^-) et la phéophytine une charge – (puisqu'elle a reçu un électron e^-). La phéophytine transmet à la plastoquinone cet électron, elle même le cédant à la quinone Qb (elle se charge donc négativement) et la tyrosine Z en donnant un électron à la chlorophylle se charge positivement. Mais, si on veut que le cycle de transfert recommence, il est indispensable que tous les composants reviennent électriquement neutres. Puisque la chlorophylle reçoit un électron de la tyrosine Z quand elle est à l'état chlorophylle + : elle revient donc à son état stable. Il en est de même pour la phéophytine et de la plastoquinone Qa, mais il y a déséquilibre des charges dans le système puisqu'à l'extrémité la quinone Qb doit éliminer sa charge négative et au début la tyrosine Z doit récupérer l'électron qu'elle a perdu en le cédant à la chlorophylle.

La régénération de la quinone Qb est simple. En captant deux protons elle redevient neutre. Comme, elle n'est pas fixée au PS II, elle peut alors migrer sur la phase interne de la membrane du thylacoïde et passer au PS I où elle participera à la synthèse d'ATP.

La régénération de la tyrosine Z est beaucoup plus difficile, elle doit accepter des électrons d'une substance oxydable. Chez les végétaux chlorophylliens, c'est le

cycle d'oxydation de l'eau qui le permet. En effet, cette tyrosine est directement liée à un complexe producteur d'oxygène pouvant exister sous cinq états d'oxydation S_0 , S_1 , S_2 , S_3 , S_4 . Ce complexe, qui serait lié aux polypeptides D_1 et D_2 , comprend du manganèse (Mn) que les chimistes connaissent bien pour présenter plusieurs degrés d'oxydation (de +2 à +7). Les physiologistes avaient d'abord pensé que l'état S_0 correspondait simplement au Mn (II), S_1 au Mn (III) et S_2 au Mn (IV), pour les autres niveaux de S le niveau d'oxydation du manganèse était beaucoup moins clair ; il apparaîtrait maintenant que ce sont des mélanges ; S_2 par exemple comporterait un atome de Mn (III) et un atome de Mn (IV) ou 3 atomes de Mn (III) et un atome de Mn(IV).

Chaque fois que le PS II absorbe un photon, le complexe manganique passe dans un état d'oxydation supérieur et libère un électron. Lorsque le quatrième photon est absorbé, il atteint S_4 ou S_5 . Mais ces deux niveaux sont instables et retournent spontanément à l'état S_0 en libérant une molécule d'oxygène selon la réaction : $2H_2O \rightarrow 4 H^+ + O_2 + 4 e^-$.

Toujours plus complexe

Il est évident que de nombreux points sont encore inconnus dans ces réactions photochimiques. Néanmoins de nombreuses observations suggèrent que dans le cycle d'oxydation de l'eau les ions chlorures interviennent sur la libération des protons soit en augmentant directement l'efficacité des réactions d'oxydation de l'eau, soit en stabilisant les ions manganèse. De même les ions calcium semblent jouer un rôle, leur carence en effet bloque le retour vers S_0 de S_4 .

Ce système PS II présent chez les plantes vertes ressemble beaucoup à celui décrit chez les *Cyanophyceae* (algues bleues) ce qui confirmerait leur parenté évolutive, inversement les Cyanobactéries (bactéries photosynthétiques) ne produisent pas d'oxygène et le composé Z est un phytochrome. Elles extraient les électrons nécessaires au fonctionnement de leur photosystème, de molécules organiques ou de minéraux simples comme les oxydes de soufre. Elles seraient apparues plus tôt que les algues bleues.

• Les réactions de la phase II

Cette phase se déroule dans le stroma plastidal. Grâce à l'énergie emmagasinée durant la première phase, le dioxyde de carbone est fixé pour être ensuite incorporé dans les glucides de la plante selon le cycle (fig. 7.14) de Calvin et Benson (1950). Deux enzymes sont particulièrement importantes dans ces mécanismes.

La **RubisCo** (ribulose-biphosphate-carboxylase) joue un rôle déterminant chez les plantes dites en C3. Il s'agit de la grande majorité des plantes chlorophylliennes et en particulier la Pomme de terre, la Betterave, les arbres. Cette enzyme fixe le CO_2 atmosphérique sur le ribulose-1,5-diphosphate pour former deux molécules de triose (C3). Mais cette enzyme peut catalyser aussi les réactions de l'oxygène avec le ribulose 1-5 diphosphate. C'est la photorespiration. Ceci se produit quand les quantités de CO_2 dans les lacunes du chlorenchyme sont trop faibles. Cette photorespiration pour la plante n'est pas intéressante puisqu'elle entraîne la dégradation partielle de la molécule de ribulose avec libération de CO_2 . En fait dans ce cas, la photosynthèse

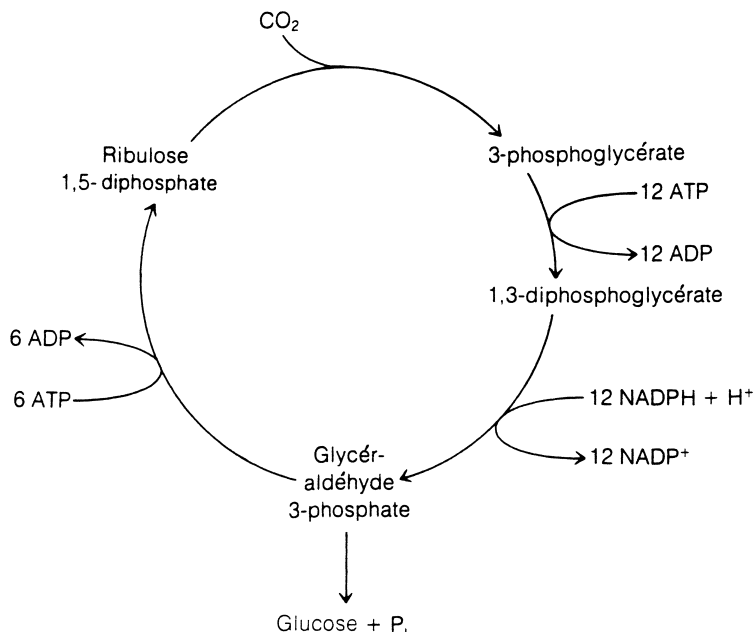


Figure 7.14 - Le cycle de Calvin.

est inversée. La RubisCo a cependant une affinité plus marquée pour le CO_2 que pour l'oxygène et la photosynthèse continue tant que la concentration en CO_2 est supérieure à 0,005 %, même si la concentration en oxygène dépasse les 20 %.

Le problème posé par la fermeture des stomates dans une atmosphère chaude et sèche, provoquant un manque de CO_2 dans le chlorenchyme, est résolu par les végétaux dits en C4, tels que le maïs ou la canne à sucre. Chez ces plantes, les cellules du mésophylle fixent grâce à la **PEPcase** (phosphoénolpyruvate carboxylase) le CO_2 sur un C3 (phosphoénolpyruvate) et produit des acides décarboxyliques en C4, (acide malique essentiellement) (fig. 7.15). La molécule à quatre carbones formée par cette réaction est ensuite transportée vers les cellules des vaisseaux vasculaires où elle est décarboxylée pour redonner du pyruvate et c'est le CO_2 libéré qui entre dans le cycle de Calvin, tandis que le C3 retourne dans le cycle initial. Cette activité PEPcase caractérise les plantes en C4, découvertes en 1966 par Hatch et Slack. Ce sont de nombreuses *Poaceae* tropicales comme le maïs (*Zea mays* L.), le sorgho (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) ou la canne à sucre (*Saccharum officinarum* L.), ainsi que les plantes grasses qui sont en C4.

Au travers de cette présentation de la photosynthèse, on voit combien la signification de la photosynthèse évolue. Même si écologiquement le dégagement d'oxygène en reste l'événement majeur, la photosynthèse n'a pas seulement pour rôle de synthétiser de la matière organique mais surtout de produire un excès d'ATP, élevant ainsi le potentiel énergétique des organismes possédant la photosynthèse et par le jeu des chaînes alimentaires de toute la biosphère.

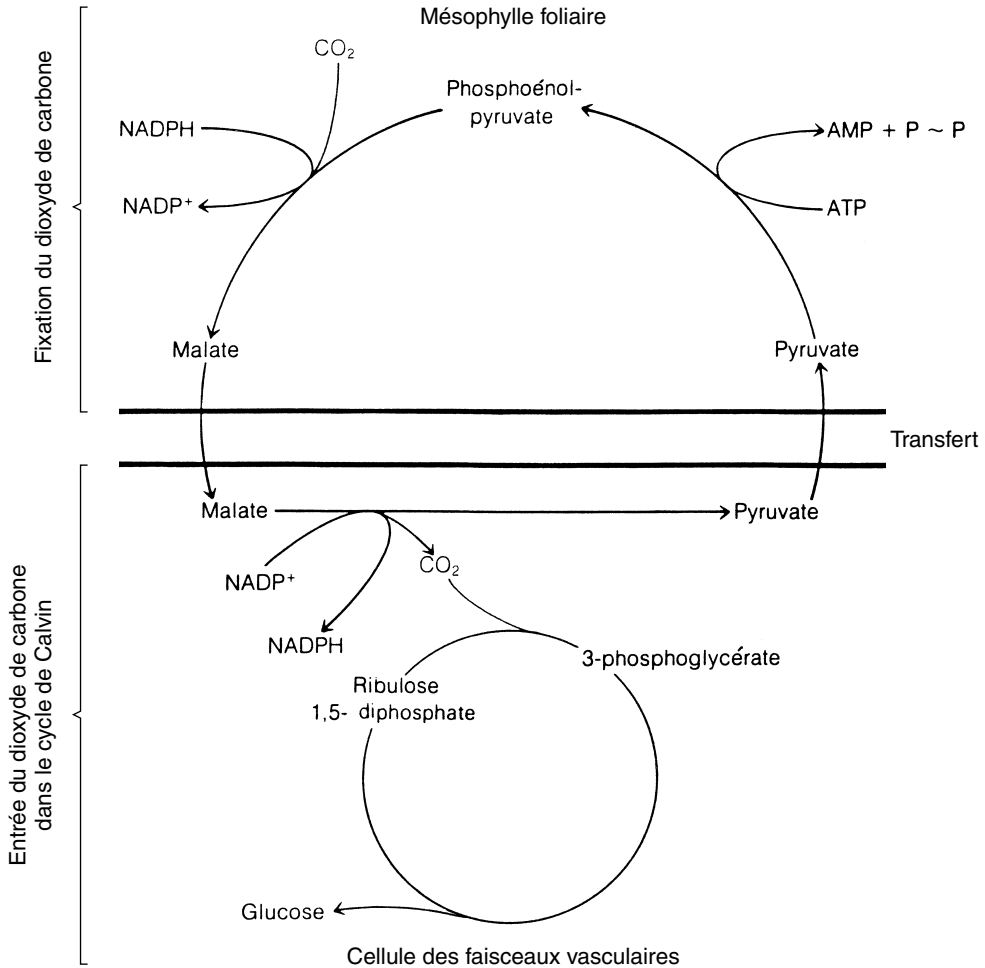


Figure 7.15 – La localisation des réactions II de la photosynthèse chez les plantes de type C4.

Les applications pratiques des connaissances sur la photosynthèse

Contrairement aux connaissances sur l'utilisation de l'eau par les plantes, ou l'absorption minérale, les applications pratiques de la photosynthèse sont relativement peu développées. Elles servent pourtant à mieux maîtriser les chambres de culture *in vitro*. L'utilisation des tubes fluorescents type « blanc industriel » ou « lumière du jour » est à déconseiller, car ayant un spectre d'émission dans les courtes longueurs d'ondes, ils n'apportent pas assez d'énergie au niveau des systèmes photorécepteurs. L'ajout de lampes à incandescence est généralement suffisant pour compenser cette carence.

La concentration en dioxyde de carbone dans l'atmosphère est le facteur limitant de la photosynthèse, c'est pourquoi des serristes ont envisagé d'augmenter sa concentration. De manipulation délicate et surtout nécessitant des enceintes particulièrement bien étanches, cette technique ne s'est guère développée.

7.3.2 La respiration des cellules végétales

Le mécanisme de la respiration aérobie est commun à tous les Eucaryotes et diffère peu entre les plantes et les animaux. Elle constitue une des pierres angulaires de la physiologie végétale et doit être connue de tout biologiste. Cependant comme les mécanismes font appel aux réactions biochimiques, seules les grandes caractéristiques sont données dans ce chapitre, laissant au lecteur intéressé le soin de se reporter à des ouvrages spécialisés pour plus de détails.

Au cours de la respiration, des composés organiques comme le glucose ($C_6H_{12}O_6$) sont dégradés et l'énergie libre libérée est utilisée pour la synthèse d'ATP selon la réaction générale :



L'ATP est la forme d'énergie libre utilisable par la cellule pour effectuer différents travaux (chimiques, mécaniques, ou de transport). Cependant, l'énergie libre contenue dans les sucres ne peut être convertie en ATP directement. Cette conversion nécessite un ensemble de cinq grands groupes de réactions qui se déroulent essentiellement dans les mitochondries¹ (fig. 7.16).

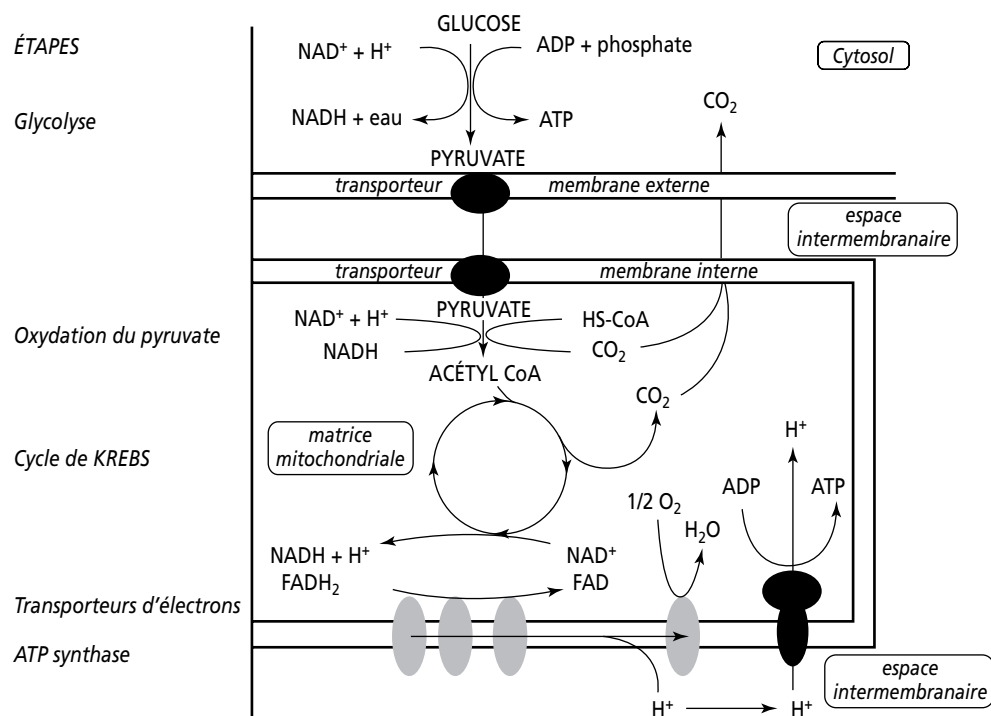


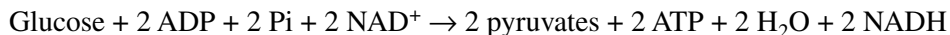
Figure 7.16 - Localisation des étapes de la respiration végétale.

Seule la glycolyse se passe dans le cytosol, les autres réactions dans la mitochondrie.

1. La mitochondrie (cf. figure 4.14) est un organe cellulaire qui comporte une double membrane : une externe et une interne séparées par l'espace intermembranaire. L'intérieur de la membrane interne délimite la matrice.

a) La dégradation du glucose par la glycolyse

La voie de la **glycolyse**, qui s'effectue dans le cytosol, correspond à une série de réactions catalysées par des enzymes qui dégradent une molécule de glucose (à six carbones) en deux molécules de pyruvate (à trois carbones).



Cette voie métabolique produit de l'énergie libre sous forme d'ATP.

La glycolyse se décompose en deux phases :

- dans la première, le glucose est transformé en deux trioses phosphates avec consommation d'énergie ;
- dans la seconde, il y a production d'énergie sous forme d'ATP.

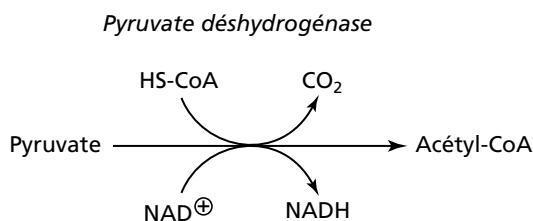
Les différents chaînons métaboliques intervenant dans la glycolyse sont, soit des réactions simples, soit des réactions décomposables en réactions simples. Parmi les dix réactions enzymatiques de la glycolyse, trois dégagent de l'énergie (elles sont exergoniques donc irréversibles). Les autres chaînons sont réversibles et permettent la gluconéogenèse. Enfin, tous les intermédiaires entre le glucose et le pyruvate sont phosphorylés ce qui fait qu'ils ont une charge négative nette à pH 7, les empêchant ainsi de diffuser à l'extérieur de la cellule.

b) La décarboxylation du pyruvate

La deuxième phase s'effectue dans la mitochondrie. Le pyruvate synthétisé dans le cytosol entre dans la mitochondrie grâce à un transporteur membranaire. Il transporte le pyruvate à travers la membrane interne en même temps qu'un ion K^+ en utilisant l'énergie de retour de cette charge positive vers la matrice (chargée négativement).

Ce pyruvate subit dans la matrice une décarboxylation et une oxydation combinée aboutissant à la formation d'acétyl-CoA. Cette réaction irréversible est catalysée par le complexe multi-enzymatique de la pyruvate déshydrogénase.

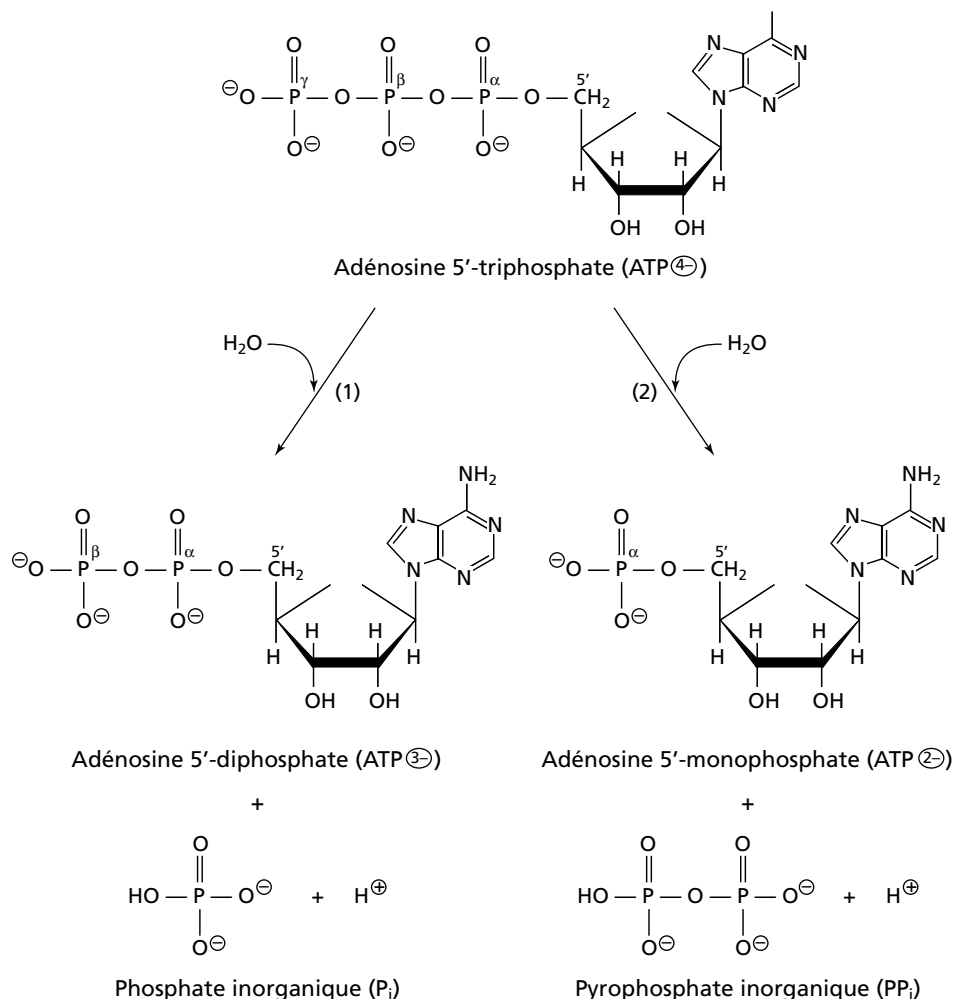
Le groupement carboxyle du pyruvate est retiré sous forme d'une molécule de CO_2 alors que les deux autres carbones restants deviennent le groupement acétyle de l'acétyl-CoA. En même temps se forment de manière concomitante des nucléotides pyridiniques réduits. La réaction bilan est la suivante :



Le NADH produit sera réoxydé ultérieurement par la chaîne respiratoire et permettra la synthèse de trois ATP (étape 4).

Structure et dérivés de l'ATP

L'adénosine 5'-triphosphate (ATP) est un triphosphate de nucléoside qui par hydrolyse donne de l'adénosine 5'-diphosphate (ADP) ou de l'adénosine 5'-monophosphate (AMP) plus du phosphate inorganique :



Dans l'ATP :

- une liaison ester phosphate relie le phosphate α à l'oxygène 5' du ribose ;
- une liaison phosphoanhydride relie les phosphates α – β et β – γ.

L'énergie libre de Gibbs contenue dans l'ATP est transférée au moment où les liaisons phosphoanhydride sont scindées pour former : (1) de l'adénosine diphosphate (ADP) et du phosphate inorganique (P_i) ; (2) de l'adénosine monophosphate (AMP) et du pyrophosphate inorganique (PP_i).

c) Le cycle de Krebs

Le cycle de Krebs¹ ou cycle du citrate a lieu dans la mitochondrie chez les Eucaryotes. C'est le cycle dont le nom est le plus connu de tous les biologistes. Il constitue l'étape finale du catabolisme oxydatif des glucides (mais aussi éventuellement des acides gras et plus rarement des acides aminés) et assure la plus grande part des besoins énergétiques de la cellule grâce à la formation de coenzymes réduits (NADH et le FADH_2) qui seront réoxydés dans la chaîne respiratoire

Le cycle de Krebs peut se décomposer schématiquement en trois étapes (fig. 7.17) :

1. la préparation aux décarboxylations de la molécule de citrate à six atomes de carbones. Une molécule d'acétyl-CoA (à deux carbones) réagit avec une molécule d'oxaloacétate (à quatre carbones) pour donner du citrate, molécule à six carbones ;
2. Les réactions de décarboxylations. Au cours des réactions suivantes, deux atomes de carbone du citrate (provenant des carbones de l'oxaloacétate) sont éliminés sous forme de CO_2 ;
3. La régénération de l'oxaloacétate qui acceptera à nouveau un acétyl-CoA.

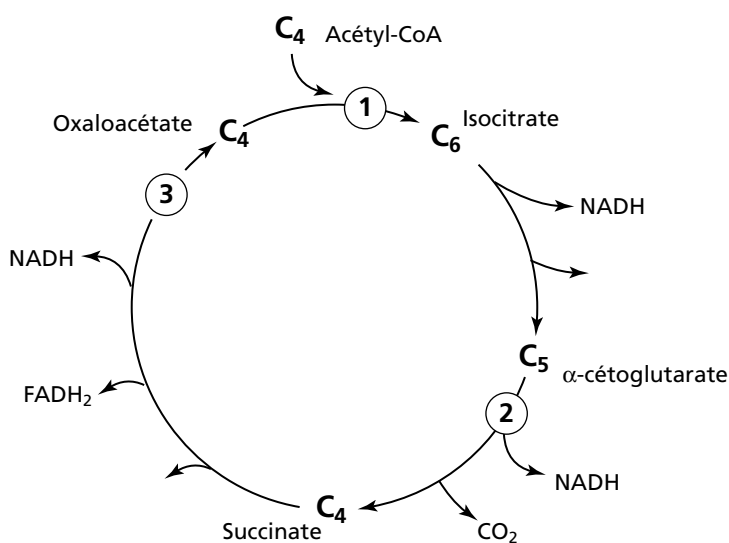


Figure 7.17 - Les trois grandes étapes du cycle de Krebs et la formation de coenzymes réduits.

(1) préparation à la décarboxylation du citrate, (2) décarboxylation, (3) régénération de l'oxaloacétate.

1. Sir Hans Krebs (1900-1981). Prix Nobel 1953 de physiologie médecine pour la découverte dans les années 1930 du cycle qui porte son nom.

d) La chaîne respiratoire

La glycolyse et le cycle de Krebs n'ont produit que quatre molécules d'ATP par la phosphorylation au niveau du substrat. La majeure partie de l'énergie extraite des molécules de glucide est entreposée dans les molécules de NADH et FADH_2 lors du cycle de Krebs. Cette énergie sera convertie en ATP dans la mitochondrie dans la chaîne respiratoire qui se décompose en 2 étapes couplées : la chaîne de transport d'électrons et la chimiosmose.

• La chaîne de transport d'électrons

Les électrons riches en énergie provenant du glucose (transportés par les NADH et FADH_2) sont transférés à des transporteurs d'électrons situés sur la membrane interne mitochondriale. Lors de ce processus, le $\text{NADH} + \text{H}^+$ et le FADH_2 donnent leurs électrons à une série de transporteurs d'électrons situés dans la membrane interne de la mitochondrie. Les composants de la chaîne sont en général des protéines avec des groupements prosthétiques qui peuvent aller d'un état réduit à un état oxydé lorsqu'ils acceptent et donnent des électrons.

La chaîne respiratoire est un ensemble de quatre complexes protéiques (fig. 7.18) inclus dans la membrane interne des mitochondries auxquels sont associés deux cofacteurs qui assurent l'interface entre les complexes. La chaîne respiratoire ne va pas directement fabriquer de l'ATP, mais récupérer l'énergie stockée dans la NADH et la FADH_2 pour créer un gradient de protons. C'est ce gradient qui va fournir l'énergie nécessaire à la synthèse de l'ATP.

Le premier complexe va oxyder le $\text{NADH} + \text{H}^+$ et ainsi se réduire, ce qui revient à prendre deux électrons au cofacteur. L'énergie de cette oxydoréduction va permettre d'éjecter quatre protons hors de la matrice mitochondriale. Le complexe I va ensuite retrouver son état d'oxydation antérieur en transmettant l'électron au coenzyme Q ou ubiquinone. Le second complexe est commun au cycle de Krebs et à la chaîne respiratoire. Il oxyde le FADH_2 en FAD. Le complexe va, en fait, oxyder du succinate en fumarate, (réaction du cycle de Krebs) et les électrons récupérés servent à réduire le FAD en FADH_2 . Comme pour le complexe I, le complexe II retrouve son état antérieur en réduisant l'ubiquinone.

Après l'action du complexe I et du complexe II, on a donc une molécule d'ubiquinone réduite, c'est-à-dire contenant deux électrons. Ces électrons sont transportés à travers la membrane jusqu'au complexe III qu'il va réduire. Ce complexe va se réoxyder en transmettant les électrons au cytochrome C. Cette réoxydation va fournir l'énergie nécessaire pour éjecter quatre nouveaux protons hors de la matrice mitochondriale. Le cytochrome C transporte les électrons jusqu'au complexe IV, le dernier de la chaîne qu'il réduit à son tour. L'oxydant est l'oxygène ; elle permet au complexe IV de retrouver son état antérieur et d'éjecter quatre protons. L'oxygène réduit va former, avec des protons de la matrice, une molécule d'eau, ce qui va encore augmenter le gradient de protons entre les deux côtés de la membrane interne.

Au total, la chaîne respiratoire aura expulsé 12 protons, si elle est alimentée en NADH et huit avec le succinate, ce qui fait 56 protons pour chaque cycle de Krebs.

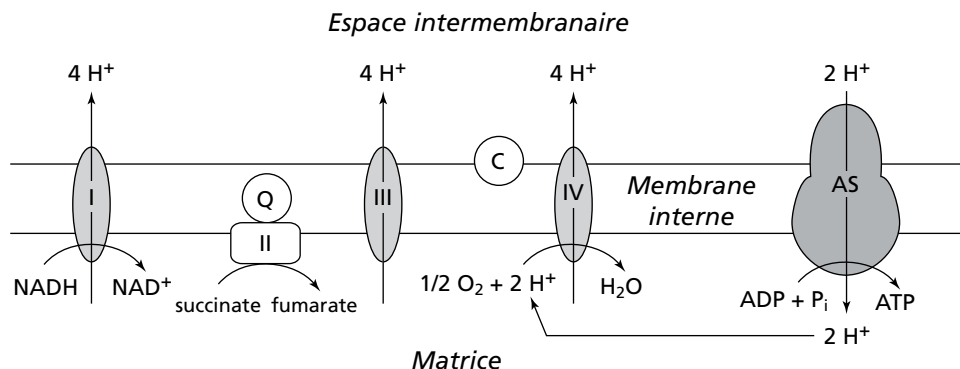


Figure 7.18 - La chaîne respiratoire dans la membrane interne des mitochondries avec les complexes transporteurs d'électrons (I, II, III et IV) et l'ATP synthase (AS) qui permet la synthèse de l'ATP.

• La chimiosmose : la synthèse d'ATP

Le fonctionnement de la chaîne respiratoire a permis la création d'un gradient de pH entre la matrice mitochondriale et l'espace intermembranaire des mitochondries. Mais il n'y a pas encore eu de synthèse d'ATP. Cette synthèse est effectuée par une autre protéine membranaire, l'ATP-synthase (ou ATP-synthétase). L'ATP-synthase (AS) est semblable à une pompe ionique chargée de réguler les flux d'ions de part et d'autre de la membrane. En fonctionnement normal, elle expulserait deux ions H^+ pour chaque molécule d'ATP hydrolysée. Toutefois, le gradient électrochimique des ions H^+ est tel que la pompe fonctionne à l'envers : l'entrée de deux ions H^+ assure la synthèse d'une molécule d'ATP à partir d'ADP et de phosphate inorganique. Les H^+ retournent à la matrice en passant par l'ATP synthétase.

Par ce mécanisme nommé la chimiosmose¹, le passage exergonique des protons est couplé avec la phosphorylation des l'ATP.

Les molécules d'ATP ainsi formées se retrouvent dans la matrice mitochondriale où leur présence est peu intéressante. Pour passer dans le hyaloplasme, elles empruntent un anti-port, une protéine permettant de faire passer de l'ATP dans le sens matrice mitochondriale vers l'espace intermembranaire puis vers le cytosol tandis que de l'ADP passe dans le sens inverse même si la différence de potentiel créé en partie par le gradient de protons induit un transport 30 fois plus rapide de l'ATP par rapport à l'ADP.

e) Bilan de la synthèse d'ATP formé au cours de la respiration

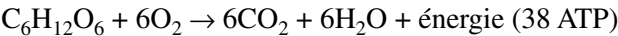
La respiration cellulaire permet la production d'ATP à partir de la dégradation complète de molécules organiques, en présence d'oxygène. Chaque molécule de glucose dégradée produit 38 molécules d'ATP, comme le montre le tableau (tabl. 7.7.) suivant :

1. Peter Mitchell (1920-1992) a reçu le prix Nobel de chimie en 1978 pour sa théorie de la chimiosmose mitochondriale (le gradient de concentration de protons formé de part et d'autre de la membrane interne sert de réservoir d'énergie libre pour la synthèse d'ATP).

Tableau 7.7 – Production d’ATP par une molécule de glucose dégradée lors de la respiration végétale.

Étape	Formation d’ATP au niveau du substrat	Phosphorylation oxydative : chaîne respiratoire et ATP-synthase	Molécules d’ATP formées
Glycolyse	2 ATP	—————	2 ATP
Pouvoir réducteur du NADH + H ⁺ de la glycolyse	—————	2 NADH + H ⁺	6 ATP
Pyruvate déshydrogénase	—————	2 NADH + H ⁺	6 ATP
Cycle de Krebs	2 ATP	————— 6 NADH + H ⁺ 2 FADH ₂	2 ATP 6 × 3 = 18 ATP 4 ATP
Nombre total de molécules d’ATP synthétisées			38 ATP

L’équation bilan de la respiration cellulaire est donc :



Théoriquement, chaque mole de glucose devrait pouvoir produire 38 moles d’ATP (2 dans la glycolyse, 2 dans le cycle de Krebs et 34 dans la chaîne respiratoire) soit un rendement d’environ 40 % (40 % de l’énergie du glucose convertie en ATP et 60 % en chaleur). En pratique, la cellule parvient à tirer environ une trentaine d’ATP par molécule de glucose.

**f) Le métabolisme des lipides et des protéines
comme autres sources d’ATP**

Le glucose n’est pas la source unique de substrat pour la synthèse de l’ATP. Les lipides et les protéines peuvent aussi intervenir (fig. 7.19). Cette dégradation des lipides est particulièrement active et importante au moment de la germination.

Les triglycérides des lipides sont catabolisés en acides gras et glycérol. Le glycérol peut être converti en pyruvate (fig. 7.19 ①) et entrer dans le cycle de Krebs. Les acides gras sont coupés, en deux molécules à deux carbones, pour produire de l’acétyl CoA qui entre dans le cycle de Krebs également (fig. 7.19 ②).

Le catabolisme des protéines suit un scénario similaire. Les protéines sont hydrolysées en acides aminés. Le groupe aminé est coupé et entre dans le cycle de l’urée. Le reste de la molécule entre dans le cycle de Krebs (fig. 7.19 ③).

Ainsi, tous les êtres vivants de la biosphère dépendent de cette transformation de l’énergie solaire en énergie chimique par la photosynthèse. Quand ils sont autotrophes, ce qui est le cas des plantes (sauf les plantes parasites), l’énergie chimique accumulée dans les glucides est transformée par la respiration en ATP. Cet ATP est la forme d’énergie libre utilisable par la cellule pour effectuer différents travaux (chimiques, mécaniques, ou de transport). En conclusion, la photosynthèse des végétaux alimente continuellement la biosphère en oxygène et la respiration restitue sous forme de CO₂ le carbone provenant des glucides dégradés.

7.3 • Le cycle vital du carbone et de l'énergie

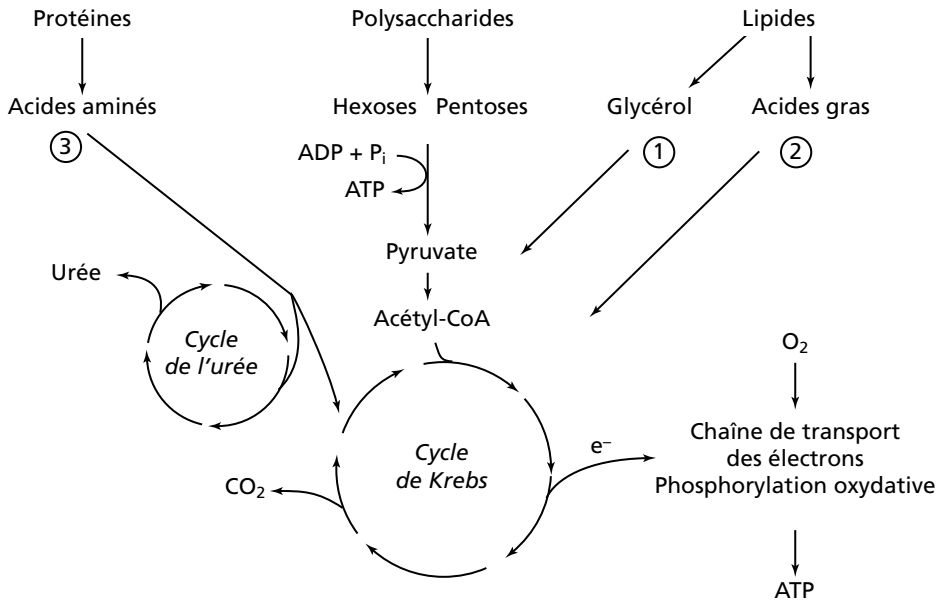


Figure 7.19 - Synthèse de molécules d'ATP lors de la dégradation des lipides (①) et (②) et des protéines (③).

L'ATP-synthase

L'ATP-synthase est un complexe protéique enzymatique de masse moléculaire élevée (entre 550 à 650 kDa) qui se trouve dans les crêtes mitochondriales, la membrane des thylacoïdes et la membrane plasmique. Le rôle de cette

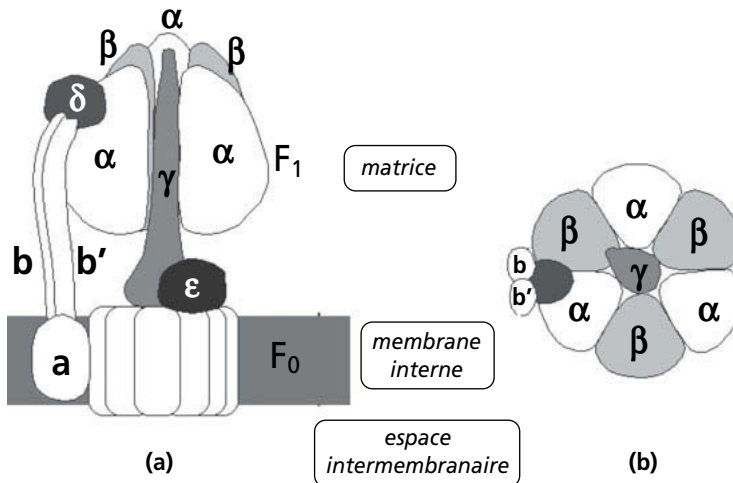


Figure 7.20 - Structure de l'ATP-synthase montrant les différentes unités constitutives de l'enzyme.

a) Schéma longitudinal, (b) vue apicale de F₁.
(D'après Moreau et Prat, *Biologie et multimédia*.)

protéine membranaire est de synthétiser l'ATP à partir du gradient électrochimique de protons entretenus par la chaîne respiratoire et d'adénosine diphosphate ADP, ainsi que de phosphate inorganique. Les ATP-synthétases (ou -synthases) constituent 15 % de la masse protéique de la membrane mitochondriale.

Structure de l'ATP-synthase (fig. 7.20)

La partie F1 (appelée aussi « partie Knob » ou « bosse » protéique hydrophile) fait saillie dans la matrice mitochondriale. Il comprend cinq sous-unités de neuf polypeptides (3α , 3β , 1δ , 1γ , 1ϵ). Les trois sites catalytiques des nucléotides sont situés aux interfaces $\alpha\beta$.

La partie Fo est un complexe protéique intégré à la membrane. Elle est composée de 13 sous-unités : 1 a, b et b' et 10 c. La sous-unité a forme deux demi-canaux à protons permettant le passage des protons entre les deux faces de la membrane à l'intérieur de la bicouche.

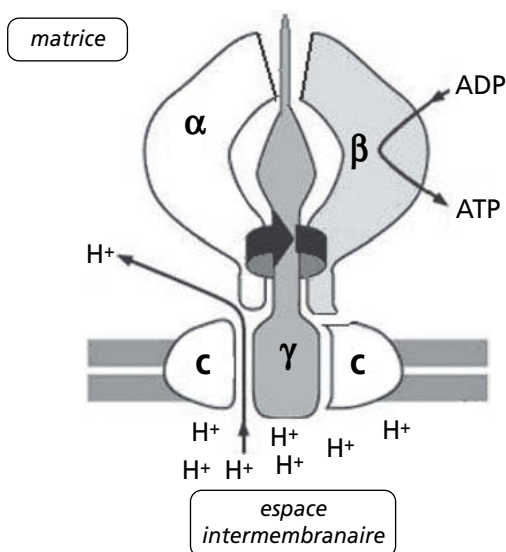


Figure 7.21 – Le moteur moléculaire de l'ATP-synthase.

(D'après Moreau et Prat, *Biologie et multimédia*.)

La synthèse de l'ATP

L'enzyme fonctionne comme un moteur moléculaire dans lequel le stator est constitué par les sous-unités α et β du F1, les sous-unités b, b' et δ et la sous-unité a de Fo. Le rotor est constitué de l'anneau des 10 sous-unités c et de « la tige » interne du F1 (sous-unités γ , δ , ϵ). Le passage des ions H^+ entraîne la rotation de la sous-unité « c ». C'est ce mouvement qui permet la formation d'ATP à partir d'ADP et P dans la partie qui dépasse de la membrane. La sous-unité a sert à l'entrée des protons qui sont ensuite relayés par la couronne formée par les sous-unités c. Ce mécanisme de rotation de la « tige γ » par rapport à l'anneau formé par les sous-unités α et β a été démontré par H. Noji, R. Yasuda, M. Yoshida et K. Kinoshita en 1997. Le rotor effectue environ 130 révolutions par seconde, chaque rotation complète s'accompagne de la synthèse de trois molécules d'ATP.

Paul D. Boyer (UCLA) et John E. Walker (Cambridge) ont remporté (avec Jens C. Skou) le prix Nobel de chimie en 1997 pour leur découverte du fonctionnement de l'ATP-synthase.

7.3.3 La photorespiration

Travaillant dans les années 1970 sur les émissions de gaz carbonique par les plantes, des chercheurs constatèrent que l'émission de CO_2 s'accroissait lorsque la plante était éclairée. En cherchant la cause de cette émission supplémentaire de CO_2 à la lumière, ils montrèrent que la respiration mitochondriale n'était pas influencée par l'intensité de la lumière. Ceci impliquait que la plante possède une autre respiration (dégagement de CO_2) qui ne prend naissance qu'à la lumière et dont l'intensité est fonction de l'activité photosynthétique de la plante. Cette respiration a été appelée **photorespiration**. En effet, l'émission de CO_2 et l'absorption de O_2 s'effectuent à la lumière. Son mécanisme est décrit dans la figure 7.22.

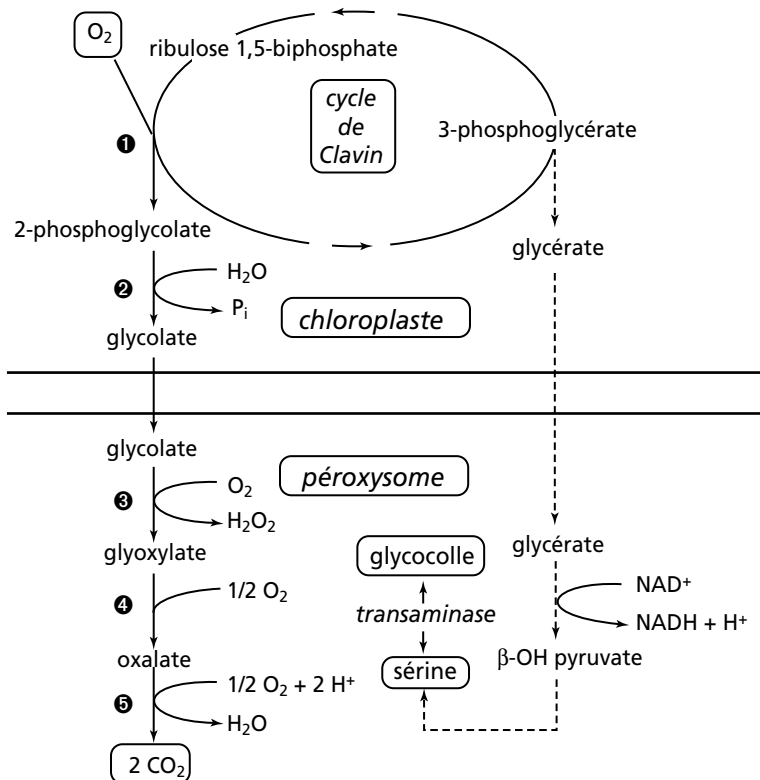


Figure 7.22 - Les étapes de la photorespiration.

- ❶ Fixation de l'oxygène sur le phosphoglycolate. ❷ Formation du glycérate 3-phosphate. ❸ Oxydation du glycolate. ❹ Formation d'oxalate. ❺ Formation de CO_2 . --- Exemples d'autres synthèses liées à la photorespiration.

Le métabolite consommé pour produire le CO_2 est le phosphoglycolate (fig. 7.22, ❶) qui est fabriqué pendant le déroulement du cycle de Calvin sous l'action de la RubisCo en présence du ribulose 1,5-biphosphate et de l'oxygène comme substrats.

Dans le chloroplaste la RubisCo en fixant une molécule d'oxygène sur le ribulose 1,5-biphosphate produit un intermédiaire instable qui se casse en donnant un glycérate

3-phosphate qui réintègre le cycle de Calvin et un phosphoglycolate (fig. 7.22, ②). C'est ce dernier qui est l'objet d'une séquence de réactions, dans le peroxyosome, conduisant au dégagement de deux molécules de CO_2 .

Le phosphoglycolate est déphosphorylé dans le chloroplaste en glycolate. Il peut ainsi traverser les membranes pour être oxydé dans les peroxyosomes. La réaction est catalysée par la glycolate oxydase avec formation de peroxyde d'hydrogène qui est dégradé par une catalase (fig. 7.22, ③). Toujours dans les peroxyosomes, le glyoxylate, peu soluble, est oxydé d'abord en oxalate par la glyoxylate oxydase (fig. 7.16, ④). Le glyoxylate est oxydé, à son tour, en deux molécules de CO_2 par l'oxalate oxydase (fig. 7.22, ⑤).

La respiration mitochondriale consomme 20 % des assimilats journaliers produits par la photosynthèse au niveau des feuilles et entraîne une perte de 40 % à 50 % des produits de la photosynthèse journalière au niveau de la plante entière. La photorespiration par son implication avec le cycle de Calvin, représente aussi une perte de 30 % de la totalité du CO_2 assimilé. À la fin d'une journée seuls 20 à 30 % du carbone assimilé demeurent dans la plante. La respiration mitochondriale est un processus indispensable aux organismes aérobies et le prélèvement des 40 à 50 % peut être considéré comme normal puisqu'elle produit l'ATP, nécessaire au métabolisme. La photorespiration a longtemps été considérée comme un gaspillage énergétique chez la plante, pourtant elle est nécessaire car elle est à l'origine de nombreuses synthèses au niveau de la plante comme le glycocolle ou la sérine (fig. 7.22).

La photorespiration résulte du fonctionnement de la RubisCo qui existe donc dans toutes les espèces. Cependant, lorsqu'on compare les plantes de type C3 et celles de type C4 (cf. les réactions de la phase II de la photosynthèse) les mesures montrent que le dégagement de CO_2 , provenant de la photorespiration, est réduit ou même inexistant chez les plantes de type C4. Ceci a conduit souvent, par abus de langage, à dire que les plantes de type C4 n'ont pas de photorespiration. L'explication de ce phénomène est simple. Compte tenu de la localisation profonde du Cycle de Calvin dans les chloroplastes des cellules de la gaine périvasculaire, le CO_2 produit par photorespiration est piégé par la PEPCase au niveau des cellules mésophylliennes et restitué aux chloroplastes avant leur sortie de la feuille. Ce recyclage de CO_2 est une composante de l'efficacité photosynthétique élevée, reconnue aux plantes de type C4.

7.4 LA CIRCULATION DE LA SÈVE BRUTE ET DE LA SÈVE ÉLABORÉE

7.4.1 L'ensemble transporteur : xylème et phloème

Lors de l'alimentation hydrique de la plante (cas des Angiospermes), nous avons vu (cf. 5.7, 7.1.2) que l'eau absorbée par les racines constitue la sève brute et transite dans les vaisseaux du xylème. Les produits du métabolisme, sont aussi véhiculés dans la plante mais dans la sève élaborée qui circule dans les vaisseaux du phloème. Ainsi :

- Le xylème est constitué essentiellement de longs vaisseaux formés d'une suite continue de cellules mortes et rigides, d'un diamètre compris entre 20 et 400 µm. Les parois transversales se sont résorbées formant ainsi de véritables tuyaux transporteurs d'eau. Les parois latérales sont imprégnées de lignine, leur conférant une résistance mécanique importante. Les échanges sont néanmoins possibles avec les parenchymes environnants au travers des ponctuations sans lignine. Chez toutes les plantes vasculaires, on voit aussi quelques trachéides, longues cellules vivantes, aux extrémités effilées, beaucoup moins favorables aux mouvements de l'eau (elles constituent, cependant, les éléments conducteurs des Gymnospermes). À l'intérieur des vaisseaux du bois circule la sève brute. C'est une solution légèrement acide, très diluée (99 % d'eau) de nombreux ions (nitrates, ammonium, phosphates, sulfates, chlorures...) absorbés par les racines et transférés aux bourgeons, feuilles, fleurs et autres fruits. Généralement, elle ne contient pas de glucides ; excepté chez les plantes ligneuses pérennes, à la fin de l'hiver¹. Ils proviennent des réserves carbonées de la plante et sont destinées à alimenter les bourgeons végétatifs et floraux en croissance, incapables d'effectuer la photosynthèse. De même, elle transporte aussi des régulateurs de croissance (cf. 9.3.1). Cette sève brute se déplace à une vitesse de 1 à 6 mètres par heure avec des variations journalière (maximale le matin, minimale la nuit) et saisonnière (maximale au printemps, minimale en hiver). Cette circulation est assurée par la poussée radiculaire agissant de bas en haut sur la colonne de sève, contre la pesanteur et la transpiration foliaire aspirant la sève de bas en haut. Cette dernière a le rôle le plus important. Pour que la circulation puisse se faire sans problème, il ne faut pas que dans les vaisseaux, la colonne d'eau soit interrompue par une bulle d'air, qui romprait la cohésion des forces de succion. Pour éviter cet inconvénient, les vaisseaux sont parfois munis de petits diverticules en forme d'anse recourbée vers le haut, destinés à piéger une bulle inopportune !
- Le phloème est constitué de longues cellules vivantes de 15 à 60 µm de diamètre formant les tubes criblés. Le cytoplasme, dépourvu d'organites², très mince est plaqué contre la paroi. Pour vivre, ces cellules doivent puiser leurs nutriments, essentiellement des protéines, dans les cellules compagnes, peu différenciées, grâce à des plasmodermes branchus qui connectent les cellules. La sève élaborée qui y circule, est légèrement basique (pH 7,5/8,5) et beaucoup plus concentrée. Elle contient majoritairement des glucides à des concentrations pouvant dépasser les 300 grammes par litre. Tous les sucres transportés sont non réducteurs, donc stables. Chez beaucoup d'espèces le saccharose est le seul glucide, pourtant chez les *Cucurbitaceae*, comme le melon, il est accompagné d'oligosaccharides de la famille du raffinose, tandis que chez d'autres plantes la sève élaborée véhicule des

1. C'est la sève brute des érables (*Acer saccharinum* L., *Aceraceae*) qui est collectée au Canada dans les érablières. Une fois réduite, par évaporation de l'eau, le liquide récolté donne le sirop d'érable. Chez le pommier (*Malus primila* Mill., *Rosaceae*), la sève brute contient en hiver du sorbitol (glucide réduit) assurant par une baisse du point de congélation (loi de Raoult) une protection contre le gel.

2. Dépourvues de noyau, les cellules des tubes criblés, constituent, comme les globules rouges sanguins, un des très rares exemple de cellules anucléées.

polyols (mannitol, chez le frêne, sorbitol chez le pommier). On ne trouve pas de glucides réducteurs comme le glucose et le fructose dans la sève élaborée¹. Sont présentes aussi, des substances azotées réduites comme le glutamate et l'aspartate ainsi que des régulateurs de croissance et des ions, comme le potassium, le calcium, le magnésium ou les phosphates. À l'inverse de la sève brute qui se déplace vite, unidirectionnellement et d'un seul tenant avec relativement peu d'échanges sur le trajet, la sève élaborée se déplace lentement, dans toutes les directions et fait l'objet de très nombreux échanges. Cependant les deux flux de sèves ne sont pas totalement indépendants. Tout au long des tissus conducteurs, le phloème et le xylème qui suivent exactement des chemins parallèles des racines jusqu'aux plus petites nervures foliaires échangent continuellement de l'eau et des substances minérales ou plus rarement organiques.

7.4.2 Le transport des assimilats

Après leur synthèse les assimilats ne peuvent rester sur place et doivent rejoindre les zones en croissance ou les organes de stockage. Ceci est le rôle de la sève élaborée. Il comprend trois phases principales : un transport latéral des sucres et des acides aminés qui se déversent dans les tubes criblés, un déplacement longitudinal vers le haut et/ou vers le bas dans le phloème, puis de nouveau un transfert latéral vers les organes en croissance ou de réserve comme les fruits, les graines ou les tubercules...

a) Le déversement des assimilats dans les tubes criblés

Depuis quelques années, les physiologistes ont établi qu'il s'effectue selon au moins deux modalités :

1. Dans les feuilles, les acides aminés et les glucides issus du métabolisme circulent dans les parenchymes en passant par les plasmodesmes cellulaires. Au niveau de la cellule compagne, les plasmodesmes sont peu nombreux et ce sont des transports actifs secondaires avec transporteurs (intérieur de la cellule du parenchyme/ paroi) et cotransporteurs (paroi/intérieur de la cellule compagne) qui permettent leur entrée puis leur déversement dans le tube criblé simplement par des plasmodesmes (souvent branchus). Deux points importants sont à retenir quant aux glucides : 1) il n'existe pas à la surface des cellules compagnes des transporteurs actifs de glucose et fructose, la sève élaborée ne peut donc en contenir ; 2) le transport actif secondaire du saccharose permet d'avoir une concentration de cet élément beaucoup plus importante dans le phloème que dans les parenchymes foliaires, ce qui explique les fortes concentrations observées.
2. Chez plusieurs espèces, comme celles appartenant à la famille des *Cucurbitaceae*, il n'existe pas de transports actifs secondaires du saccharose. Tous les échanges se font par des plasmodesmes. Arrivé dans la cellule compagne le saccharose est transformé en raffinose (trisaccharide) par adjonction d'une molécule de galactose

1. Le glucose n'est pas transporté dans le « système circulatoire » des végétaux, alors que c'est la forme privilégiée du transport des glucides chez l'animal.

ou stachyose (tétrasaccharide) à deux galactoses. La cellule compagne, différente du premier cas, porte alors le nom (imprécis) de cellule intermédiaire. Ces glucides passent dans le phloème par les plasmodesmes branchus mais ne peuvent, par leur configuration spatiale et leur encombrement, revenir vers le parenchyme ; ils restent donc dans le phloème.

b) Les déplacements longitudinaux

L'entrée active des glucides dans le phloème des feuilles va créer un gradient osmotique entraînant un apport d'eau, venant du xylème, dans les tubes criblés. Cette eau va pousser la sève élaborée en place vers le bas. Simultanément dans les organes de réserve ou les méristèmes, des molécules de glucides vont sortir du phloème. Dans les tissus avoisinants, le potentiel hydrique est, alors, plus négatif que dans le phloème ; de l'eau sort du tube criblé et la sève élaborée est aspirée. L'ensemble de ces différentes actions met en mouvement la sève élaborée mais de manière très passive.

c) La redistribution vers les méristèmes et les organes de réserve

Généralement le saccharose des tubes criblés passe dans les cellules des fruits et des organes de réserves par des transports actifs secondaires. Arrivés dans le cytoplasme des cellules receveuses, ils sont souvent hydrolysés en glucose et fructose par des invertases, ces sucres peuvent rejoindre la vacuole toujours par des transports actifs. Dans les méristèmes le saccharose et les acides aminés quittent les tubes criblés essentiellement par les plasmodesmes, la perméabilité de ceux-ci progressivement diminue en même temps qu'augmente la différenciation des cellules. Les transports actifs secondaires se mettant en place progressivement.

Transports par la sève et agronomie

En plus des aspects strictement physiologiques, la conduction des sèves est d'une grande importance en agronomie. En effet de nombreux pesticides, comme les herbicides, les fongicides, les insecticides ou les nématicides sont des produits systémiques. Ceci signifie qu'appliqués en pulvérisation foliaire, ils vont pénétrer à l'intérieur des feuilles et être véhiculés dans la plante par la sève élaborée. C'est le cas par exemple du glyphosate (nom commercial : *Round up*) qui est un inhibiteur de la photosynthèse, donc un herbicide. La bonne connaissance de cette systémie permet de concilier efficacité et maîtrise des quantités apportées.

Résumé

Pour se nourrir les plantes ont besoin d'eau, de sels minéraux et d'anhydride carbonique.

Elles puisent leur eau dans le sol au moyen des racines, et plus particulièrement par les poils absorbants. L'eau entre dans la racine par des gradients de potentiels hydriques. Arrivée dans les vaisseaux du xylème, elle transite dans la plante avant de parvenir au niveau des feuilles où il se produit un changement d'état. De liquide, elle devient gazeuse et sort par les stomates. Ces derniers peuvent s'ouvrir et se fermer en fonction des conditions extérieures. L'eau sert peu au métabolisme direct mais constitue le moyen employé par la plante pour réguler l'énergie solaire qu'elle reçoit.

Les plantes se nourrissent aussi d'éléments minéraux qu'elles prélèvent dans le sol. Les besoins sont différents selon les éléments. Les macroéléments absorbés sont le potassium, le calcium, les nitrates et les phosphates ainsi que toute une série d'oligo-éléments. Ce sont des ions qui pénètrent à l'intérieur du végétal soit par diffusion facilitée, soit par transport actif.

La photosynthèse est aussi une grande fonction physiologique des plantes. Elle se produit dans les chloroplastes grâce à la chlorophylle. Il est possible de séparer les réactions I (réactions claires) des réactions II (réactions sombres). Dans les premières, les deux photorécepteurs sont excités par la lumière ce qui permet de produire de l'ATP. Pour que le système fonctionne, il est nécessaire qu'il se produise une coupure de la molécule d'eau libérant deux électrons et de l'oxygène, qui est éliminé. Dans la deuxième étape, le CO_2 est fixé par l'intermédiaire de la Rubisco dans un cycle en C3 permettant la synthèse de glucose. Chez certaines plantes cette fixation passe par un intermédiaire le phospho-énolpyruvate. C'est un moyen pour les plantes de s'affranchir des conditions climatiques trop rudes ou trop sèches qui pourraient perturber la photosynthèse. Le bilan final de la photosynthèse est un excédent d'énergie fixée sous forme d'ATP.

LA PLANTE DANS SON MILIEU ENVIRONNANT

8

Les plantes pour leur immense majorité sont immobiles, ce qui implique qu'elles subissent continuellement les actions du milieu environnant comme la pluie, le vent, le gel mais aussi la sécheresse et la chaleur. Pour ne pas être éliminées dès la moindre agression du milieu extérieur, les plantes doivent exprimer des adaptations aux conditions du milieu.

Le rythme des saisons influe grandement sur la vie des plantes. Arcimboldo (1527-1593), dans ses tableaux composés d'assemblages étudiés de végétaux, a montré, peut-être mieux qu'aucun autre peintre, que, dans l'année, il y a la période des feuilles, des fleurs, des fruits. La vie des plantes se synchronise avec les saisons. Les deux périodes les plus dures pour les plantes sont l'hiver et ses froidures et l'été avec la sécheresse. Pour affronter la première, elles adoptent des cycles biologiques pendant lesquels les organes offrent le maximum de résistance au gel. Pour la seconde, elles modifient leur comportement de manière particulièrement efficace.

Mais la plante n'est pas un individu, seul, isolé sur une île déserte en plein milieu de l'océan pacifique ou atlantique. Des relations s'établissent entre les plantes et les autres organismes qui vivent en un même lieu. Ce sont toutes ces adaptations et ces relations qui seront développées dans ce chapitre.

8.1 LES PLANTES ET LE RYTHME DES SAISONS

Pour affronter le froid, les plantes adoptent des rythmes de vie ne dépassant pas un an, ou entrent en vie ralentie.

8.1.1 Les types biologiques

Les plantes ont des durées de vie très variables. Elles peuvent être regroupées en trois catégories.

- Les **plantes annuelles**. Il s'agit de plantes qui font leur cycle de développement complet en moins d'une année. Pour rappeler qu'elles ne voient qu'une fois l'été les biologistes les appellent aussi des **thérophytes**. La production de **diaspores** très déshydratées est un moyen d'affronter les rigueurs de l'hiver. Ce sont les graines

des Spermaphytes ou les spores sexuées des champignons, comme le mildiou de la vigne (*Peronospora viticola* Berl. & De Toni, *Peronosporaceae*). Ces diaspores assurent la dissémination des plantes et leur survie.

- Les **plantes bisannuelles**. Ce sont des plantes, qui ont besoin de deux années civiles pour effectuer un cycle complet de développement. Au cours de la première année de développement, elles accumulent des réserves dans leurs racines avant de fleurir lors de la seconde année (la carotte (*Daucus carota* L. *Apiaceae*), le salsifis (*Tragopogon porrifolium* L. *Apiaceae*)).

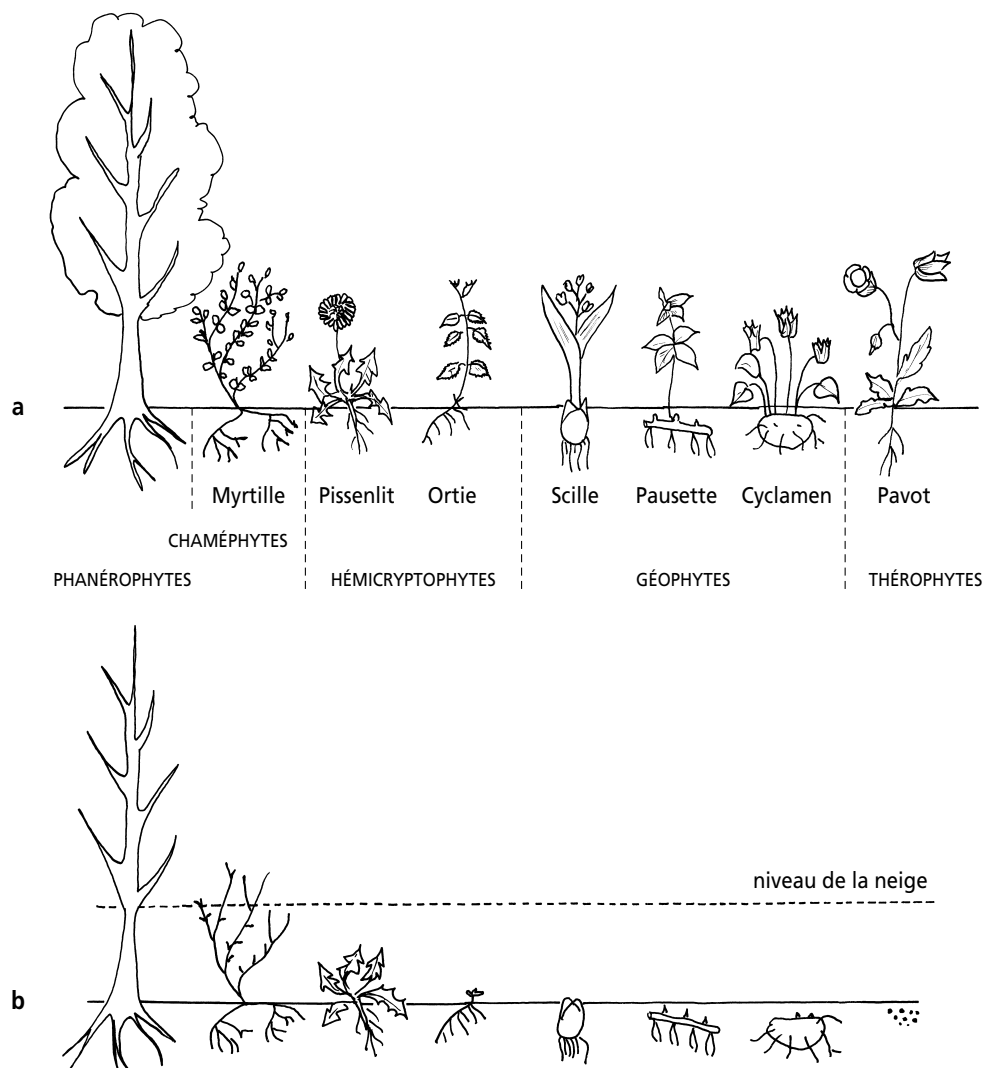


Figure 8.1 - Schémas des différents types biologiques selon la terminologie de Raunkiaer.

a, plantes en période de végétation ; b, les mêmes en hiver (les échelles entre les différents exemples ne sont pas respectées).

- Les **plantes pérennes** (vivaces). Elles peuvent vivre de nombreuses années. Certains Séquoias d'Amérique du nord dépasseraient ainsi les 2 000 ans. En Europe, la durée de vie des arbres est certainement plus courte. On connaît, cependant, en forêt de Fontainebleau des chênes (*Quercus robur* L. *Fagaceae*), remarquables par François 1^{er} au XVI^e siècle pour leur **port** particulièrement magnifique, qui sont morts aux environs des années 1970, donc à un âge oscillant autour de 800 ans.

La très grande majorité des plantes vivaces fleurissent tous les ans. Il en existe cependant qui ne fleurissent qu'une fois avant de mourir. Deux exemples sont bien connus en Europe : les agaves (*Agave americana* L. *Agavaceae*) et les bambous¹.

Les plantes bisannuelles et les pérennes conservent une partie de leur appareil végétatif en hiver. Les biologistes classent les plantes en fonction du degré de protection des bourgeons. À la suite de Raunkiaer (1907) ils définissent ainsi quatre grandes catégories (fig. 8.1).

- Les **phanérophytes** regroupent les arbres, arbustes et arbrisseaux. Leurs bourgeons sont visibles toute l'année même en plein hiver.
- Les **chaméphytes** ont les bourgeons pérennes situés à quelques centimètres du sol. Ils seront protégés du froid par la couverture nivale.
- Les **hémicryptophytes** ont leurs bourgeons au niveau du sol, les plantes sont donc bien protégées.
- Les **géophytes** dont les bourgeons sont bien protégés dans la terre.

8.1.2 La diapause et la dormance des graines

Au moment de sa dissémination, la graine est en phase de repos ou **diapause**. Les tissus sont très déshydratés et les échanges respiratoires très faibles. L'embryon a cessé de s'accroître dès avant la maturité de la graine. Ce phénomène est induit directement et seulement par l'embryon qui, déshydraté, ne peut pas germer. La diapause des graines dure plus ou moins longtemps selon les circonstances extérieures. Sa durée est variable. Les graines oléagineuses ont en moyenne une longévité assez faible. Leurs huiles s'oxydent et donnent des acides toxiques. De même les graines de peupliers (*Populus* sp. L. *Salicaceae*), de saules (*Salix* sp. L. *Salicaceae*), ou de l'érable à sucre, doivent rencontrer tout de suite l'humidité favorable à leur germination. Leurs graines sont peu déshydratées à maturité. D'autres graines gardent plus longtemps leur pouvoir germinatif. Les haricots, pois, céréales qui ont des réserves amylacées se conservent en général bien. Naturellement le pouvoir germinatif persiste de trois à quinze ans. En faisant des essais sur des échantillons d'herbier, il apparaît que des graines sont capables de germer au bout d'un très grand nombre d'années : de 100 à 250 ans pour certaines *Fabaceae* et de 300 à 500 ans pour le *Nelumbium* de la famille des *Nymphaeaceae*. Quant à l'existence de grains de blé trouvés dans les tombeaux des Pharaons et capables de germer à notre époque, c'est de la pure légende.

1. Les bambous sont des plantes monocotylédones appartenant à la famille des *Poaceae*. Ils comptent pas moins de 80 genres se déclinant en près de 1 200 espèces.

Quand la longévité du pouvoir végétatif est un handicap

La longévité du pouvoir végétatif des graines est considérée comme un caractère néfaste pour les agriculteurs. La betterave sucrière a des graines qui ont un pouvoir de germination dans le sol avoisinant les 20 ans. Ceci provoque de gros problèmes de désherbage dans les cultures. Il est donc indispensable pour les agriculteurs de ne jamais laisser ces cultures monter à graines.

Dans de très nombreux cas, dès que la graine se trouve à une température et à une humidité suffisantes la germination a lieu. Les tissus s'imbibent d'eau et la croissance de l'embryon commence. La radicule, mieux différenciée que la tigelle, est la première à sortir de la graine.

Cependant, il y a des cas où les conditions de température et d'humidité sont insuffisantes pour permettre la germination. D'autres facteurs interviennent et empêchent la germination. On dit alors que la graine est en **dormance**. Ces inhibitions seront levées par le milieu.

Repos ou dormance ?

Il y a souvent confusion sur le sens des termes « repos » et « dormance ». Parfois même ils sont considérés comme synonymes. Pour certains auteurs (surtout des horticulteurs), la « dormance » s'applique à la graine inactive, quelle que soit la raison de l'inactivité : par exemple, à une graine qui ne germe pas parce qu'elle est à l'état sec. Mais pour les physiologistes, le sens des termes est inverse. Dormance évoque l'idée de sommeil, qui implique un état plus particulier que le repos, donc de substances inhibitrices. Il faut réserver « dormance », pour ce phénomène et « repos » pour les phénomènes plus vagues.

Bien que très nombreuses, ces causes de dormance peuvent être regroupées en quatre grandes catégories.

a) L'inhibition tégumentaire

L'enveloppe de la graine est la cause unique de l'inhibition. Dès que la graine est décortiquée, elle germe immédiatement. Les téguments de la graine peuvent être très durs et imperméables à l'eau. Dans la nature, les téguments sont lentement attaqués par le milieu extérieur et se dégradent (bactéries, actions chimiques, abrasion par le sable, frottement contre les rochers, ou feu comme dans le chaparral américain). Parfois aussi, les téguments sont imperméables à l'oxygène. La dormance cesse lorsque le tégument est assez altéré. Enfin le tégument peut contenir une substance chimique inhibant la germination. Celle-ci peut être éliminée par lavage. C'est encore le cas de nombreuses plantes désertiques, dont les graines ne germent que lorsqu'elles ont subi l'action de pluies prolongées. Cette disposition est avantageuse. Les graines ne germent que lorsque le sol a été suffisamment imprégné d'eau, tandis qu'une simple humidification qui laisserait ensuite la plantule dans des conditions de sécheresse néfastes, ne déclenche pas la germination. Artificiellement, la scarification de ces graines permet une imbibition rapide suivie immédiatement de la germination.

b) La dormance embryonnaire

Généralement pour que la graine puisse germer, il faut que l'embryon subisse une période de froid humide entre 0 et 10 °C. Pratiquement, on laisse ces graines pendant les mois d'hiver en couches stratifiées dans du sable humide (rosiers (*Rosa* sp. L. *Rosaceae*), pêchers (*Prunus persica* Batsch *Rosaceae*)). Des combinaisons d'inhibition tégumentaire et de dormance embryonnaire peuvent se rencontrer, ce qui complique leurs exigences vis-à-vis des facteurs du milieu.

c) Influence de la lumière

La lumière peut également avoir un rôle très important dans les dormances des graines. D'après leur comportement vis-à-vis de la lumière, on peut classer les graines en trois groupes.

- Les indifférentes. Elles sont peu nombreuses mais comptent des plantes importantes pour l'agriculture comme les céréales et les légumineuses.
- Les dormantes à l'obscurité. Elles exigent de la lumière pour germer. La plupart des espèces rentrent dans cette catégorie (70 %). Ne dit-on point que les graines de haricot ont besoin de voir les pieds du paysan pour germer ?
- Les dormantes à la lumière. Elles exigent l'obscurité pour germer. La lumière manifeste son activité inhibitrice même à une très faible intensité lumineuse.

Les diverses longueurs d'ondes n'agissent pas de la même manière. Chez les graines de Laitue, dormantes à l'obscurité, les radiations rouge clair lèvent la dormance. Les autres radiations sont inactives et le rouge sombre est même inhibiteur. Ainsi lorsque les graines ont subi l'action du rouge clair, un traitement au rouge sombre, donné peu après, annule la stimulation et les graines restent dormantes. Dans la lumière blanche, l'effet du rouge clair dépasse celui du rouge sombre et la résultante est une levée de dormance. Les conséquences pratiques de ces inhibitions sont loin d'être négligeables. En effet lors des labours les agriculteurs enfouissent des graines disposées en surface mais remontent un stock qui ne germait pas car il était privé de lumière. Retrouvant la clarté du ciel, les graines peuvent germer abondamment si la viabilité de leur embryon le permet.

d) Les inhibiteurs de germination diffusibles

Cette dormance s'observe essentiellement dans les fruits charnus (la pomme, la poire). Le mésocarpe produit des inhibiteurs de germination. Des composés de nature très différente se sont révélés être inhibiteurs de la germination. Le plus connu est la **coumarine**. C'est une lactone à l'odeur caractéristique, reconnaissable dans les foin fraîchement coupés. La présence d'inhibiteurs n'est pas limitée aux tissus des fruits. Toute autre partie de la plante est susceptible d'en contenir ou d'en sécréter. Les racines, en particulier, laissent diffuser dans le sol une foule de substances banales pouvant empêcher la germination des graines situées dans leur voisinage. Enfin des plantes font le vide autour d'elles en libérant au niveau des feuilles des inhibiteurs de germination. Les feuilles de noyer (*Juglans* sp. L. *Juglandaceae*) sécrètent la juglone. Lessivée par les pluies, elle empêche les graines de germer y compris celles de sa propre espèce.

Inhibitions inattendues

À côté des inhibitions naturelles de la germination, il faut penser aussi aux inhibitions induites et accidentelles. Par exemple, il ne faut jamais conserver des graines dans des meubles en bois constitués de panneaux de particules. Les colles employées pour les fabriquer sont hautement toxiques et inhibent totalement les germinations. Les armoires métalliques, inversement, disposées dans des lieux secs et peu chauffés sont idéales pour conserver des graines

8.1.3 La dormance des bourgeons

En automne les tiges s'arrêtent de s'allonger. Seules quelques plantes à feuilles persistantes, comme la bruyère (*Calluna vulgaris* L. *Ericaceae*), ne s'arrêtent de croître que lorsque la température est trop basse pour permettre l'activité vitale. Les bourgeons déjà formés présentent une diapause hivernale, mais celle-ci est, dans la plupart des cas, une vraie dormance car les bourgeons ne se réveilleront que sous l'influence d'un stimulus particulier.

a) Les bourgeons des tiges aériennes

Presque toutes les plantes vivaces de nos régions présentent un cycle annuel qui comprend :

- une phase d'élongation printanière ;
- un arrêt d'élongation en été et la formation du bourgeon qui déboussera l'année suivante ;
- un arrêt de toutes les activités.

Cet arrêt n'est pas causé par le froid. Les plantes arrêtent de s'allonger lorsque les jours sont encore beaux. Le stimulus responsable est en général le raccourcissement des jours (ou l'allongement des nuits). Ceci correspond à une modification de la photopériode.

Certaines plantes entrent en dormance sous d'autres influences que la photopériode. Le lilas (*Syringa vulgaris* L. *Oleaceae*), par exemple, obéit à un mécanisme purement interne : après avoir fleuri et émis un nombre déterminé de feuilles, il s'arrête automatiquement de croître jusqu'à l'année suivante.

Les causes de réveil sont multiples et variées. Il peut s'agir tout simplement du retour à des photopériodes plus longues en jour. Mais le plus souvent la cause du réveil est la quantité totale de froid subit par la plante. Le froid ne fait naturellement pas revenir la plante à l'état actif, mais il permet l'allongement ultérieur des bourgeons lorsque la température est redevenue plus tiède. L'hellébore (*Helleborus niger* L. *Ranunculaceae*), a un réveil très facile et une croissance possible à une température assez basse. De ce fait, la floraison normale se fait aux environs de Noël (Rose de Noël). Le besoin de froid diffère pour chaque plante ; les températures efficaces sont généralement comprises entre 0 °C et 10 °C et la durée de la période de froid est de quelques jours à quelques mois. Cette quantité de froid efficace diffère aussi selon l'époque d'application : la dormance de la plante est très profonde au début de l'hiver mais au fur et à mesure que la saison s'avance, il suffit d'un froid de plus en plus léger et court pour provoquer le réveil.

Pour certaines plantes, comme le hêtre, il faut, non seulement une longue période de froid, mais encore l'apparition de jours plus longs pour un réveil complet. Chez le marronnier, la sécheresse est un stimulus efficace de débourrement des bourgeons. Ainsi, à la suite d'une période automnale exceptionnellement sèche, le marronnier peut reprendre sa croissance sous l'effet d'une forte pluie et il présente ainsi une refoliation anticipée. Ceci est relativement fréquent chez les arbres disposés sur des dalles couvrant des travaux de génie civil et ne disposant de ce fait que de peu de terre pour se développer.

Beaucoup de ces facteurs peuvent être utilisés par les horticulteurs pour réveiller les bourgeons. Ceci leur permet d'avoir des plantes de contre-saison. Il peut s'agir, soit d'applications de bains chauds comme chez le lilas où il suffit de plonger des branches quelques heures dans de l'eau à 40 °C, soit l'emploi de substances chimiques (l'éther est employé depuis longtemps dans les forceries de lilas, de même que l'éthylène, le dichloréthane, ou la thio-urée). Le réveil est un phénomène purement local, et seule la partie d'une plante traitée par le stimulus adéquat reprend sa croissance. Ainsi chez le lilas, si on plonge un seul rameau d'une plante dans un bain chaud, toute la plante restera dormante sauf le rameau traité.

Cette dormance est une protection contre les rigueurs de l'hiver. Le bourgeon est peu hydraté. Dans cet état, il est peu sensible au froid, ainsi qu'à la sécheresse. Il présente des ressemblances avec les graines. Au contraire, si le froid saisit une pousse tendre, aux tissus turgescents très riches en eau, il entraîne facilement sa mort. Les plantes à dormance induite par la photopériode et qui vivent dans les pays relativement chauds ont une dormance peu profonde. Elles sont éveillées par de courtes périodes de froid modéré. Si elles sont transférées dans des régions plus froides, elles se réveillent souvent trop tôt à la suite des premiers froids et reprennent leur croissance dès le premier redoux, de sorte que les gelées plus tardives les tuent. Ceci confirme le vieil adage paysan selon lequel on pouvait « descendre » une plante (vers le sud) mais jamais la « remonter » (vers le nord) sous peine de la voir craindre les dernières gelées du printemps. Il existe, bien sûr des contre-exemples. Ainsi des plantes qui ont besoin d'une longue période hivernale pour se réveiller peuvent ne pas réussir dans des pays chauds. C'est le cas de nombreux pommiers en Afrique du Nord. L'hiver n'est pas assez froid pour initier les bourgeons floraux. Les arbres poussent au printemps d'une manière à la fois tardive, paresseuse, et irrégulière.

b) Les bourgeons des tubercules et des bulbes

Tubercules et bulbes sont des tiges souterraines. La pomme de terre est l'exemple le plus connu des tubercules. La tubérisation se produit seulement quand la tige feuillée a atteint un certain volume. De son côté, l'oignon forme son bulbe en jours longs à condition d'avoir de la chaleur. Pour l'édification des bourgeons souterrains qui se forment sur les tubercules et dans les bulbes, la lumière n'a pas d'influence. Plusieurs facteurs lèvent la dormance.

- *La levée spontanée (pomme de terre)*

Lors de la récolte les bourgeons des tubercules (les « yeux »), sont en dormance. Si on replante un jeune tubercule dès l'arrachage, il ne pousse pas. Cette dormance est

plus ou moins profonde selon les variétés de pomme de terre. Pour certaines, cette croissance des tiges sur les tubercules peut avoir lieu peu de temps après la récolte, et pour d'autres, il faut attendre plusieurs mois. L'éveil est spontané et résulte du simple stockage des tubercules ou de leur conservation en terre. La température n'a pas d'influence notable, la lumière non plus. Après un repos suffisant, l'éveil se traduit par l'allongement rapide des germes et l'apparition de racines adventives à leur base. On peut prolonger la dormance interne, propre aux bourgeons et inhiber l'élongation des germes en traitant les tubercules par l'ester méthylique de l'acide naphthalène acétique. C'est une pratique très utilisée pour les stockages de pommes de terre.

Le cas de la pomme de terre, où l'entrée en dormance et l'éveil sont déterminés d'une manière purement interne, n'est pas un cas général. D'autres rhizomes sont sous l'action de la température. Ainsi le muguet (*Convallaria majalis* L. *Convallariaceae*) est éveillé par le froid hivernal.

• L'influence de la température

Les bulbes, en général, présentent des exigences très complexes vis-à-vis de la température. Celles-ci sont connues, suite aux importants travaux réalisés par les Hollandais. Ces grands spécialistes des tulipes (*Tulipia* sp. L. *Liliaceae*), jacinthes (*Hyacinthus* sp. *Hyacinthaceae*), et autres narcisses (*Narcissus* sp. L. *Amaryllidaceae*), les cultivent sur d'immenses surfaces aussi bien pour la fleur que pour les diaspores sur des polders au sud de Harlem. À la fin du printemps, après la floraison, la partie aérienne de la plante sèche mais le bulbe souterrain persiste. Il organise, alors, ses ébauches de fleurs et de feuilles pour l'année suivante. Un même bulbe peut persister plusieurs années (jacinthe) ou bien ne durer qu'un an, et c'est alors un bulbe latéral ayant atteint sa maturité de floraison qui le remplace (tulipe). Chez les horticulteurs, les bulbes sont arrachés au début de juillet et stockés. Ces conditions artificielles doivent être favorables à la production ultérieure de belles hampes florales. En étudiant toute une gamme de températures aux divers moments du stockage, Blauw a élucidé en détail les besoins des plantes les plus caractéristiques. Chez la jacinthe trois périodes de températures sont bien précises.

- La première à la température de 34 °C. Elle permet l'organogenèse des feuilles et des fleurs.
- La deuxième est seulement à 13 °C. Elle est nécessaire pour obtenir le réveil.
- La dernière plus chaude (20 °C) permet l'élongation de la hampe florale.

Grâce à la connaissance précise des besoins des bulbes, on peut stopper leur évolution à telle ou telle phase et, par exemple, expédier dans l'hémisphère sud des bulbes retardés de six mois et prêts à fleurir lors du printemps austral.

8.1.4 Les conditions de la germination

La germination est un moment délicat dans la vie d'une plante. Dans la nature, la graine ne doit pas, en effet, germer trop vite mais déclencher le processus de germination à des moments bien précis et favorables à sa croissance et à son développement. Elle ne doit pas, par exemple, confondre le signal « automne doux » et « printemps ».

Pour assurer la pérennité des espèces, les germinations des graines d'espèces sauvages sont souvent asynchrones et peuvent s'échelonner sur plusieurs années. Il existe donc des freins à la germination, parfois très bien verrouillés qui constituent des obstacles à la germination. Inversement, les exigences de l'Homme quant à la germination des plantes cultivées sont différentes : la germination de ses graines doit être rapide et surtout synchrone dans le temps.

La germination d'une graine, dépend de nombreux paramètres internes et externes. Une des principales conditions de la germination est la présence d'eau : elle permet l'imbibition des tissus déshydratés conduisant à la mise en solution des molécules ainsi qu'aux hydrolyses métaboliques. Si les autres conditions sont remplies comme par exemple la température, la lumière ou l'état de la graine, le redémarrage du métabolisme va suivre avec son cortège d'activités cellulaires induisant de profondes transformations dans la graine. L'embryon va se développer en une racine, une tige et des feuilles à partir des ébauches dont il était constitué. Redevenu autotrophe, il va entamer sa croissance jusqu'à l'état adulte où, à son tour, il pourra se reproduire.

a) Les conditions de germination externes ou liées au milieu

Pour germer, toute graine a besoin en plus d'eau, d'oxygène, de la chaleur et éventuellement de lumière.

L'oxygène doit être à la pression ordinaire de l'atmosphère ; les graines ne germent ni dans le vide ni sous une pression trop élevée. Cet oxygène se combine avec les glucides et les lipides que renferme la graine lors des processus de respiration. Sous l'influence de l'humidité, la graine se gonfle, les enveloppes éclatent ou se ramollissent.

La température nécessaire à la germination est variable suivant les graines. Le cresson (*Nasturtium officinale*, R. Br., *Brassicaceae*), par exemple, germe entre 1,8 et 48 °C, mais la température optimum est de 31 °C ; l'orge (*Hordeum vulgare* L. *Poaceae*) germe entre 5 et 37,7 °C, son optimum est 28,7 °C ; le maïs (*Zea mays* L. *Poaceae*) germe entre 9,5 et 46,2 °C, son optimum est 33,7 °C. Il existe des graines, notamment celles des plantes dites pyrophytes, qui vivent dans des milieux sujets aux fréquents incendies, survivent très bien au passage du feu. Chez certaines espèces mêmes, le feu ou une chaleur intense est nécessaire à la germination. La chaleur, en effet, dégrade les composés phénoliques et les résines présents dans les téguments de la graine et qui inhibent la germination en temps normal. Ces substances étant dégradées, l'enveloppe de la graine devient alors perméable à l'air et à l'eau, la dormance est levée et la graine peut alors commencer à germer. On peut donner en exemples les graines de certains acacias ou d'une plante australienne arbustive, le *Kennedia* (*Kennedia rubicunda* Vent., *Fabaceae*) qui nécessite de tremper les graines pendant une minute dans une eau bouillante puis de les laisser progressivement se refroidir.

Par contre, une graine qui a commencé son processus de germination est beaucoup plus vulnérable à la chaleur qu'une graine en dormance. Exposer une graine germée à une température de cet ordre a un effet létal.

La lumière est aussi un facteur externe de la germination. On a cru pourtant, dans le passé, que la lumière n'était pas nécessaire à la germination. Mais, chez certaines espèces, on note une nette action positive de la lumière sur la germination. Il est

aussi bien connu que certaines graines ne doivent pas être recouvertes. Elles germent en surface, exposées à l'alternance jour/nuit. Inversement chez d'autres espèces, la germination est meilleure en obscurité totale. La lumière joue un rôle prépondérant dans la germination des graines qui possèdent, au même titre que les feuilles, des récepteurs photosensibles (phytochrome).

b) Les conditions de germination internes

La maturité est la première des conditions. Les graines mûres conservent d'autant plus longtemps leur faculté germinative qu'elles sont plus riches en amidon. Si elles sont chargées de matières grasses et d'essences, elles rancissent et se détériorent à la longue. Mais d'autres facteurs internes interviennent.

- *Le contrôle de la germination par les régulateurs de croissance*

L'acide abscissique (cf. 9.3.1) est la principale substance responsable de la non-levée des semis. Elle s'accumule dans la graine lors de sa maturation et l'empêche de germer. Son taux décroît ensuite lentement lors du stockage de la graine et tant qu'elle est présente en quantité suffisante, cette substance joue parfaitement son rôle de retardant de la germination. Son action est contrecarrée par une autre classe de régulateur de croissance, les gibbérellines. Chez certaines espèces végétales elles sont sans effet et ce sont d'autres régulateurs, telles que les auxines ou les cytokinines, qui contrebalancent l'effet inhibiteur de l'acide abscissique.

- *L'inhibition mécanique*

Les téguments de la graine constituent une barrière mécanique qui empêche l'embryon de se développer. Pour qu'ils se délitent plusieurs solutions sont possibles. Généralement la durée passée dans des conditions un peu humides (pour qu'ait lieu une digestion lente par les enzymes sécrétées par la graine elle-même) en vient à bout. Mais d'autres moyens plus brutaux peuvent être nécessaires comme par exemple le gel ou le feu, à moins que ce ne soit le transit des graines dans le système digestif des oiseaux, comme, par exemple, pour le gui (*Viscum album* L. *Loranthaceae*). En horticulture, on incise souvent les téguments pour faciliter la germination C'est le cas, par exemple, des graines de drosophyllum (*Drosophyllum lusitanicum*, Link, *Drosraceae*) ou d'ibicella (*Ibicella lutea*, *Pedaliaceae*) qui sont des plantes carnivores souvent commercialisées en jardinerie.

- *L'inhibition tégumentaire*

Des dérivés phénoliques aux propriétés antimicrobiennes stockés dans les téguments des graines jouent également un rôle d'inhibiteurs des processus germinatifs. On parle d'inhibition tégumentaire. Ces dérivés peuvent soit avoir une action spécifique en bloquant la mobilisation des réserves, soit empêcher l'eau de mouiller la graine du fait de leur caractère hydrophobe. Généralement, ils s'oxydent lentement avec le temps. Dans la nature, ces composés inhibiteurs sont évacués de la graine par lessivage lors des précipitations. Parfois en horticulture il est préconisé de laisser tremper les graines ; c'est le cas du persil *Petroselinum crispum* (Mill.) Nyman ex A. W. Hill, (syn. *Petroselinum sativum*), famille des *Apiaceae* qui a une germination souvent délicate.

Ainsi, la germination d'une graine est contrôlée par de nombreux facteurs comme le montre la figure 8.2.

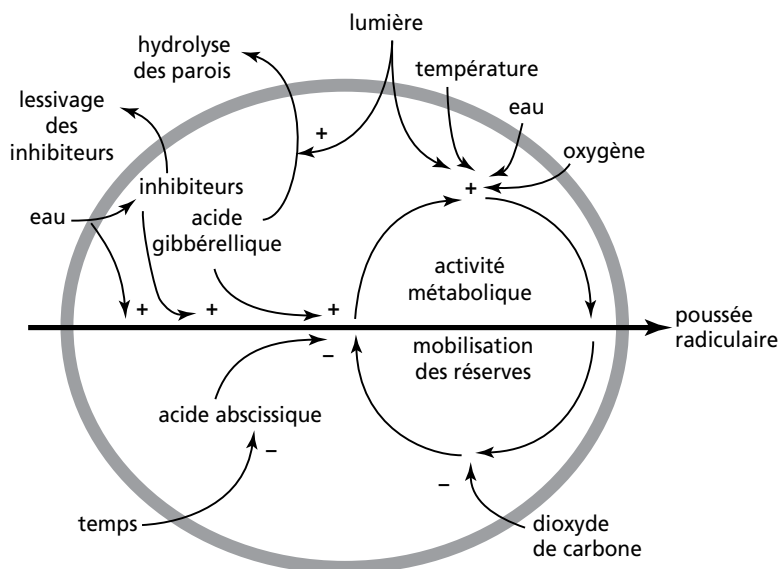


Figure 8.2 - Les facteurs internes et externes qui agissent sur la germination.

Toutes les conditions de germination doivent être satisfaites en même temps pour qu'il y ait levée de dormance puis poussée racinaire.

8.1.5 Les conditions de mise à fleurs

Le terme « floraison » évoque l'épanouissement des fleurs. C'est une période magnifique, même si les conditions du milieu environnant comme les gelées blanches peuvent anéantir en quelques instants la beauté si fugace de ces moments.

L'ennemi de la floraison : les gelées blanches

Les gelées « blanches » sont des phénomènes microclimatiques qui apparaissent par temps calme et clair, en fin de nuit au printemps. Il s'agit d'une accumulation d'air froid. Les arbres fruitiers y sont très sensibles et ce d'autant plus que la fécondation ne s'est pas encore produite ; les arboriculteurs s'en protègent en installant des chaufferettes dans les vergers. Elles ne réchauffent pas l'atmosphère, mais produisent un brassage de l'air évitant ainsi que les masses froides s'accumulent près du sol. D'autres solutions sont possibles, comme les ventilateurs ou les arrosages par brumisation qui entourent les bourgeons d'une gangue de glace isolante.

Mais ce n'est pas ce stade morphologique qui intéresse le biologiste. Ce sont les mécanismes transformant le méristème floral en fleur qui retiennent son attention. En effet, ils sont sous la dépendance de facteurs extérieurs importants comme la température et la durée de la lumière. Pour pouvoir fleurir, la plante doit avoir atteint

un stade végétatif précis, très variable selon les espèces. Pour certaines variétés de tomate (de type Marmande), la mise à fleurs peut avoir lieu seulement quand la plante possède 13 entre-nœuds, pour le pois, il est souvent nécessaire d'avoir déjà sept feuilles épanouies, quant aux melons les premières fleurs apparues sur la tige principale sont mâles, les fleurs femelles n'apparaissant que sur les rameaux secondaires (d'où la taille précoce effectuée par les agriculteurs favorisant la ramification). Les conditions de nutrition sont aussi très importantes, car on a remarqué depuis longtemps (Klebs, 1918) des différences dans la composition d'une même plante suivant qu'elle se trouve à l'état végétatif ou reproducteur. Les horticulteurs savent bien que les produits azotés, particulièrement les nitrates, favorisent la croissance de l'appareil végétatif, mais qu'une légère carence en cet élément favorise la mise à fleurs, surtout si le milieu nutritif contient aussi du potassium. Pour certaines plantes, les conditions de nutrition favorables sont suffisantes. Chez d'autres, il faut encore que se réalisent des conditions extérieures. Elles concernent la photopériode et la température.

a) Le photopériodisme

L'influence de la **photopériode** sur la mise à fleur a été décrite aux États-Unis par Garner et Allard en 1920 sur une variété géante de tabac (*Nicotiana tabacum* L. *Solanaceae* variété Maryland Mammouth). À l'automne, alors que les autres variétés fleurissent et cessent de donner des nouvelles feuilles, ce tabac continue sa croissance végétative jusqu'à ce que le froid l'arrête.

Soucieux de connaître son comportement ultérieur, ils la transportèrent en serre à une température favorable, et ils constatèrent qu'elle formait ses fleurs à la fin de l'automne et en hiver. De jeunes plantes semées à l'automne et mises en serre fleurissaient à la même époque. Ils attribuèrent cette floraison à l'influence des jours courts. En effet la floraison peut être obtenue en été en obscurcissant les plantes avant la tombée de la nuit, de façon à les soumettre à une journée suffisamment courte. Inversement, la floraison peut être empêchée en hiver grâce à un éclairage d'appoint donné aux plantes à la fin de la journée.

Classiquement les plantes sont classées en trois groupes.

1. Les **indifférentes** sont insensibles à la photopériode. Ce sont par exemple le pissenlit (*Taraxacum* sp. Weber, *Asteraceae*), le lilas ou le cotonnier (*Gossypium* sp., *Malvaceae*). La tomate est un cas un peu particulier quant au photopériodisme. Si actuellement elle peut être considérée comme une plante indifférente, il n'en a toujours pas été toujours ainsi. Les variétés locales anciennes, nécessitaient des jours longs pour fleurir. Ceci a posé de très sérieux problèmes au moment des premiers essais en culture de contre-saison. Les étamines se formaient mal et le pollen était généralement peu fertile, ce qui a nécessité des techniques de pollinisation artificielle (les vibreurs, appelés aussi abeilles mécaniques, et surtout l'utilisation de substances de croissance permettant le développement parthénocarpique du fruit). Actuellement la sélection procure des plantes indifférentes à la durée du jour.
2. Les **plantes de jours courts** (JC). Pour qu'elles se mettent à fleurs, il faut que la longueur du jour ne dépasse pas une certaine valeur critique (généralement

10-12 heures). Le tabac « Mammouth ». est une plante à jours courts. Il en est de même des chrysanthèmes (*Chrysanthemum* sp. *Asteraceae*) qui sont traditionnellement des fleurs de la Toussaint. L'initiation florale se fait en jours courts. Mais depuis quelques années apparaissent sur les marchés des plantes fleuries dès le printemps. Pour les obtenir les serristes cultivent les boutures très tôt dans la saison afin qu'elles acquièrent leur maturité physiologique permettant l'initiation florale dès les premiers jours de mars, donc encore en jours courts.

3. Les plantes de jours longs (JL), réclament une durée de jour importante (plus de 12-14 heures). C'est le cas de nombreuses plantes annuelles.

Plusieurs observations ont permis de caractériser les facteurs de l'induction.

- Le nombre de cycles de 24 heures nécessaires pour induire la mise à fleurs est très variable : une seule nuit longue de 15,5 heures pour la lampourde *Xanthium pennsylvanicum* (*Asteraceae* d'Amérique), contre 30 nuits longues, environ, pour le chrysanthème.
- Une fois l'induction obtenue, on peut souvent repasser en mauvaise photopériode sans que l'effet soit détruit. Cependant, ceci entraîne parfois des troubles dans l'organogénèse, ayant pour résultat l'avortement des boutons.
- C'est la longueur de la nuit qui est importante. On peut interrompre le jour par des périodes d'obscurité sans que cela ait de l'importance.
- La perception de la lumière se fait par les feuilles. Le principe induit peut être transmis à partir d'une seule feuille traitée, probablement par le phloème. Mais on ne doit pas couper l'effet de la nuit par un éclaircissement même fugace, qui rétablit la situation des jours longs. Les radiations actives pour interrompre la nuit sont constituées par la lumière rouge clair (optimum vers 6 550 Å) et leur effet peut être annulé par le rouge sombre (optimum vers 7 300 Å).

Cette induction a été étudiée, voici déjà quelques années par Borthwick et Hendricks (1954). Ces physiologistes montrèrent que l'induction de la croissance et du développement est lié à deux formes très voisines d'un seul pigment bleu-vert appelé **phytochrome**. Le phytochrome est beaucoup moins abondant dans les plantes que la chlorophylle. Il se présente sous deux formes interchangeables. Le premier, appelé **Pr**, absorbe la lumière rouge de longueur d'onde voisine de 660 nanomètres (c'est pourquoi, cette forme était jadis appelée P₆₆₀). L'autre forme, **P_{rl}**, absorbe dans le rouge lointain (sombre) à 730 nanomètres (d'où son ancien nom de P₇₃₀). Ce phytochrome est un commutateur biologique : lorsqu'une forme (Pr ou P_{rl}) reçoit de la lumière, il se transforme en l'autre forme. Ainsi Pr en présence de lumière rouge clair se transforme en P_{rl} et si ce dernier reçoit de la lumière rouge sombre, il redevient du Pr. Seule la forme P_{rl} est physiologiquement active. On sait depuis peu qu'il active une dizaine de gènes de la croissance et du développement, en particulier celui codant la synthèse de la RubisCo, enzyme participant à la fixation du dioxyde de carbone atmosphérique. Ce P_{rl} régule également sa propre synthèse en inhibant l'expression du gène qui en est responsable (fig. 8.3). On est en présence d'une régulation de l'expression génétique par la lumière.

Biologie moléculaire et phytochrome

Les biologistes moléculaires étudient en détail la structure du phytochrome. Il est vraisemblable qu'il active des intermédiaires moléculaires qui transmettent le signal à l'élément photoréactif, et des biologistes ont déjà identifié dans le noyau de la cellule une protéine qui doit avoir ce rôle. Elle se fixe à deux séquences d'ADN, présentes dans chacune des parties du phytochrome. Des mutations perturbant cette liaison diminuent l'expression du gène de la RubisCo.

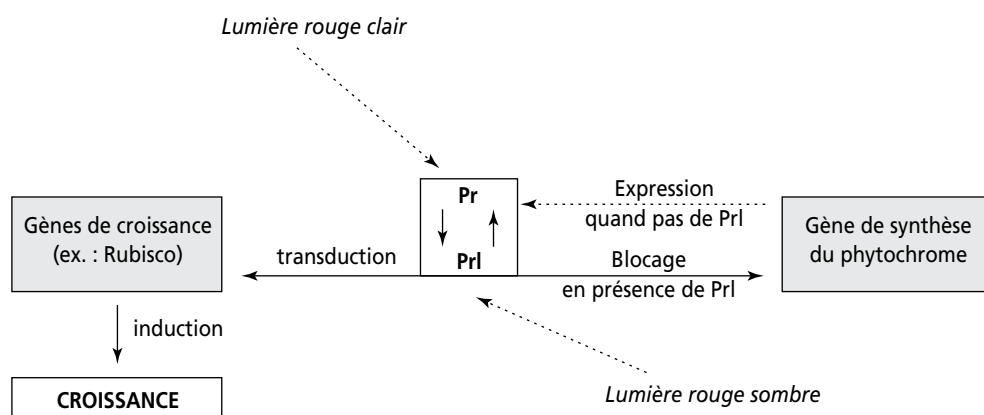


Figure 8.3 – Régulation de l'expression génétique par la lumière agissant sur le phytochrome.

Le Prl actif déclenche la transduction qui correspond à une série d'étapes activant des gènes ; ceux-ci sont traduits en protéines qui influencent le développement de la plante. D'un autre côté le phytochrome contrôle son propre gène de synthèse.

b) La vernalisation

Certaines plantes, même placées en bonnes conditions photopériodiques, sont incapables de se mettre à fleurs si elles n'ont pas subi au préalable l'influence du froid. Ce phénomène par lequel une plante acquiert l'aptitude à fleurir s'appelle la **vernalisation**.

Cette notion découle des observations effectuées sur le comportement des céréales d'hiver et de printemps. Le blé (*Triticum aestivum* L. *Poaceae*) et le seigle (*Secale cereale* L. *Poaceae*) dits « de printemps », semés au printemps, fleurissent la même année, en été. Au contraire, les variétés « d'hiver » sont semées à l'automne, elles lèvent et produisent une touffe de brins, les talles, qui passent l'hiver ; au printemps les épis apparaissent. Semées au printemps, elles donnent des plantes qui restent longtemps à l'état végétatif. Leur floraison est inexistante ou tardive et mauvaise. Les agriculteurs utilisent à leur profit cette propriété pour obtenir des fourrages sans épi donc de meilleure qualité alimentaire pour les animaux. Ils sèment au printemps des ray-grass (*Lolium perenne* L. *Poaceae*) d'hiver, qui ne fleuriront pas la première année. Les plantes ont donc besoin du froid hivernal pour fleurir.

Comme pour le photopériodisme, on peut classer les plantes en trois groupes.

- Les indifférentes. Elles comprennent des plantes annuelles qui, semées au printemps, fleurissent dans le courant de la même année sans avoir eu besoin de froid.

- Les préférantes. Ce sont essentiellement les annuelles dites « d'hiver » donc semées à l'automne, ainsi que quelques plantes pérennes.
- Les plantes à vernalisation obligatoire. Il s'agit des bisannuelles comme la betterave (*Beta vulgaris* L. *Chenopodiaceae*) ou la carotte. Ces plantes forment pendant la première année une rosette de feuilles insérées sur une tige très courte. Elles accumulent en même temps une grande quantité de réserves dans leurs racines tubérisées. La deuxième année, quand la rosette a subi le froid de l'hiver, la plante émet une hampe florale, fleurit, puis meurt.

Les températures efficaces sont comprises entre 1 et 10 °C et la durée de la période de froid va de quelques jours à quelques semaines. Il faut, par exemple, de 20 à 50 jours à une température de 1 à 3 °C pour les céréales. L'action est cumulative : chez le blé, le froid peut être donné en plusieurs périodes. C'est la quantité totale de jours froids qui compte. Le stade pendant lequel la plante est sensible diffère suivant les cas. Pour les céréales, la graine imbibée est vernalisable, de même que la graine immature. Enfin, quand un méristème a été vernalisé, tous les bourgeons qui en sont issus le seront aussi. La propriété, une fois acquise par les cellules, se transmet à leurs descendantes.

8.1.6 La résistance des plantes à la sécheresse

Ce sont les feuilles qui sont le plus sensibles à la chaleur et à la sécheresse. Si le sol est trop sec, la plante est incapable d'extraire de l'eau du sol, bien qu'elle en perde au niveau des feuilles.

Des modalités très diverses leur permettent de résister efficacement.

a) Les feuilles coriaces

Chez les **sclérophytes** (de *skleros* = dur, sec) les feuilles sont coriaces, dures et même piquantes et ne se flétrissent pas. La cuticule est épaisse, les épidermes sclérifiés. Les stomates sont le plus souvent localisés sur une seule face et des dispositifs divers les protègent, empêchant de ce fait les sorties d'eau. La face stomatique est couverte de poils et les stomates sont groupés dans des cryptes ou des sillons situés à la face interne (fig. 8.4).

Les feuilles des graminées s'enroulent dès que la teneur en eau de la feuille s'abaisse en dessous d'un minimum caractéristique de l'espèce : 85 % chez le nard (poil de bouc), *Nardus stricta* L. *Poaceae*, 50 % chez le *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. *Poaceae*.

Nard et Deschampsia

Le nard est la composante principale des prairies alpines au-dessus de 2 000 mètres d'altitude au-delà de la limite de la forêt. Composé de feuilles étroites et dures, il ne présente aucune appétence pour le bétail. La canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*) est une graminée fréquente dans les clairières et les sous-bois de nos forêts septentrionales.

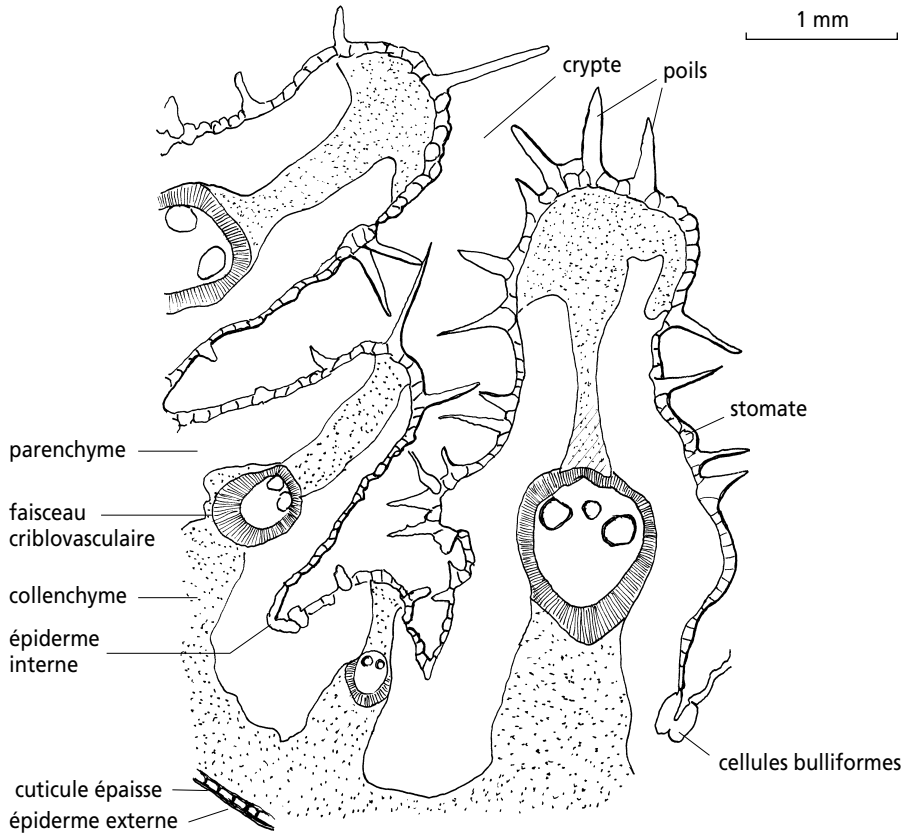


Figure 8.4 – Schéma de la coupe transversale de la feuille d'oyat (*Ammophila arenaria* Link.) montrant la structure du limbe.

L'épiderme externe est dépourvu de stomates et est protégé par une épaisse cuticule. L'épiderme interne est couvert de nombreux poils de grande taille et d'une fine cuticule. Les stomates sont localisés sur les crêtes et les cellules bulliformes apparaissent au fond des sillons. Celles-ci assurent l'enroulement du limbe quand elles se déshydratent.

b) La diminution de la taille des feuilles

Chez beaucoup de plantes devant supporter de fortes températures et des sécheresses élevées, on constate une diminution de la taille des feuilles. Il s'agit de l'**aphyllie** qui peut prendre différentes formes. La diminution de la surface, permet une réduction des surfaces évaporantes, donc une consommation plus faible en eau. Les feuilles peuvent être soudées à la tige, écailleuses voire même éphémères comme chez certains genêts (*Cytisus purgans* L. *Fabaceae*).

c) La succulence

Chez de nombreux végétaux les organes peuvent accumuler des quantités d'eau considérables dans des organes hypertrophiés. Il s'agit de la **succulence** qui peut prendre différents aspects.

- La succulence souterraine des bulbes. La quantité d'eau stockée dans les feuilles charnues atteint des valeurs disproportionnées par rapport au poids de la partie aérienne de la plante. L'alimentation hydrique de cette dernière est alors garantie même pendant des périodes très prolongées de sécheresse. C'est par exemple, chez *Pachypodium densiflorum* Baker, *Apocynaceae*, un organe de stockage situé au niveau du sol compose de la base de la tige et d'une racine enflée. On parle alors d'un caudex.
- La succulence foliaire. Les feuilles succulentes à limbe aplati contiennent un parenchyme aquifère très développé. L'exemple le plus connu est la joubarbe des toits, *Sempervivum tectorum* L. *Crassulaceae*. Elle était volontairement placée par l'homme au faîte des toits en chaume pour maintenir l'argile chargée d'assurer l'étanchéité. Bien sûr d'autres exemples viennent à l'esprit comme les agaves, les sédums, etc. Les cactées sont aussi des plantes succulentes, mais ce sont les tiges qui s'hypertrophient.

8.2 LES PLANTES DANS LEUR ENVIRONNEMENT ÉDAPHIQUE

Les plantes subissent les influences des sols (environnement édaphique), Une accumulation de sels peut être rédhibitoire pour la survie des plantes. Les actions des ions azotés, du calcium et des sels (comme le chlorure de sodium) seront successivement étudiées.

8.2.1 Les plantes nitrophiles

Elles occupent des sols dans lesquels les nitrates sont abondants. Ces espèces sont dites **rudérales** (du latin *rudera* : décombres). Elles se trouvent sur les déblais et les remblais, dans les terrains vagues et de plus en plus dans les cultures sarclées. Parmi les plantes nitrophiles les *Chenopodiaceae* sont très représentées (*Atriplex*) de même que les *Urticaceae* (Orties), les *Polygonaceae* (Rumex), ainsi que des *Asteraceae* (chardons, matricaire...). L'homme assure souvent leur propagation d'une manière bien involontaire lors de ses activités pastorales. C'est le cas de l'aconit (*Aconitum napellus* Rchb. *Ranunculaceae*), que l'on trouve dans les pâturages alpins dans les lieux fréquentés par les bovins.

8.2.2 Les plantes calcicoles et les plantes calcifuges

La simple observation sur le terrain montre que la flore n'est pas identique sur des terrains installés sur des sols calciques et des sols siliceux. En forêt, le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Willd *Pinaceae*) se trouve sur sol calcaire. Il est **calcicole**. De son côté, le châtaignier *Castanea sativa* Mill. *Fagaceae*, pousse sur sol siliceux. C'est une plante **calcifuge**. Manifestement les plantes calcicoles poussent sur des terrains contenant du calcium et *a fortiori* les sols calcaires tandis que les calcifuges préfèrent les sols siliceux. En fait, beaucoup de plantes calcicoles sont indifférentes au calcium. Si elles s'établissent en ces lieux, c'est qu'en réalité, elles recherchent la chaleur des sols calcaires. La plupart des espèces calcifuges sont des plantes qui absorbent trop

facilement le calcium. Ce cation agit comme un poison. Elles sont intoxiquées et elles en meurent.

Les espèces calcifuges se réfugient sur les terrains siliceux où elles ne trouvent que peu de calcium. C'est le cas des bruyères (*Ericaceae*), mais aussi du sarothamne (un genêt), *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch, appartenant aux *Fabaceae* ou de la digitale, *Digitalis purpurea* L., de la famille des *Scrophulariaceae*. Elles sont souvent qualifiées aussi de **silicicoles**, mais il ne faut pas en conclure qu'elles ont un besoin particulier de silice.

Le calcium a une autre conséquence sur la chimie des sols, il modifie le pH. Grossièrement, on peut dire que les sols calciques sont basiques et les sols siliceux acides. Les espèces calcicoles redoutent l'acidité du sol. Au contraire, les calcifuges sont acidophiles. Parmi les espèces acidophiles, certaines vivent sur des sols très acides (pH de 3 à 5). On peut trouver des sphaignes, des lycopodes, des fougères comme l'osmonde royale (*Osmunda regalis* L., *Osmundaceae*), ou des forêts de résineux avec le pin sylvestre (*Pinus silvestris* L.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Soland L. *Pinaceae*). D'autres plantes se développent dans des sols à pH entre 5 et 6, comme la fougère aigle, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn *Hypolepidaceae* ou le *Teucrium scorodonia*, L. *Lamiaceae*. Au contraire le mouron (*Anagallis arvensis* L. *Primulaceae*), le pas d'âne (*Tussilago farfara* L.), ou le pissenlit (*Taraxacum officinale* Weber *Asteraceae*) sont basophiles (pH > 7).

8.2.3 Les plantes halophiles

Les **halophytes** (du grec *halos* = sel) sont des végétaux qui se développent en présence de sels. Toutes les plantes vivent dans un milieu contenant des sels variés puisqu'elles se nourrissent d'ions minéraux prélevés dans l'eau du sol, mais, pour les halophytes, la quantité de sels solubles est anormalement grande.

Les anions sont essentiellement des chlorures, des sulfates et des bicarbonates. Les deux premiers sont naturellement toxiques pour les plantes dès qu'ils atteignent des concentrations élevées. C'est pourquoi dans les solutions nutritives utilisées pour les cultures hydroponiques (sans sol, mais sur film d'eau nutritif) on doit rester en dessous de 2 milliéquivalents par litre de chlorure et de 5 milliéquivalents par litre de sulfate. Les cations les plus représentés sont le sodium, le calcium et le magnésium.

Les halophytes se rencontrent d'abord en bordure des rivages maritimes, où ils sont soumis plus particulièrement à l'action du chlorure de sodium (sur 35 g de sels dissous par litre d'eau de mer, il y a environ 30 g de NaCl), mais aussi à l'intérieur des terres, autour des dépressions salées à chlorure de sodium ou à sulfate de calcium (rivages des Chotts d'Afrique du Nord), ainsi qu'à proximité des gisements de sel gemme ou des sources salées comme en Lorraine. Très peu de Bryophytes et de Ptéridophytes supportent le chlorure de sodium et vivent en bord de mer. Parmi les Angiospermes, la famille des *Chenopodiaceae* est particulièrement bien représentée. On trouve la Betterave maritime, *Beta maritima* L., qui est la souche des variétés cultivées de betteraves. On rencontre aussi des *Brassicaceae* comme le *Brassica oleracea* (L.) DC des falaises de craie et qui, lui aussi, est la souche des nombreux choux cultivés.

Les conditions de milieu extrêmes sont une source de diversité

Il est intéressant de constater combien les bords de mer, ainsi que les prairies alpines, qui présentent des conditions écologiques particulièrement rudes et difficiles sont le lieu privilégié d'observation des botanistes pour suivre des phénomènes de microévolution.

8.3 LES PLANTES ET LES ORGANISMES QUI LES ENTOURENT

Parmi les relations qui peuvent exister entre plusieurs végétaux, la plus connue est certainement celle des lichens. Un champignon se développe avec une algue disposée entre ses hyphes. Contrairement à ce que bien souvent on peut penser, les relations entre les deux individus ne sont pas identiques. Les algues sont parasitées par le champignon. Le parasitisme est incontestablement une relation entre un végétal et son milieu environnant puisque pour se nourrir et se développer, le parasite détourne à son profit les produits du métabolisme de son hôte ; 85 % des parasites sont des Champignons. Les relations entre plantes ne sont pas toujours aussi sévères. Dans les micorhizes et la symbiose, il y aura échanges pratiquement à parité entre les individus. Changeant d'échelle, il est possible aussi de voir que les plantes vivent dans la biosphère. Elles participent aux grands équilibres que l'homme par ses activités modifie bien souvent. Ce sont ces aspects qui seront abordés dans les paragraphes qui suivent.

8.3.1 Le parasitisme

Le **parasitisme** est une relation entre un parasite et un hôte. Ce dernier est exploité par le premier. Les parasites sont très largement répandus parmi les Protocaryotes et les Thallophytes. De très nombreuses bactéries et des champignons attaquent les végétaux (comme les animaux). En revanche, le parasitisme est inconnu chez les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Monocotylédones. Les Gymnospermes n'en comptent qu'une espèce. Seules quelques familles de Dicotylédones sont concernées. Quant à leurs hôtes, ce sont de préférence des Spermaphytes, quelquefois des Ptéridophytes.

Deux grandes catégories de parasites se distinguent parmi les Dicotylédones.

a) Les hémiparasites

Ce sont des organismes chlorophylliens, donc encore capables d'assurer la photosynthèse. Prélevant au niveau du xylème de leur hôte des substances nutritives, ils se comportent, à ce sujet, comme les organes aériens des végétaux autotrophes. Ils réduisent l'azote nitrique, et utilisent l'azote organique emprunté à la sève de leur hôte.

L'exemple le plus connu d'un hémiparasite est celui du gui (*Viscum album* L., *Loranthaceae*).

Quand il germe, sort de la graine un hypocotyle chlorophyllien dépourvu de racine, mais dont l'extrémité basale est terminée par un renflement aplati. Doué d'un phototropisme négatif, cet hypocotyle ne tarde pas à s'incurver. Il s'applique alors, sur l'écorce de son hôte. Son bouton terminal s'étale en un disque qui produit en son milieu une racine. Elle perce l'écorce de la tige-hôte. Au sommet de l'hypocotyle

un bourgeon comprenant les deux premières feuilles se forme et la tige aérienne se développe et se ramifie. Pendant ce temps les racines secondaires du gui s'insinuent sous l'écorce de l'hôte, donc au contact du xylème. Elles émettent de nombreux suçoirs (ce ne sont pas des racines). Ils assurent une fixation très solide du parasite et détournent à son profit une quantité de sève brute d'autant plus importante que leur grand nombre permet une large surface de contact entre le gui et son hôte (fig. 8.5)

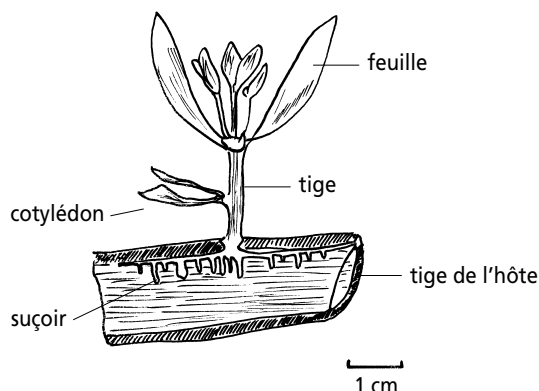


Figure 8.5 – Les suçoirs du gui, observés sur une coupe longitudinale de tige d'arbre.

b) Les holoparasites

Ce sont des organismes non chlorophylliens incapables de réaliser la photosynthèse. Ils opèrent leurs prélèvements non seulement au niveau du xylème (eau + éléments minéraux), mais aussi dans du phloème (sève élaborée). Chez la cuscute odorante, *Cuscuta suaveolens* L. *Cuscutaceae* (parasite la luzerne), le suçoir primaire est un axe traversé par des éléments conducteurs. Les cellules terminales de ce suçoir établissent des contacts avec le xylème de l'hôte en s'appliquant contre les tubes criblés, sans jamais pourtant y pénétrer. Quant à l'hôte, il met en place des trachéides nouvelles qui rejoignent celles du parasite. Ainsi le parasite utilise une partie des substances que son hôte prélève dans le milieu extérieur, ainsi que les matériaux que celui-ci élabore. Pour arriver à ses fins, il libère des substances (enzymes, toxines) responsables de nécroses tissulaires ce qui produit une intoxication plus au moins généralisée de l'hôte. Ce dernier réagit cependant par une prolifération cellulaire localisée pouvant aboutir à des nécroses, des tumeurs ou des déformations de rameaux (les balais de sorcière).

D'une manière générale, il existe un degré de spécificité entre le parasite et l'hôte. Le cas du *Viscum album* est typique. Il parasite au moins 120 espèces d'arbres, feuillus ou conifères. Il est donc dit **polyphage**. En réalité, il comprend différentes races physiologiques, mieux définies par la nature de leur hôte que par des caractères morphologiques. On reconnaît actuellement : le gui des feuillus (var. *platyspermum* Keller), le gui du Sapin (var. *abietis* Beck), le gui du Pin (var. *pini* Auct.).

D'autres parasites sont **oligophages**. Ils sont spécifiques d'une plante (*Orobanche concolor* Duby sur *Scabiosa columbaria* L. *Dipsacaceae*) ou plus rarement de quelques espèces (*Orobanche gracilis* Smith sur les *Fabaceae*).

8.3.2 Les symbioses dans la rhizosphère

La **symbiose** est une relation au profit mutuel des deux participants. Les relations entre les Cormophytes et les micro-organismes qui se développent dans le voisinage de leurs racines constituent un bon exemple de symbiose.

En effet, les racines des Cormophytes modifient les caractéristiques physico-chimiques du sol, comme l'humidité et le pH. Elles émettent aussi du gaz carbonique et excrètent des substances organiques apportées par la sève élaborée après synthèse aussi bien dans les feuilles que dans les racines (acides aminés, acides organiques aliphatiques et aromatiques, sucres, vitamines, enzymes, nucléotides, etc). Celles qui ne sont pas toxiques servent d'aliments aux micro-organismes présents dans le sol. Généralement leur croissance est stimulée (parfois elle peut être inhibée). D'où l'abondance de ceux-ci dans la sphère d'action des racines (**rhizosphère**). Il s'établit à distance, entre racines et les micro-organismes de la rhizosphère, des équilibres subtils, car les Bactéries et Champignons du sol modifient aussi les conditions d'habitat des racines. La microflore de la rhizosphère synthétise, quant à elle, des molécules qui favorisent l'alimentation minérale des plantes, grâce à des molécules ayant des propriétés chélatantes.

8.3.3 Les mycorhizes

Les **mycorhizes** sont des associations, prenant des formes variables, entre des champignons et les Cormophytes. Les hyphes peuvent soit entourer les radicelles (**mycorhizes ectotrophes**) et former de véritables manchons, soit carrément pénétrer entre les cellules de la racine (**mycorhizes endotrophes**). Comme pour la rhizosphère il est certain que les champignons, qui par nature sont hétérotrophes, profitent des molécules organiques exsudées par la plante. Mais les relations plantes-champignons sont toutes autres que celles décrites dans la rhizosphère. La possession de mycorhizes est souvent un facteur de réussite parfois même la condition *sine qua non* de la germination, de la croissance, voire de la floraison du végétal supérieur. En effet :

- Le feutrage mycélien des micorhizes contribue à la stabilité du pH autour des racines, ce qui favorise l'assimilation des ions minéraux par la plante. De même il peut solubiliser les phosphates tricalciques insolubles et assurer ainsi une meilleure alimentation phosphatée.
- En remplaçant la zone pilifère, les micorhizes contribuent à augmenter la surface d'absorption d'où une meilleure absorption hydrique.
- La stimulation de la croissance est un phénomène général. Ainsi grâce à leurs mycorhizes, trois mois après leur germination, des plantules de pins sont deux à trois fois plus grandes que celles qui n'en possèdent pas.
- Chez les orchidées, la présence du champignon est obligatoire pour assurer la germination.

Désertification et reforestation

Pour enrayer le phénomène majeur de la désertification, qui a été chiffré à près de 13 millions de km² en l'espace d'un demi-siècle (soit 23 fois la superficie de la France métropolitaine !), par les chercheurs du *World Soil Information* (fondation indépendante néerlandaise travaillant en association avec l'université de Wageningen), la reforestation s'est imposée comme l'une des solutions à envisager. Ce fut le « barrage vert » au Sahara dans l'Algérie du Président Boumédiène dans les années 1970 et c'est le cas du programme chinois qui a pour ambition de reboiser un quart de sa surface de 2005 à 2020 en réhabilitant ainsi son territoire détruit pour des raisons économiques. Pour faciliter la reconstitution de ces nouveaux écosystèmes forestiers, souvent les sylviculteurs locaux choisissent des essences d'arbres exotiques à croissance rapide, parmi lesquelles figurent l'eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis* L'Hér, *Myrtaceae*) ou l'acacia australien (*Acacia holoserica* Miller, *Mimosaceae*). Malheureusement ces plantations ont souvent des effets négatifs sur les sols car, d'une part, les arbres absorbent jusqu'à la moitié des précipitations annuelles au sein même de la nappe phréatique, provoquant non seulement un appauvrissement hydrologique, mais surtout une augmentation de la salinité du sol quand le sous-sol présente une couche de gypse comme c'est très souvent le cas en Afrique du Nord, et d'autre part, comme l'ont souligné les chercheurs de l'Institut de recherche pour le développement (IRD) ces reboisements ne tiennent pas compte de la microflore des sols. Les champignons « mycorhiziens » ne sont pas adaptés à ces arbres importés.

Ceci explique peut-être, mais seulement en partie, les échecs souvent fréquents de tels programmes de reboisement, trop hâtivement lancés.

8.3.4 La fixation symbiotique de l'azote

Même si dans le langage courant, on dit que les plantes se nourrissent d'azote, (mais aussi de phosphore et de potasse) jamais aucune plante n'a pu vivre à partir d'azote atmosphérique. Ce sont les ions nitrates et nitriques qui sont absorbés par les plantes. Cependant des Procaryotes, qu'ils soient libres ou symbiotiques, sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Dans la quasi-totalité des cas, cette association se réalise au niveau des racines des Cormophytes.

Le cas le plus connu concerne la fixation de l'azote dans les nodosités des *Fabaceae* par des *Rhizobium*¹ (*Proteobacteriaceae*). Ces bactéries sont responsables de l'apparition des nodosités mais peuvent vivre libres dans la rhizosphère, particulièrement au voisinage des racines des trèfles, des luzernes et autres *Fabaceae* (de 10⁶ à 10⁸ cellules par g de terre). Leur pénétration se fait en quelques heures par les poils absorbants ou par des blessures. Les corps bactériens, (bactéroïdes) en forme de bâtonnets, constituent un cordon qui envahit les cellules du parenchyme cortical.

Une fois à l'intérieur des cellules, ils y prolifèrent, tandis que ces cellules parenchymateuses s'hypertrophient et se divisent, entraînant la formation d'une nodosité (fig. 8.6) qui croît en même temps qu'elle se charge d'une hémoglobine particulière, la **leghémoglobine**.

1. *Sinorhizobium* chez la luzerne.

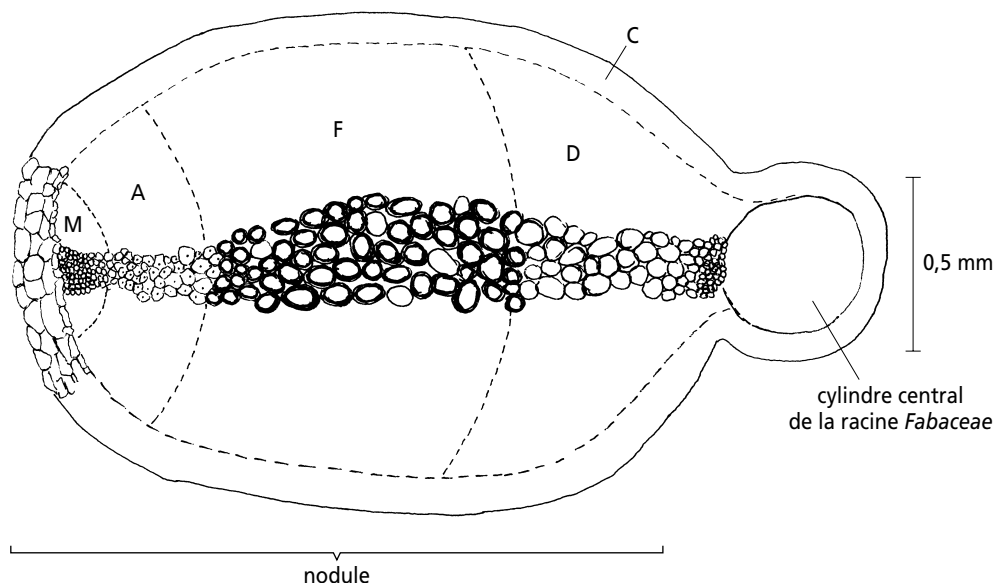


Figure 8.6 – Schéma d'une coupe transversale d'un nodule, montrant les différentes zones.

M, zone mérisématique ; A, zone d'accroissement cellulaire et d'invasion ; C, cortex nodulaire ; F, zone bactérienne fixatrice ; D, zone de dégénérescence. (La forme des cellules de chaque zone est seulement esquissée.)

Des faisceaux conducteurs se différencient dans la nodosité et se raccordent à ceux de la racine. À ce stade, chaque nodosité a la capacité de fixer l'azote atmosphérique, contrairement à chacun des deux organismes pris séparément (fig. 8.7).

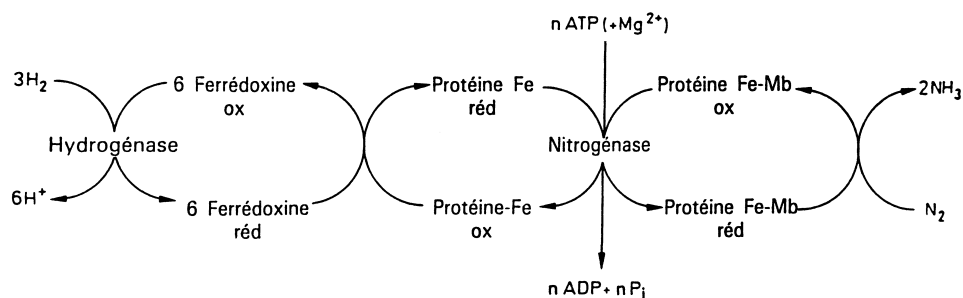


Figure 8.7 – Réduction de l'azote dans les nodules.

Chaîne de transfert des électrons au cours de la réaction de nitrogénation.

Ensemble, ils ont acquis une fonction que seuls ils ne possédaient pas. La durée de vie de ces nodosités est assez limitée. Curieusement à la floraison, les bactéroïdes se lysent et la leghémoglobine se dégrade en biliprotéines, ce qui provoque le verdissement des nodosités qui dégèrent.

Lors du fonctionnement des nodules, on constate une véritable collaboration entre les deux partenaires. Le *Rhizobium* utilise la leghémoglobine que les cellules de la *Fabaceae* a synthétisé sous son influence. À partir des acides aminés synthétisés par les bactéries, les cellules de la Cormophyte achèvent la synthèse de protéines. Celles-ci migreront vers les organes aériens qui ont fourni préalablement les composés glucidiques. Durant cette fixation symbiotique de l'azote, il est possible de dire que la *Fabaceae* utilise très indirectement l'azote atmosphérique, même si elle absorbe préférentiellement de l'azote minéral. En présence de celui-ci, lors d'un apport d'engrais par exemple, l'activité des nodules cesse.

N'importe quel *Rhizobium* ne peut pas s'associer avec n'importe quelle *Fabaceae*. À chaque espèce correspond une race (ou une espèce de *Rhizobium*). Ainsi, le *Rhizobium trifolii* du *Trifolium repens* L. donne des nodosités actives avec le *Trifolium pratense* L. mais non fonctionnelles avec le *Trifolium glomeratum* L.

Même si l'exemple souvent cité de fixation symbiotique de l'azote est celui précédemment décrit, il faut savoir que près de 200 espèces environ d'Angiospermes portent des nodules au niveau de leurs racines. Ce sont toujours des arbres et des arbustes appartenant à seulement sept familles : les *Casuarinaceae*, les *Betulaceae* (les aulnes), les *Myricaceae*, les *Coriariaceae*, les *Eleagnaceae*, les *Rhamnaceae* et les *Rosaceae*. Chez les Gymnospermes, on ne trouve que trois familles : les *Araucariaceae* (l'Araucaria ou arbre aux singes), les *Podocarpaceae* et les *Taxaceae* (les ifs).

La nature de l'agent responsable de la fixation de l'azote, n'est pas toujours connue avec précision (Bactéries ou Champignons). Néanmoins ces fixations sont loin d'être négligeables et elles peuvent avoir une grande importance pour enrichir les sols en ions azotés (cas des aulnes).

8.3.5 Les défenses contre les organismes pathogènes

À chaque instant les plantes sont en contact avec des champignons, des bactéries, des virus ou des nématodes qui vont les agresser. D'une manière générale, la plupart des espèces végétales sont protégées contre ces agresseurs, car ceux-ci sont incapables de franchir les barrières protectrices que constituent la cuticule épidermique, ainsi que les parois pecto-cellulosiques. Toutefois, certains agresseurs contournent ces barrières et pénètrent dans le végétal soit par les lenticelles et les stomates, soit plus fréquemment par les blessures. Ne pouvant se déplacer et fuir ces prédateurs, les plantes mettent en œuvre des défenses tout à fait originales qui sont progressivement mieux connues, grâce aux progrès réalisés par la biologie moléculaire. Cependant toutes les plantes ne peuvent se protéger et les dégâts sont considérables : ne dit-on point qu'environ 20 % des récoltes mondiales sont perdues par ces attaques.

Les mécanismes de défense sont de trois types (fig. 8.8).

1. La reconnaissance de l'agent pathogène.

La plante reconnaît son agresseur grâce à une molécule, un **éliciteur**, que celui-ci émet. Ce sont souvent des oligo- ou polysaccharides, des glycoprotéines ou des acides gras et les gènes qui sont à l'origine de leur synthèse sont nommés gènes d'avirulence. Ces éliciteurs ne sont pas des molécules sécrétées spécialement par

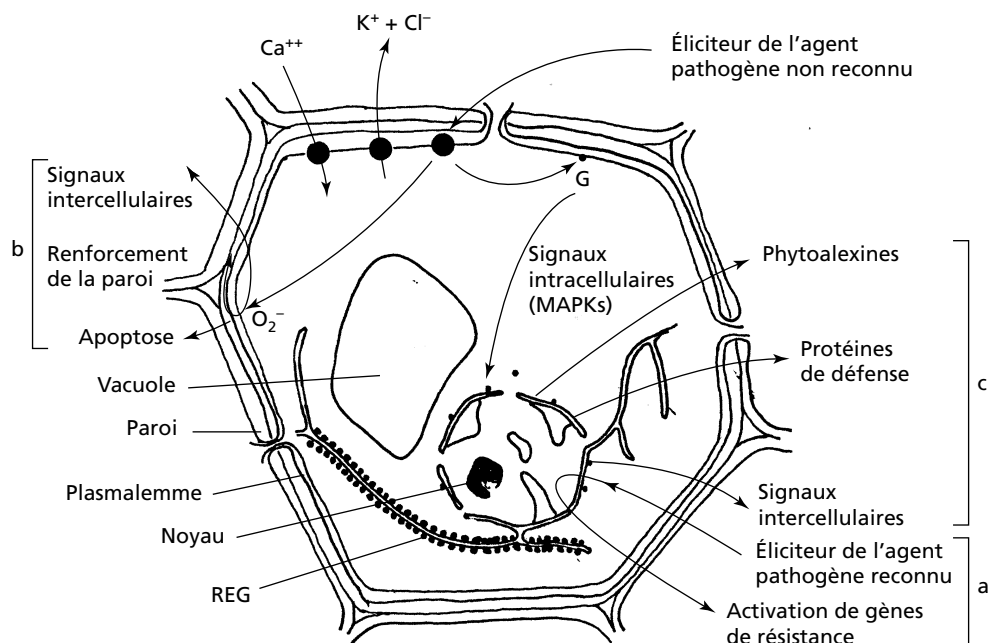


Figure 8.8 – Réactions à un agent pathogène.

a : éliciteur reconnu, b : réaction d'hypersensibilité, c : activation de moyens de défense.

l'agent pathogène, mais des produits de son métabolisme indispensables à son développement. Deux cas peuvent se présenter.

- ♦ Soit la plante reconnaît avec précision cet éliciteur et elle possède des gènes susceptibles de neutraliser l'envahisseur ; la résistance est génétique et ces gènes se transmettent selon les lois de Mendel. Découverts dans les années 1940, chez la tomate, ces gènes de résistances, très spécifiques, sont une trentaine et protègent les plantes contre des agents pathogènes de nature variée (virus, bactéries, champignons, nématodes). Trois catégories de gènes de résistances ont été reconnues par les généticiens : les gènes de résistances récessifs, qui sont des gènes mutés codant pour des facteurs de sensibilité devenus non fonctionnels, des gènes de résistance dominants codant pour un inhibiteur d'une fonction du pathogène et les gènes de résistance non spécifiques déclenchant des mécanismes de défense. La deuxième catégorie a toujours intéressé les sélectionneurs qui avec force croisements essaient de les introduire dans des plantes horticoles et maraîchères sensibles, afin de leur faire acquérir une résistance agronomiquement (donc économiquement) intéressante (tabl. 8.1).

La majorité des gènes de résistance code des protéines riches en leucine et ce sont les séquences d'ADN non codant qui assurent la spécificité de la reconnaissance entre l'agent pathogène et la plante attaquée.

Tableau 8.1 – Quelques plantes sélectionnées par les généticiens pour devenir résistantes à des pathogènes.

Plante	Pathogène		
	Nom	Type	Nom vernaculaire
Lin	<i>Melampsora lini</i>	Champignon	Rouille du lin
Tomate	<i>Fusarium oxysporum</i>	Champignon	Fusariose
Poivron	<i>Tomato mosaic virus</i> (ToMV)	Virus	Mosaïque
Laitue	<i>Bremia lactuca</i>	Champignon	Meunier

- ♦ Beaucoup plus fréquemment à l'éliciteur ne correspond pas un gène de résistance spécifique. La plante met alors en place un système de défense naturelle à plusieurs facettes dont la première manifestation est une réaction d'hyper-sensibilité. Celle-ci se manifeste par une tache nécrotique localisée sur le site de pénétration du pathogène. Les premières cellules infectées produisent des formes très réactives de l'oxygène comme l'anion O_2^- et du peroxyde d'hydrogène H_2O_2 au moyen d'une enzyme, la NADPH-oxydase, localisée dans le plasmalemme. Ces formes réactives de l'oxygène peuvent être directement toxiques pour l'agresseur et jouer un rôle d'antimicrobien. Elles déclenchent aussi la production de molécules qui constituent des signaux d'alerte vers les autres cellules de l'organisme pour les préparer à réagir efficacement contre l'agresseur. Enfin, elles renforcent la paroi végétale en polymérisant ses protéines mais d'un autre côté en peroxydant les lipides du plasmalemme, elles les détruisent ce qui entraîne la mort de la cellule. Cette mort programmée est une véritable **apoptose** végétale visant à circonscrire l'invasion du pathogène et de retarder sa propagation en attendant que les autres mécanismes de défense, notamment la production d'antibiotiques aient eu le temps de se mettre en place dans les cellules voisines.

2. L'activation des moyens de défense.

Les éliciteurs agissent directement au niveau de la membrane plasmique et activent des protéines transmembranaires que faute de mieux, les physiologistes nomment les protéines G. Elles assurent la transmission du message entre l'extérieur de la cellule et l'intérieur. Cette activation se manifeste par une entrée massive d'ions calcium et une sortie tout aussi importante d'ions potassium et chlorure. En 2000, Hirt et Scheel¹ ont montré que ce calcium activait dans le cytoplasme des « Mitogen Activated Protein Kinases » (MAPKs) et particulièrement en premier la MAPK kinase-kinase. Par un phénomène de cascade, celle-ci active la MAPK kinase par phosphorylation de résidus de thréonine et de sérine, qui elle-même active à son tour la MAPK par phosphorylation de résidus de tyrosine et de thréonine. Cette dernière MAPK agit comme facteur de transcription permettant la production

1. HIRT H. et SCHEEL D., « Receptor mediated MAPkinase Activation in plant Defense », *Results and Problems in Cell Differentiation*, 2000, **27**, 11-27.

d'antibiotiques, les **phytoalexines**, ou de **protéines de défense Pr** (Pr pour *Pathogenesis related*) capables de détruire ou de maîtriser le prédateur.

Phytoalexines et protéines de défense

Les phytoalexines sont des métabolites secondaires qui, absents normalement dans la cellule, s'accumulent au voisinage des sites d'infection en présentant de très fortes activités antimicrobiennes. Leur nature chimique est très diversifiée. Ainsi les *Fabaceae* (ex Légumineuses) produisent des isoflavanoïdes, les *Asteraceae* (ex Composées) des polyacétylènes, les *Solanaceae* (comme la pomme de terre) et les *Malvaceae* (la mauve) des terpénoïdes.

Les protéines de défense Pr, sont connues depuis 1970. Elles sont très stables en milieu acide et certaines ont une activité enzymatique identique à la β -1,3-glucanase, ou à la chitinase, qui dégradent la paroi des champignons. D'autres protéines Pr peuvent inhiber des protéases ou des polygalacturonases microbiennes, au pouvoir pathogène important. Elles désarment ainsi les agresseurs.

3. La signalisation intercellulaire.

Trois types de molécules semblent agir dans la signalisation intercellulaire pour activer les réactions de défense dans les cellules voisines : l'acide salicylique, l'éthylène et l'acide jasmonique. Le premier joue un rôle clé de molécule signal. Il déclenche l'expression des protéines de défense Pr et se déplace de cellule à cellule par les plasmodesmes. Le rôle de l'éthylène est plus flou. Beaucoup moins ubiquiste que l'acide salicylique, il ne déclenche les réactions de défense qu'en présence de pathogènes précis mais diffusant partout dans la plante il jouerait un rôle de signal endogène très mobile. Quant à l'acide jasmonique, molécule présente dans bien des cas de stress chez le végétal, qu'ils soient hydriques ou thermiques, il agit en synergie avec l'acide salicylique pour déclencher la synthèse des protéines de défense.

Des défenses variées

Chez les arbres blessés et/ou attaqués par des organismes pathogènes, les réactions de défense visent à un isolement de la zone contaminée ou blessée par la création de barrières cellulaires, produites par les cambiums et constituées par de petites cellules aux parois très épaisses résistant mieux aux micro-organismes. De plus, les vaisseaux conducteurs se bouchent pour éviter la propagation du pathogène, tandis que le métabolisme des cellules du bois à l'entour se modifie. De nouvelles molécules aux propriétés microbiennes apparaissent. Il s'agit essentiellement des acides gallique et tannique ainsi que de nombreux phénols.

8.4 LES PLANTES DANS LA BIOSPHÈRE

Si après l'étude des relations entre deux organismes notre intérêt se tourne vers la **biosphère** en général, il est facile de voir qu'il existe des communautés d'individus (plus ou moins grandes) groupant des végétaux et des animaux qui vivent en équilibre avec leur milieu environnant. De très nombreux échanges nutritifs s'établissent entre ces organismes. Considérée sur le plan des échanges de matière et d'énergie, la communauté constitue un **écosystème**. Dans celui-ci, on trouve des producteurs (végétaux), des consommateurs (animaux) mais aussi des décomposeurs (champignons et

bactéries) (fig. 8.9). Ces derniers dégradent les molécules complexes de la matière organique par minéralisation et libèrent des éléments simples qui seront repris et remétabolisés ultérieurement par les végétaux chlorophylliens. Pour que le cycle des éléments fonctionne, il est donc indispensable que la minéralisation de la matière organique s'effectue. Les décomposeurs sont tout aussi importants et utiles que les producteurs.

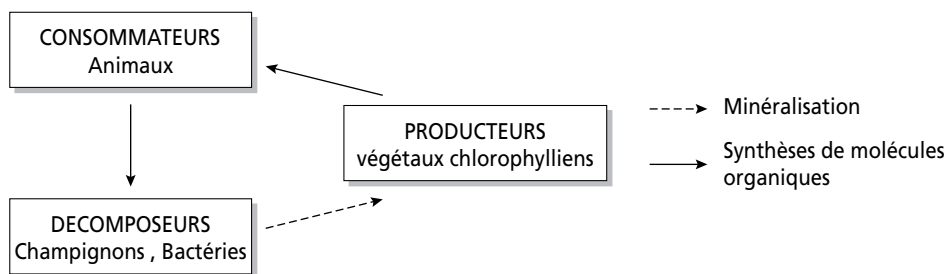


Figure 8.9 – Schéma des chaînes trophiques dans un écosystème.

Les végétaux tiennent une part importante dans ce flux de matières. Certes les Cormophytes sont des **producteurs primaires** à la surface des continents, mais les Thallophytes tiennent un double rôle. Comme producteurs primaires d'abord (avec, en particulier, le phytoplancton marin), mais aussi comme décomposeurs (champignons du sol). Les bactéries et les champignons effectuent le recyclage des éléments carbonés et azotés à partir des déchets (excréments, débris végétaux...) issus de tous les êtres vivants, animaux ou végétaux. Leur quantité et leur diversité atteignent dans le sol des valeurs souvent méconnues. Souchon en 1970 a trouvé, ainsi, par hectare de prairie, la présence d'environ 17 quintaux de décomposeurs dont 67 % de champignons, 20 % de protozoaires, 6 % de vers et 2 % de bactéries. Les valeurs sont encore plus élevées dans un sol forestier, où la production de biomasse végétale est plus importante qu'en milieu unistrate, comme la prairie.

Les relations entre les différents composants de l'écosystème sont du domaine de l'écologie. Dans le cadre de cet ouvrage, seules les interfaces écologie/biologie végétale seront abordées. Il s'agira : de la biomasse végétale, des dépendances trophiques, de l'incidence des végétaux sur trois cycles écochimiques.

8.4.1 La biomasse et la productivité primaire

La **biomasse** est la masse de matériel végétal exprimée par unité de surface. Si cette notion est relativement facile à appréhender pour des petits écosystèmes bien définis (un champ de blé par exemple), elle est beaucoup plus difficile à connaître pour de grands ensembles comme une forêt, surtout si l'on veut séparer les différents composants que sont les producteurs, les consommateurs et les décomposeurs. Le tableau 8.2 donne quelques valeurs de biomasses végétales totales et de productivité (production par unité de surface et par an) généralement admises.

Tableau 8.2 – Phytomasse et productivité primaire nette dans la biosphère (simplifié d'après Whitacker et Likens).

	Surface 10 ⁶ km ²	Phytomasse kg par m ²	Phytomasse mondiale 10 ⁶ tonnes	Productivité primaire nette t/ha/an	Productivité mondiale nette 10 ⁸ tonnes
Forêt tropicale	20	40	800	20	40
Forêt tempérée	18	30	540	13	23,4
Forêt boréale	12	20	240	8	9,6
Prairies tempérées	8	1,5	12	5	4
Toundras et alpages	8	0,6	5	1,4	1,1
Terres cultivées	14	1	14	6,5	9,1
Lacs et cours d'eau	2	0,02	0,04	5	1
CONTINENTS	148	12,5	1 852	7,3	108
OCÉANS	361	0,008	2,8	1,55	55
BIOSPHERE	510		1 855		164

Phytomasses et productivités sont exprimées en masses de matières sèches. Toutes les composantes de la biosphère n'ont pas été reproduites.

Il est facile de remarquer l'importance des formations forestières dans la phytomasse totale. Ceci tient au fait que les arbres accumulent une quantité importante de matière organique nettement plus grande que les plantes herbacées, pour une production annuelle assez peu différente. La productivité primaire nette présentée dans ce tableau correspond au produit de la photosynthèse totale (productivité brute) diminué des produits dégradés dans la respiration de maintenance de tous les organes existants, mais aussi partiellement détruits par les consommateurs primaires. Cette productivité nette mondiale est relativement faible comparée à l'énergie incidente d'origine solaire dont peuvent disposer les plantes. Elles n'en fixent qu'une très faible partie, environ 1 % pour la végétation terrestre.

8.4.2 Chaînes alimentaires et pyramides écologiques

Grâce à la photosynthèse, les plantes vertes peuvent se nourrir elles-mêmes. Elles sont **autotrophes**, par opposition aux **hétérotrophes** qui puisent leur énergie dans des molécules organiques. Des dépendances nutritives (ou **trophiques**) relient les êtres vivants et un flux d'énergie existe entre eux. Les plantes chlorophylliennes sont à l'origine de ces chaînes. Ce sont les producteurs primaires. Une partie est consommée pour produire une nouvelle biomasse qui, elle-même, sera consommée par d'autres consommateurs et ainsi de suite. Il est possible ainsi d'établir des chaînes trophiques (fig. 8.10).

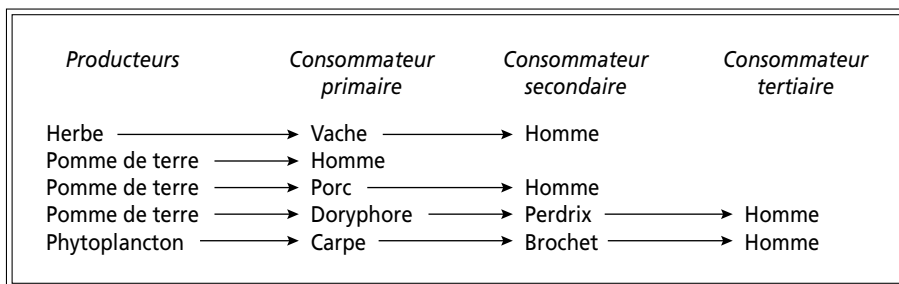


Figure 8.10 – Quelques exemples de chaînes alimentaires simples.
(D'après Lebreton.)

Mais la biomasse des consommateurs primaires, en général les herbivores, ne peut être qu'inférieure à celle des végétaux qui leur servent de nourriture puisque tout individu, est incapable de transformer en sa propre substance toute la matière vivante qu'il consomme. Lindemann en 1942 a proposé, comme ordre de grandeur pour les transferts énergétiques, un rendement maximum de 10 %. Il introduisait par là même, la notion de pyramide des biomasses (fig. 8.11).

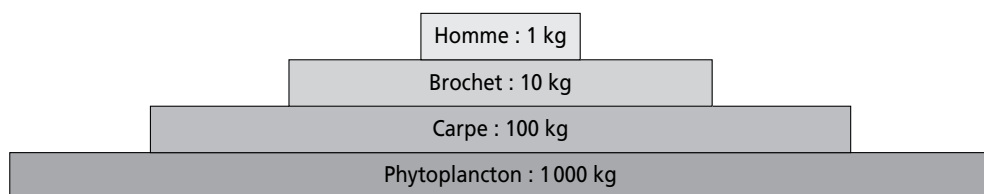


Figure 8.11 – Pyramide des biomasses dans une chaîne alimentaire.

Chaque niveau de consommateur ne récupère que 10 % de la masse de son producteur.

Ces pyramides écologiques aussi simplistes qu'elles puissent paraître sont cependant très intéressantes à connaître, puisqu'elles donnent une idée des masses récupérables à chaque niveau. Les écologistes parlent alors de **capacité biogénique limite**. C'est une notion très utilisée en agriculture puisqu'elle permet de connaître la charge en bétail qu'il ne faut pas dépasser par hectare pour ne pas risquer de détruire la prairie par surpâturage (en prairie riche : deux unités de gros bétail à l'hectare).

8.4.3 Les plantes dans le cycle du carbone

Tous les êtres vivants interviennent dans le cycle du carbone. Les végétaux fixent le gaz carbonique lors de la photosynthèse mais ils respirent, donc libèrent du gaz carbonique, tout comme les animaux. Enfin les décomposeurs libèrent eux aussi lors de la minéralisation du gaz carbonique.

Mais le carbone existe sous différentes formes dans la biosphère et les biologistes ont essayé de chiffrer les différentes masses des composants du cycle du carbone. La figure 8.12 en donne un exemple.

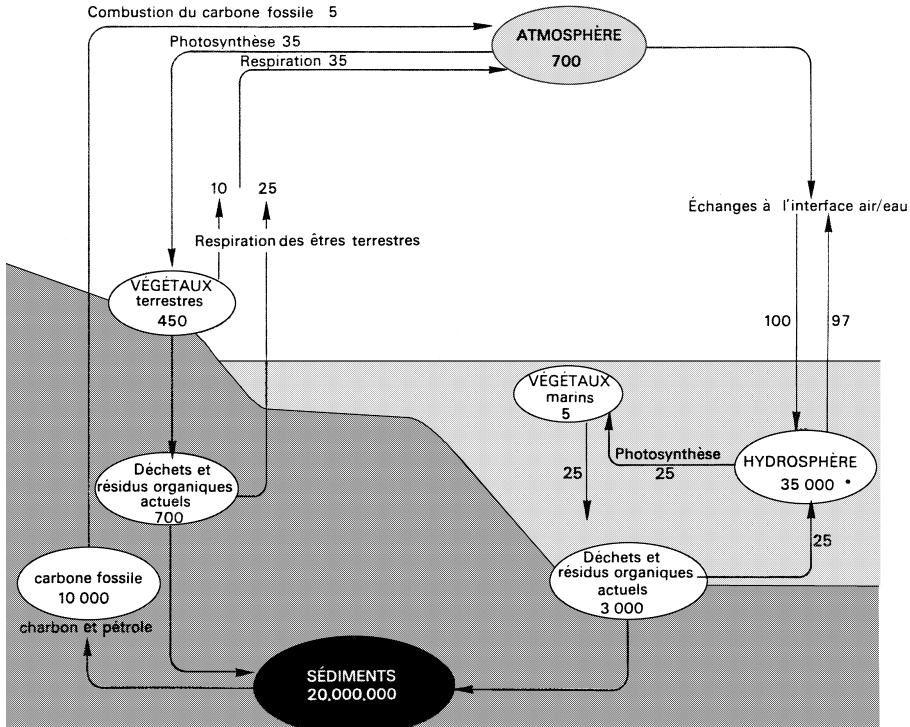


Figure 8.12 - Le cycle du carbone. (D'après Bolin, simplifié, in Lebreton, 1978.)

Les chiffres sont estimés en milliards de tonnes de carbone :

- dans les cadres, biomasses et réservoirs ;
- près des flèches, productivité ou mouvements annuels.

La quantité de carbone présente dans la biosphère sous forme organique, et dans l'atmosphère, sous forme de gaz carbonique est très faible en comparaison de celle emprisonnée dans la lithosphère. Il s'agit de carbonates (pour les 3/4), comme le calcaire. Dans les eaux, l'ion HCO_3^- représente le véritable réservoir du carbone impliqué dans le cycle photosynthétique : les mers et les océans contiennent environ 50 fois plus de CO_2 que l'atmosphère.

La teneur moyenne de l'air en CO_2 est de 350 ppm (ppm = partie par million, soit des mg par kg) très près du minimum (de l'ordre de 100 ppm) nécessaire à une photosynthèse active et fort loin, en tout cas, des valeurs toxiques pour les plantes ou les animaux. En milieu aérien, le gaz carbonique est le principal facteur limitant de l'assimilation chlorophyllienne. Depuis le milieu du XIX^e siècle où elle approchait 280 ppm, la teneur en CO_2 de l'air n'a fait que croître. L'augmentation annuelle actuelle est de 0,8 ppm. Pourtant ce n'est que le tiers de ce qui résulte de la combustion du charbon et des hydrocarbures annuellement brûlés. Que deviennent les deux tiers restants ? La majeure partie est absorbée par les eaux marines. Mais une fraction est récupérée par les végétaux et augmente le rendement photosynthétique. Cette augmentation de teneur en CO_2 , ne présente aucun danger physiologique pour les animaux et

procure des avantages pour les végétaux. Elle provoque, cependant, l'effet de serre aux conséquences beaucoup plus néfastes. Les experts de la FAO qui étudient les conséquences des changements climatiques sur la production agricole mondiale, voient dans l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère une action antitranspirante bénéfique pour les plantes ainsi qu'une augmentation de leur efficacité photosynthétique. Mais cette augmentation en gaz carbonique entraînera la dégradation des sols avec un épuisement des nutriments d'où des modifications hydrologiques importantes. Tout ceci aura des conséquences sur la sécurité alimentaire des populations avec une augmentation des disparités entre les régions agricoles.

8.4.4 Les plantes dans le cycle de l'oxygène

Comme le gaz carbonique, l'oxygène est lié à la photosynthèse et à la respiration. Certes les quantités théoriques d'oxygène dans l'atmosphère sont énormes (6×10^{16} tonnes) mais, c'est l'oxygène dissous dans l'eau qui est important pour la vie des végétaux et des animaux aquatiques. À 20 °C la teneur théorique ne dépasse pas 8 ppm (mg/L) et décroît avec la température. Ceci constitue un des aspects nocifs de la pollution thermique. Cette diminution de la quantité d'oxygène dans l'eau est un des facteurs de l'eutrophisation. Les végétaux constituent la base biologique d'un lac ou d'une rivière. Approvisionnées en CO₂ dissous, les plantes réclament également, pour bâtir leur matière organique, nitrates et phosphates. À faible teneur, ces éléments sont les facteurs limitants pour la production primaire. Peu nutritif et, par conséquent, piètre nourrisseur pour les hétérotrophes, un tel milieu sera qualifié d'oligotrophe, ce qui n'indique pas l'absence de vie, mais une faible biomasse, très souvent hautement spécialisée. Lorsque de fortes quantités de nitrates et/ou de phosphates sont apportées par l'homme (cas des engrais), les organismes chlorophylliens pullulent rapidement dans le milieu ainsi favorisé, en particulier les *Cyanophyceae*. Mais, la phase de croissance passée, se pose le problème du recyclage de cette biomasse qui est dévorée par des consommateurs, ou minéralisée par des décomposeurs. Ces derniers exigent à cette fin d'énormes quantités d'oxygène que le milieu est rarement capable de fournir, surtout en milieu calme et chaud (en été). Eutrophisé, le lac asphyxié périt de son abondance de matière organique et sous ses déchets.

Les cycles biologiques de l'oxygène et du gaz carbonique répondent aux mêmes principes, mais dépendent de réservoirs différents ; les réservoirs d'oxygène (l'oxygène de l'atmosphère et de l'eau) sont tellement volumineux que l'on peut admettre un turn-over infini à notre échelle biologique et même écologique (2 000 ans au niveau de l'atmosphère ; 2 millions d'années au moins au niveau de l'hydrosphère), le tout recyclé par la photosynthèse.

8.4.5 Les plantes dans le cycle de l'azote

Même si l'azote n'intervient pas directement dans la photosynthèse et la respiration, l'azote est un constituant primordial de la matière vivante. Cette importance n'a pas toujours été évidente et le nom même d'azote (sans vie) en est une réminiscence.

Le cycle de l'azote est complexe puisqu'il fait intervenir de nombreuses étapes (fig. 8.13).

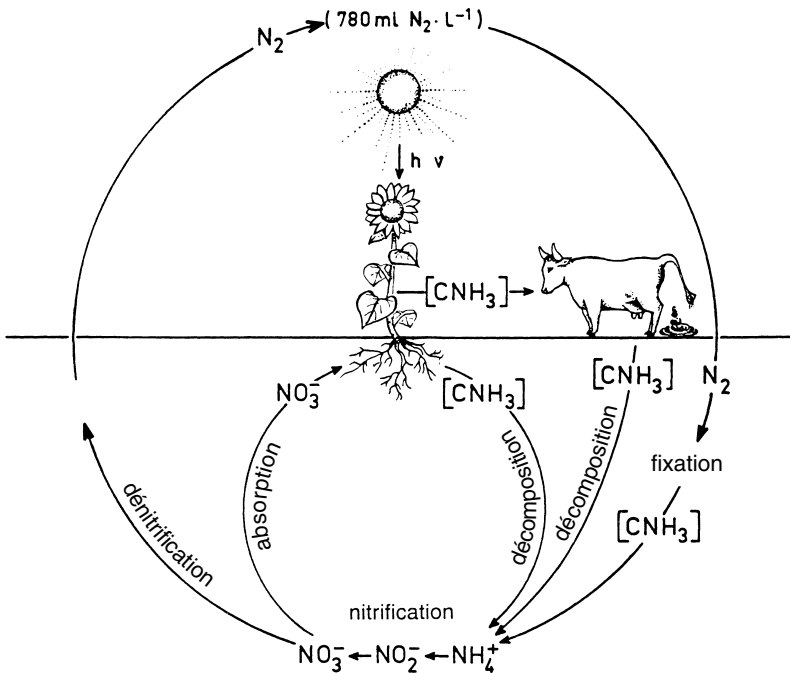


Figure 8.13 - Le cycle de l'azote dans la nature.
(D'après Mohr, modifié.)

Selon le principe des chaînes alimentaires l'azote protéique des végétaux est cédé aux consommateurs primaires puis secondaires. Les déchets et les cadavres livrent tôt ou tard des produits aminés, qui sont recyclés par tout un ensemble de micro-organismes décomposeurs, essentiellement des bactéries aérobies mais aussi quelques champignons (en sols très acides). Ce processus est la **minéralisation**.

Cette minéralisation s'effectue en deux étapes.

- L'**ammonification** donnant de l'ammonium NH_4^+ . Elle est assurée par une microflore nombreuse et hétérogène.
- La **nitrification** qui amène en deux temps à la production de nitrates NO_3^- . La première étape, la **nitrosation**, transforme le cation ammonium NH_4^+ en anion nitrite NO_2^- . Ceci est l'œuvre de *Nitrosomonas*. La deuxième étape, la **nitration**, fait passer le nitrite en nitrate NO_3^- . C'est *Nitrobacter* qui permet cette transformation.

Les conditions écologiques de développement des bactéries intervenant dans l'ammonification sont différentes de celles de la nitrification. Les premières sont actives à des températures relativement froides (une dizaine de degrés) tandis que les secondes exigent des températures plus élevées 15-16 °C.

Mais ce cycle comporte d'autres étapes dont la **dénitrification** qui est la transformation de l'ammonium en azote gazeux. Ce phénomène est loin d'être négligeable. Il est estimé par les microbiologistes du sol à 60 kg d'azote par hectare et par an. Ces pertes sont contrebalancées par des synthèses qui se produisent selon deux types.

1. Des processus abiotiques. Ainsi sous l'influence des orages, mais aussi de l'énergie lumineuse, des oxydes d'azote se forment dans l'atmosphère.
2. Des processus biotiques comme la fixation symbiotique dans les nodosités. En plus des *Rhizobium* d'autres micro-organismes libres sont capables de fixer directement de l'azote atmosphérique. Il s'agit d'*Azotobacter* (2 à 5 kg/ha/an) et de quelques *Cyanophyceae*.

L'homme intervient dans ce cycle de l'azote essentiellement par ses activités agricoles, plus que par ses industries. Si voici quelques années, les rejets dans le milieu de nitrates étaient particulièrement importants, les nouvelles techniques culturales (bilans azotés, analyses de sols et de végétaux, rejets contrôlés des déjections animales) beaucoup plus soucieuses de l'environnement permettent de minimiser ces perturbations. Mais le temps de latence entre l'action de polluer et sa manifestation, essentiellement au niveau des nappes phréatiques est au moins d'une vingtaine d'années. Alors, beaucoup d'eau (polluée) passera encore sous les ponts avant que n'apparaissent les résultats des actions d'information et de formation développées inlassablement par les divers formateurs et trop peu relayées par les médias.

Résumé

Immobiles, les plantes croissent et se développent dans un milieu environnant souvent hostile. Pour se protéger des agressions du climat, les graines entrent en dormance et ne se réveillent que sous l'action de différents stimuli. Les organes végétatifs pérennes se protègent ou s'enfoncent dans le sol pour ne pas exposer leurs bourgeons aux froidures de l'hiver. Certaines plantes réagissent aussi aux conditions du sol. Les calcifuges sont intoxiquées par le calcium, elles ne poussent donc pas dans les sols qui en contiennent. Les plantes aussi réagissent avec les organismes qui les entourent. Certaines sont parasites et prélèvent chez leurs hôtes leurs éléments nutritifs. Dans bien des cas, ces relations sont positives, soit au travers des mycorhizes, soit grâce aux symbioses fixatrices d'azote. Dans la biosphère, les végétaux chlorophylliens sont des producteurs de matières organiques qui ont vocation à être consommés par des consommateurs primaires, amorçant ainsi des chaînes trophiques. Enfin, les plantes sont des chaînons fondamentaux dans les grands cycles de l'oxygène ou du gaz carbonique.

L'HOMME ET LES PLANTES

9

Depuis la nuit des temps l'homme utilise les plantes pour vivre. Toutes ses activités sont liées plus ou moins directement aux plantes. Très vite il a voulu maîtriser et améliorer ses sources d'approvisionnement. Depuis des millénaires, il a cherché à sélectionner des plantes plus conformes à ses besoins. Parfois même, il a créé des espèces nouvelles comme le Triticale. Mais ceci n'a été possible que parce que les végétaux sont capables de variation. Ceci constitue une propriété fondamentale de tous les organismes vivants.

Depuis le début du siècle la connaissance des lois de la génétique, puis les possibilités offertes par les cultures *in vitro* ont entraîné une accélération considérable de l'action de l'homme sur les végétaux. Les mécanismes naturels de l'évolution des végétaux, tels qu'ils ont été énoncés par Darwin, seront d'abord étudiés. Certes l'homme ne les maîtrise pas mais il les copie pour son intérêt. Dans cette utilisation deux aspects seront particulièrement développés. L'un implique la reproduction sexuée, il s'agit de l'amélioration des plantes par sélection. L'autre fait appel à la multiplication végétative artificielle grâce aux techniques de cultures *in vitro*.

9.1 LES MÉCANISMES NATURELS DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES VÉGÉTAUX

9.1.1 Les notions de base

Quelques définitions importantes de génétique doivent être d'abord rappelées.

- Le **phénotype** d'un individu est l'ensemble de ses caractères apparents (morphologiques, biométriques, histologiques ou biochimiques).
- Le **génotype** d'un individu est l'ensemble des particules héréditaires qu'il a reçues de ses parents au moment de la **caryogamie**.

Le phénotype est donc l'expression apparente d'un génotype. Compte tenu du fait que les allèles récessifs ne sont pas exprimés par le génotype et que la traduction phénotypique d'un génotype peut varier selon les conditions du milieu, il est normal de considérer qu'à un même génotype peuvent correspondre des phénotypes différents.

- Le **génome** est l'ensemble des n chromosomes contenus dans un gamète. Le génotype d'un individu diploïde est donc formé par les gènes apportés par les deux génomes réunis au moment de la fusion des deux gamètes.

Chacun de ces gènes est lui-même différencié en deux allèles : dans deux chromosomes homologues d'un double génome (diploïde), les deux allèles occupant la place du gène qu'ils représentent peuvent être différents. Ainsi, dans l'ensemble des individus d'un même biotype, les combinaisons génotypiques possibles sont extrêmement nombreuses.

À chaque génération issue de la reproduction sexuée s'effectue un brassage des génotypes. Les allèles sont redistribués. Chez les plantes **allogames**, qui se reproduisent par croisements entre individus différents, chaque gène possède dans son double génome, un assortiment d'allèles qui lui est propre et que la méiose partage ensuite et répartit entre les cellules sexuelles. Cet ensemble de gènes a été le plus souvent modifié au moment de la méiose par les chiasmas formés au cours de la première prophase. Le génotype de l'œuf est différent de celui de ses parents. Chez les plantes **autogames**, moins répandus que les allogames, les deux génomes qui s'unissent au moment de la fécondation proviennent du même parent. Le brassage d'un assortiment génique en principe jamais renouvelé, ne peut qu'aboutir à un phénotype invariable et à l'entretenir indéfiniment.

Ces situations peuvent exister localement, dans des conditions de milieu invariables et pendant une durée limitée. Dans la nature, surtout dès que le milieu change, des événements surviennent qui, lentement ou soudainement, modifient la composition des génotypes.

À propos de la terminologie des niveaux de ploïdie

Les mots haploïde et diploïde prêtent à confusion car il existe une ambiguïté pour chacun de ces termes selon qu'ils sont employés à propos de l'alternance de phases nucléaires ou du niveau de ploïdie spécifique. Ils ne caractérisent pas uniquement un rapport numérique 1/2 de la garniture chromosomique respective du sporophyte et du gamétophyte. En effet, la diploïdie est l'état d'un organisme uni-ou pluricellulaire pour lequel chaque noyau cellulaire comporte la juxtaposition de deux lots de chromosomes homologues ou **génomes**, tandis que, dans l'haploïdie chaque noyau n'est pourvu que d'un seul génome défini par le nombre chromosomique de base x .

Dans le cas d'une espèce diploïde, comme l'engrain sauvage (cf. page 80) le sporophyte est diploïde $2n = 2x = 14$ et le gamétophyte haploïde $n = x = 7$, le premier comprend deux génomes ($2x$) et le second un seul (x). En revanche il en est tout autrement pour les espèces polyploïdes caractérisées par un sporophyte à plus de deux génomes par noyau et d'un gamétophyte à plus d'un génome par noyau. Considérons le blé dur, c'est une espèce à $2n = 28$ (cf. page 74). Il est tétraploïde, 4 génomes sont en jeu (AABB) et cette fois sporophyte et gamétophyte sont caractérisés respectivement par $2n = 4x = 4 \times 7 = 28$ et $n = 2x = 2 \times 7 = 14$, chaque génome est à 7 chromosomes. La tétraploïdie sporophytique a pour conséquence directe la diploïdie gamétophytique.

Chez les plantes cultivées, il n'est pas rare d'être en présence de plantes hexaploïdes ($2n = 6x$) voire octoploïdes ($2n = 8x$). Ainsi le blé tendre est une espèce à $2n = 42$

(cf. page 80). Elle est hexaploïde, six génomes sont en jeu (AABBCC) et cette fois sporophyte et gamétophyte sont caractérisés respectivement par $2n = 6x = 6 \times 7 = 42$ et $n = 3x = 3 \times 7 = 21$, chaque génome est toujours à 7 chromosomes

D'après Robert Gorenflot- La terminologie des niveaux de ploïdie. In *Revue de Cytologie et Biologie végétales – Le Botaniste*, 2001, 24, 1/2,3-6.

9.1.2 L'expression de la variation

De nombreuses espèces sont douées d'une souplesse adaptative dont témoigne leur présence sous des climats ou dans des **biotopes** différents. Leur variabilité phénotypique devient alors tellement large que les contours de celles-ci s'estompent et que les définir devient difficile.

Deux types de variation sont alors reconnaissables : les accommodats et les biotypes.

a) Les accommodats

Un **accommodat**, (on dit aussi **morphose**), est une plante qui a une forme adaptée au milieu où elle vit. Changée de milieu, elle se développe suivant des modalités différentes qui lui confèrent une autre forme, plus ou moins nettement accommodée aux conditions nouvelles. Ces formes sont parfaitement réversibles et non héréditaires et induites par des facteurs externes. Les exemples d'accommodats sont nombreux et touchent de nombreux groupes de végétaux. Le mouron d'eau *Veronica anagallis* L. *Scrophulariaceae* se présente sous des formes complètement différentes selon qu'il vit dans l'air ou dans l'eau. Dans le premier cas (fig. 9.1), les tiges sont glabres et épaisses et les feuilles petites. Dans l'eau les tiges sont épaisses et les feuilles beaucoup plus grandes.

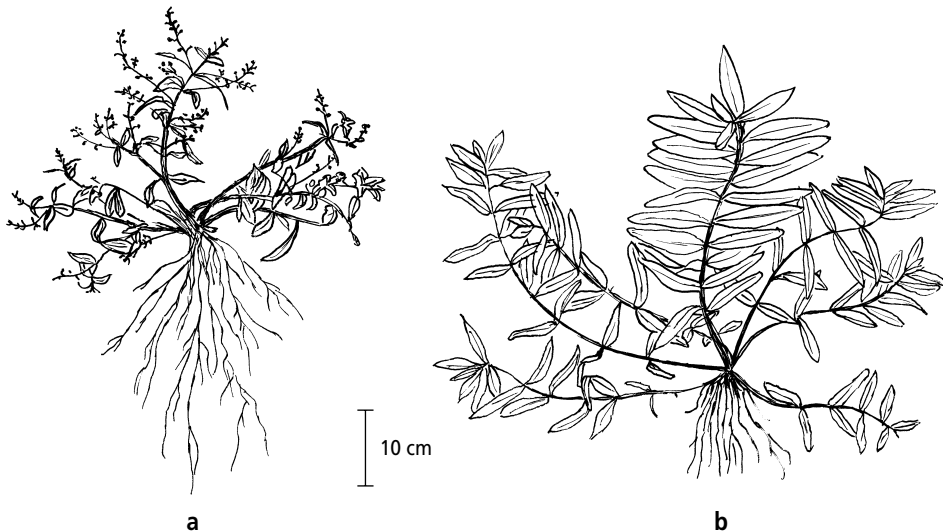


Figure 9.1 – Les deux formes (accommodats) de *Veronica anagallis* L.
a, forme terrestre ; b, forme aquatique.

D'autres accommodats se trouvent chez l'Edelweiss *Leontopodium alpinum* Cass. *Asteraceae*, bien connu (et recherché) des montagnards. Dans leur habitat naturel, en haute montagne, les fleurs sont portées par de courts pédoncules très velus, ce qui leur confère cette blancheur tant appréciée. Cultivés en plaine, les individus sont défigurés par la réduction de la pilosité des pédoncules, cumulée à l'allongement de ceux-ci.

b) Les écotypes

Les **écotypes** expriment, comme les accommodats, mais d'une tout autre manière, la variabilité de l'espèce à laquelle ils appartiennent. L'écotype est le type moyen, stable, d'une espèce dans une aire géographique. L'écotype est donc la plante ou la population de plantes présentant des adaptations, génétiquement fixées donc héréditaires, adaptées au milieu où elles vivent. S'il est cultivé dans un nouveau milieu, il conserve tous ses caractères distinctifs.

Les exemples d'écotypes sont très nombreux et les facteurs les induisant sont parfois faciles à reconnaître. Ainsi l'anémone des Alpes (*Pulsatilla alpina* L. *Ranunculaceae*) a des fleurs jaunes sur roche mère cristalline et blanches sur calcaire. Transplantée sur roche mère cristalline, la blanche produit toujours des fleurs blanches, tandis que les plantes à fleurs jaunes ne se développent pas et meurent sur calcaire. Ce sont des écotypes édaphiques. Il existe aussi des écotypes altitudinaux, géographiques ou maritimes comme chez la pensée sauvage, *Viola tricolor* L. *Violaceae* (fig. 9.2).

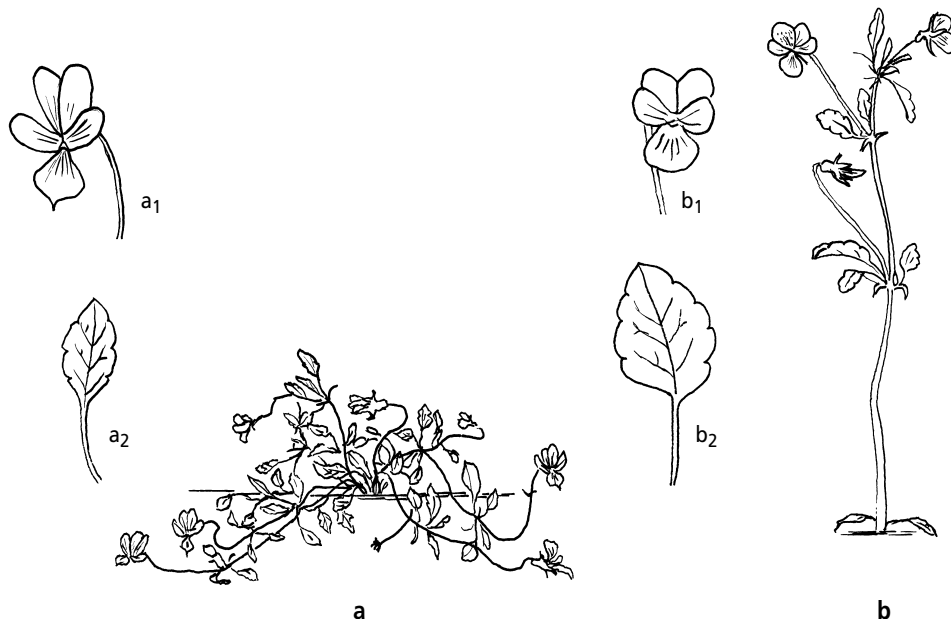


Figure 9.2 - Écotype de *Viola tricolor* L.

La race de référence est représentée en a (a₁ : fleur ; a₂ : feuille). L'écotype maritime est en b (b₁ : fleur, b₂ : feuille). Les caractères de cette dernière sont conservés quand elle pousse en dehors de ses dunes d'origine (d'après Mangenot).

Les accommodats sont les expressions phénotypiques réversibles d'un seul et même génotype dont la direction sur le développement, très souple, est immédiatement influencée par le milieu ; l'accommodation n'est pas un facteur d'évolution. Les **écotypes** sont les expressions phénotypiques irréversibles de génotypes sélectionnés par le milieu. C'est un puissant facteur d'évolution.

9.1.3 Les mécanismes

L'existence des écotypes révèle que les génotypes varient dans le cadre de l'espèce. Celle-ci apparaît donc comme une unité systématique toujours en voie de transformation. Il convient d'approfondir ces notions et de rechercher quels sont les mécanismes conduisant à la différenciation d'espèces nouvelles à partir d'espèces antérieures, phénomène auquel on donne le nom de **spéciation**. Les événements qui conduisent au renouvellement des espèces sont de quatre types : la **mutation** qui modifie constamment les génotypes, l'**hybridation** qui les mélange et les enrichit, l'**isolement** qui fragmente les populations, la **sélection** qui trie les phénotypes.

Les individus les mieux adaptés sont conservés et les autres éliminés. Les mécanismes ont leur maximum d'effet chez les allogames ; mais il importe aussi d'expliquer comment ils se présentent chez les autogames et d'étudier leur interférence avec la multiplication asexuée.

a) Les mutations

La mutation est un changement subit et aléatoire, par conséquent irréversible, qui affecte le matériel génétique d'un individu.

• *Les différentes mutations*

1. **Mutations géniques.** Elles consistent en un changement de la séquence des nucléotides dans un gène et ont pour effet l'apparition d'un allèle nouveau.
2. **Mutations chromosomiques.** Elles provoquent un changement de la séquence des gènes dans un chromosome et ont pour effet une répartition nouvelle de ceux-ci. Ceci modifie le fonctionnement du génotype.
3. **Mutations génomiques.** Elles consistent dans un changement du nombre des chromosomes. Le changement peut affecter soit tous les chromosomes ; c'est une **polyploïdie**. Plusieurs cas sont alors possibles. Aux deux génomes normaux s'en ajoute un troisième (**triploïdie**) voire un quatrième ; on a alors une tétraploïdie. Ou bien, le changement consiste dans l'addition, au double génome normal, d'un chromosome supplémentaire ; l'un des deux génomes contient ainsi un chromosome en triple (**trisomie**) ou en quadruple exemplaire, à moins que dans l'un des génomes, un chromosome existe seulement à un exemplaire.

• *La fréquence des mutations*

Dans la nature, les risques de mutation d'un gène sont infimes au cours de la vie d'un organisme. Mais, les gènes sont extrêmement nombreux (de l'ordre de 900 chez une Bactérie, de 90 000 chez une Drosophile, de 1 000 000 chez l'homme) et les risques

de mutation, non pas d'un gène déterminé, mais de l'un quelconque de ces gènes, ou bien d'un groupe de gènes, sont beaucoup moins infimes. Les chaînes désoxyribonucléiques et les chromosomes sont des édifices très fragiles. La mitose et la méiose sont des mécanismes délicats sensibles à toutes les causes qui peuvent changer. Une variation soudaine et insolite dans l'intensité d'un facteur écologique d'une cellule peut causer des modifications lors de la division cellulaire.

• *Les conséquences des mutations*

Le gène muté peut être dominant : le changement de phénotype est alors rapide. Le plus souvent, il est récessif de sorte que le changement peut rester longtemps inaperçu. Entraîné dans le brassage génique effectué par les méioses, le nouvel allèle se manifestera cependant, tôt au tard, suivant sa position et le jeu des recombinaisons par l'apparition d'un phénotype inédit. Malgré la perte de la plupart des mutants, les mutations assurent une diversification plus ou moins lente des génotypes et offrent ainsi à la sélection un matériel renouvelé. La mutation est la source première de toute évolution.

b) L'hybridation

L'hybridation est la réunion, dans un même individu de deux génomes différents dont chacun est apporté par les gamètes. Il y a formation d'un **hybride**, qui peut être stérile ou fertile.

• *La stérilisation de l'hybride*

Les individus appartenant à une même espèce allogame s'hybrident lors de chaque fusion sexuelle. Les deux génotypes ne diffèrent l'un de l'autre que par un petit nombre d'allèles et l'hybride est fertile. Mais à mesure que les croisements s'étendent et se diversifient, les hybrides réalisent des combinaisons de génomes de plus en plus déséquilibrées ; des gènes de stérilité peuvent se trouver réunis à l'état **homozygote**. Les mécanismes de la méiose sont perturbés, voire inhibés par le manque d'affinité entre les chromosomes. La fertilité de ces hybrides diminue aboutissant à la stérilité de l'hybride. L'organisme stérile n'est pas nécessairement condamné à disparaître tout à fait. L'affaiblissement de la sexualité, chez les hybrides s'accompagne souvent d'un développement compensatoire des mécanismes asexués. Ainsi un ou plusieurs embryons peuvent se former dans l'ovule sans réduction chromatique ni fécondation (apomixie) ; ces ovules deviennent des graines parfaitement constituées et qui germent dès qu'elles trouvent des conditions de milieu favorables. Il est possible aussi que l'hybride ne forme pas de graine, mais se multiplie, soit par bouturage naturel, soit en utilisant ses organes de réserves (tubercules, bulbes, etc.), dont chaque fragment peut donner naissance à une plante entière.

Les hybrides sont souvent stériles

La stérilité des hybrides, liée à des mécanismes génétiques, peut être due à des causes diverses.

1. Les sacs embryonnaires et le pollen avortent par suite d'une perturbation de la méiose.

2. Les grains de pollen et les stigmates sont incompatibles entre eux : la pollinisation est sans effet.
3. Les tubes polliniques conduisent les noyaux mâles jusqu'aux oosphères. Mais les gamètes sont incompatibles et ne s'unissent pas.
4. La fusion des gamètes a lieu et l'embryon est formé. Mais il est écrasé par un développement anormal des téguments ovulaires.

• *La sexualité retrouvée chez l'hybride : l'allopolyploïdie*

Dans une cellule méristématique ou dans une cellule-mère de tétraspore, la mitose ou la méiose peuvent s'interrompre vers la fin de la prophase par suite d'une déficience au niveau du fuseau. Les chromatides déjà séparées ou les chromosomes appariés, ne vont pas se répartir, par moitié, dans les deux noyaux fils. Cependant ils continuent de se réorganiser et ils subissent ensemble les transformations télophasiques à l'intérieur du noyau-père. Celui-ci contient alors deux génomes paternels (AA) et deux génomes maternels (BB), soit $4n$ chromosomes : il est tétraploïde (AB AB). L'hybride est un allopolyploïde, fertile puisqu'il produira des gamètes (AB). Dans son génotype sont mêlés deux génotypes doublés originellement différents.

Polyplœdie artificielle

On peut provoquer artificiellement la polyplœdie en traitant les ébauches florales (donc lors de la méiose) ou les bourgeons (sur les méristèmes apicaux) par certaines substances mitoclasiques (qui brisent la mitose), parmi lesquelles la colchicine, alcaloïde des *Liliaceae*, est la plus efficace. Chez des individus à méiose parfaitement régulière la polyplœdie peut aussi apparaître. Il ne s'agit alors que de la répétition d'un même génome. Ces organismes sont autopolyploïdes. Ils diffèrent souvent des individus normaux par certains caractères phénotypiques. On trouve beaucoup d'alloplœdes chez les plantes cultivées.

L'hybridation est une autre étape particulièrement importante dans l'évolution des plantes. Même si elle produit un hybride stérile contenant deux génomes incapables de s'apparier (A et B), la polyplœdie permet le doublement de ces génomes ce qui assure à chaque chromosome un partenaire homologue. Une méiose régulière, condition d'une sexualité normale, est alors rétablie.

c) L'isolement

Au sein d'une population d'individus interféconds, l'**isolement** consiste dans l'existence de conditions qui restreignent ou interdisent les échanges de gènes entre certains individus de cette population. Chaque territoire géographiquement isolé présente ainsi une flore et une faune qui lui sont propres, et dont le degré d'originalité mesuré par la proportion, dans l'ensemble de la flore et de la faune, des espèces **endémiques** dépend de l'ancienneté de l'isolement et de l'efficacité de la barrière isolante.

L'isolement géographique est un facteur extrêmement puissant d'isolement génétique. Il engage les populations séparées dans des cadres évolutifs nouveaux. Il accroît l'efficacité de la mutation, crée des écotypes nouveaux et ainsi rénove le matériel hybridable.

d) La sélection

La **sélection** constitue un des mécanismes essentiels de l'évolution. Elle intervient constamment et partout. C'est le tri des phénotypes effectué par l'ensemble des facteurs du milieu (climatiques, édaphiques, biologiques). Dans une population, les phénotypes nouveaux sont mis à l'épreuve du milieu : les uns réussissent, les autres sont éliminés parce qu'inadaptés. La dysharmonie d'un seul caractère morphologique ou fonctionnel avec un seul facteur écologique suffit à l'élimination, brutale si l'incompatibilité est absolue, plus ou moins rapide si l'inadaptation n'est qu'une cause de faiblesse dans la lutte pour la vie.

La sélection tend à éliminer les caractères inhabituels. Une mutation est toujours un événement aléatoire, ne touchant qu'un seul individu. Si la sélection n'intervenait pas, les chances de maintien de cette mutation seraient très faibles. Mais la sélection agit contre le hasard. Elle supprime en un lieu donné les mutations en désaccord avec les conditions du milieu et favorise celles ayant un caractère adaptatif.

e) L'asexualité

De très nombreuses plantes se multiplient non seulement par la voie sexuée, mais encore par des mécanismes asexués. Or l'asexualité est un mécanisme compensateur de la stérilité qui résulte souvent de l'hybridation. Ceci permet l'apparition de clones sexuellement stériles, dont tous les représentants possèdent le même génotype et sont phénotypiquement identiques.

Si les mutations, l'hybridation, et la sélection dirigent les fluctuations naturelles vers le changement, les caractères des clones asexués pourraient paraître figés dans un immobilisme sans autre avenir, à plus ou moins longue échéance, qu'une sénescence. Il n'en est en réalité rien, car cette asexualité contribue efficacement, pendant des périodes souvent très longues, à la survie et à l'expansion des biotypes en voie d'évolution. L'hybride stérile, mais vigoureux, dans lequel ont été rassemblés les caractères souvent complémentaires des deux parents, est, par isolement sexuel, garanti contre toute dégénérescence. Si les moyens de propagation asexuelle sont efficaces, l'organisme dont les caractères sont préservés peut se multiplier rapidement et même s'étendre sur une aire accrue.

Un exemple d'hybridation naturelle en cours

Dans la Principauté d'Andorre dans les Pyrénées, les deux narcisses sauvages *Narcissus poeticus* L. et *Narcissus pseudo-narcissus* L. *Amaryllidaceae* sont des plantes qui vivent dans le même habitat, dans les vallées humides. Leurs dates de floraison sont légèrement décalées. Cependant des hybrides entre les deux espèces peuvent se trouver. Ils ont les caractères floraux intermédiaires entre les deux parents. Ils sont stériles, cependant ils se développent et maintiennent l'hybridation, assez rare, par asexualité.

Cette expansion clonale est d'une remarquable efficacité et prépare pour l'avenir quand la fertilité sera rétablie, un nouvel essor dans la diversification. L'asexualité assure ainsi toutes leurs chances aux meilleurs phénotypes.

9.1.4 Un exemple d'apparition spontanée d'une espèce nouvelle : *Spartina townsendii* Groves

Les Spartines sont des *Poaceae* (Graminées) qui vivent en milieu salin. Elles forment des prairies sur les vases littorales périodiquement inondées par les marées. Deux espèces étaient connues, depuis longtemps, sur le littoral atlantique européen. L'une, *Spartina maritima* Fernald. est spontanée depuis la Maroc jusqu'à l'Angleterre et aux Pays-Bas. L'autre, *Spartina alterniflora* Lois., est probablement originaire de la côte Est de l'Amérique du Nord. Elle a été introduite en Europe depuis au moins 150 ans et désormais subspontanée de l'Angleterre à l'Espagne.

Une troisième espèce *Spartina townsendii*, est apparue, vers 1870, en mélange avec les deux espèces précédentes, dans la baie de Southampton en Angleterre. On la signalait, en 1906, sur la cote du Calvados puis vers l'ouest jusqu'au Mont Saint-Michel, et dans le Pas-de-Calais. Dans chacune des stations repérées, la nouvelle espèce s'étend rapidement sur les vases salées, qu'elle fixe par l'enchevêtrement de ses rhizomes. Elle élève ensuite le niveau des vasières en ajoutant les débris de ses feuilles usées et de ses vieux chaumes aux sédiments apportés par les grandes marées. *Spartina townsendii* immobilise et exhausse ainsi des vasières, les soustrait à l'eau salée et les prépare à recevoir d'autres espèces et à devenir des prairies hors eau. Elle-même alors disparaîtra. Cette Graminée, très utile, a été plantée en Europe, en Amérique du Nord, en Guyane britannique et jusqu'aux Hawaïi, afin de préparer la mise en valeur de boues littorales.

Les espèces invasives coûtent cher à l'Europe

Une étude européenne (*Delivering Alien Invasive Species Inventories in Europe*, DAISIE 2005-2008), a dressé l'inventaire et les conséquences des espèces introduites sur le continent européen depuis la découverte de l'Amérique en 1492. Ainsi, plus de 10 000 espèces vivantes (dont 1 224 végétaux) ont été répertoriées. Parmi celles-ci 11 % ont un impact écologique et 13 % un impact économique. Si en tête du palmarès des espèces perturbatrices figurent l'oie du Canada (*Branta canadensis* L., Anatidae), la moule zébrée (*Dreissena polymorpha* Pallas, Dreissenidae), le cerf Sika (*Cervus nippon* L. Cervidae), l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis* Mitchell, Salmonidae), le ragondin (*Myocastor coypus* Molina, Myocastoridae) et l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii* Girard, Cambaridae). Chez les végétaux le maïs (*Zea mays*, L. Poaceae), la tomate (*Lycopersicon esculentum* L. Solanaceae), la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L. Solanaceae) en autres plantes, ont un rôle économique positif très important puisqu'ils assurent la sécurité alimentaire de l'Europe et par là même la fin des famines. Inversement l'ambrosie (*Ambrosia artemisia* L. Asteraceae), l'amarante (*Amaranthus retroflexus*, Chenopodiaceae) sont de redoutables adventices des cultures.

Du point de vue économique, les espèces invasives occasionnant chaque année les coûts les plus importants sont l'algue toxique (*Chrysochromulina polyplepis* Manton et Parke, Prymnesiophyceae) sévissant en Norvège : 8,2 millions d'euros/an, la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms Pontederiaceae) en Espagne : 3,4 millions d'euros/an et le ragondin en Italie : 2,8 millions d'euros/an. Avec des effets ciblés plus particulièrement sur les cultures et les forêts, les invertébrés terrestres invasifs ne sont pas en reste. De fait, les pertes annuelles dans les récoltes

dues aux arthropodes introduits souvent fortuitement (insectes divers, cloportes, araignées, crabes, etc.) s'élèveraient à 2,8 milliards d'euros pour le seul territoire du Royaume-Uni.

Les caractères morphologiques de *Spartina townsendii*, sont très constants. Ils sont intermédiaires entre ceux des deux espèces *Spartina maritima* et *Spartina alterniflora* auprès desquelles on l'a découverte, mais elle est plus vigoureuse et plus grande que celles-ci. Les caractères intermédiaires, comme la vigueur accrue, ont suggéré que la nouvelle Spartine serait un hybride, entre les deux espèces antérieurement connues. Les données cytologiques sont en faveur de cette hypothèse : les nombres chromosomiques ($2n$) sont 56 chez *Spartina maritima*, 70 chez *Spartina alterniflora* et 126 ($70 + 56$) chez *S. townsendii*. Il est donc probable qu'un hybride entre les deux anciennes spartines a été formé (hybride à 63 chromosomes, dont 28 apportés par *maritima* et 35 par *alterniflora* ; des Spartines stériles à 63 chromosomes existent effectivement dans le Sud de l'Angleterre), dont certains individus sont devenus tétraploïdes et féconds, grâce au doublement de chacun des génomes. La fixité remarquable des caractères de *Spartina townsendii* est intelligible aussi dans cette hypothèse : la différence des nombres chromosomiques dans l'espèce néoformée, d'une part, les espèces parentes, d'autre part, exclut toute possibilité de croisement ; aussitôt créé, *Spartina townsendii* s'est trouvée sexuellement isolée et multipliée avec une remarquable rapidité, liée à la vigueur que lui confère sa nature hybride.

Spartina townsendii est une espèce sauvage soudainement née à l'époque moderne et sous les yeux de l'homme. Mais sa naissance est, en fait, la conséquence d'un événement anthropique puisqu'il est la conséquence de l'introduction de *Spartina alterniflora* dans les milieux littoraux d'Europe.

Évolution et biodiversité

Depuis l'apparition de la vie sur terre, les organismes, apparaissent, se développent et meurent. Plus que cette banale constatation, on sait parfaitement que des espèces sont apparues, puis épanouies enfin elles ont disparu pour la plupart. Le carbonifère était l'époque des fougères. Elles ne représentent dans la flore actuelle qu'une faible part des plantes recensées. Pourtant, tous les relais médiatiques parlent de disparition alarmante de plantes et d'animaux évoquant ainsi une diversité biologique en péril. Le terme de biodiversité a été introduit par Wilson et Peter en 1988. Il a depuis envahi toute la littérature scientifique et s'est infiltré dans le jargon médiatique et administratif, notamment depuis la conférence des Nations unies sur l'environnement et le développement (Rio de Janeiro, juin 1992). C'est qu'en réalité ce terme de biodiversité est très ambigu. Il signifie pluralité mais aussi éléments constitutifs de cette pluralité. Ceci permet à Blondel (1997) de dire que la biodiversité est : « la quantité et la structure de l'information contenue dans les systèmes vivants hiérarchiquement emboîtés » Elle ne concerne donc pas uniquement les facteurs qui touchent une espèce et qui peuvent provoquer son extinction, mais tous les facteurs qui agissent au niveau des écosystèmes et qui peuvent les perturber. Pour rétablir cette biodiversité, de nombreux biologistes préconisent trois actions : 1) revenir d'abord à la structure, à la diversité et à la dynamique des écosystèmes originaux en réinstallant des espèces indigènes et en supprimant les espèces allochtones ; 2) réhabiliter les écosystèmes en débloquent les fonctions disparues, 3) réaffecter dans les milieux.

9.2 LA CRÉATION DE PLANTES CULTIVÉES

Les plantes cultivées sont issues des plantes sauvages qui ont été « domestiquées » par l'homme depuis le néolithique soit environ 9 000 ans.

Histoire du blé

Le Blé tendre à farine panifiable, ou Froment, *Triticum aestivum* L. *Poaceae*, qui possède $2n = 42$ chromosomes, est presque certainement une espèce hybridogène formée, au Proche-Orient, à la suite de très anciens croisements. Une première hybridation serait intervenue, dès le Néolithique, entre un *Triticum* primitif, *T. urartu* (?), diploïde à $2n = 14$ (génomes AA) et une autre Graminée, à 14 chromosomes aussi (génomes BB), dont on a des raisons de supposer qu'elle aurait appartenu à *T. sitopsis*. L'hybride stérile (*Aegilotriticum* : génomes AB, à $7 + 7$ chromosomes) aurait retrouvé sa fertilité par doublement chromosomique. Les blés durs fertiles, *T. dicoccum*, à $2n = 28$ (4×7) chromosomes (génomes tétraploïdes AABB), très cultivés au Proche-Orient 30 à 40 siècles avant notre ère, pourraient avoir été formés par ce processus. Un nouveau croisement entre le Blé dur tétraploïde avec encore un *T. tauschii* diploïde, génomes (CC) aurait donné naissance, d'abord à un hybride stérile à 21 chromosomes ($14 + 7$) aux génomes ABC, puis, après doublement chromosomique, à un blé tendre hexaploïde à $2n = 42$ chromosomes (génomes AABBCC). Cette histoire reconstituée d'après les données de la génétique, de la cytogénétique et de la préhistoire, est vraisemblable : de nombreuses synthèses de blés tétra, hexa, octo et décaploïdes ont été réalisées expérimentalement.

Lorsqu'en 1492, Christophe Colomb aborde l'Amérique, il découvre aussi une plante que ses compagnons décrivent comme un blé gigantesque aux longues feuilles lisses, à la tige élégante et aux graines dorées. Cette plante qui constitue la base de l'alimentation des civilisations Mayas, Aztèques et Incas, est vénérée et assimilée par les autochtones au Dieu de la vie. Comme tel, les plus beaux épis devaient lui être chaque année offerts aux cours de cérémonies religieuses. Les dits épis étaient ensuite redistribués aux paysans pour servir de semences. Étonnantes coutumes qui voulaient que les prêtres pratiquassent la sélection massale bien avant qu'elle ne soit décrite par Vilmoren, lors de ces premiers essais de sélection sur le blé 400 ans plus tard ! Surprenant maïs qui est une plante probablement née du travail des hommes et qui ne peut survivre que par l'homme puisque l'épi portant les caryopses est enfermé dans une gaine bractéale qui empêche leur libre dissémination. Les origines de la plante restent floues, le maïs ne possède pas d'ancêtre naturel. Aucune graminée sauvage d'Amérique centrale, d'où elle semble être originaire, ne peut y conduire par sélection. Seuls deux types de plantes sauvages présentent des similitudes avec le maïs. Les tripsacums qui ont un nombre de chromosomes différents du maïs, mais qui peuvent se croiser avec lui, et la téosinte, dont certaines populations actuelles ont le même nombre de chromosomes que le maïs ($2n = 40$) et qui surtout sont capables de se croiser facilement avec lui. C'est cette dernière voie que les chercheurs privilégient. Ils pensent qu'à la suite de mutations et de sélections conduites par l'homme, la téosinte aurait donné naissance au maïs. Au fil des siècles, l'homme s'est appliqué à faire évoluer le maïs en pratiquant des sélections de grains destinés aux semences et en créant de nouvelles races adaptées à la diversité des terroirs. Grâce aux fossiles

retrouvés, on sait qu'il y a 7 000 ans, un épi mesurait 2,5 cm ; 2 000 ans plus tard 7 cm ; au début de l'ère chrétienne 9 cm et aujourd'hui 30 cm. La taille des grains est passé du format grain de riz à celui d'un petit pois. Étonnant maïs qui au cours des temps a connu trois révolutions : l'amélioration par la sélection massale, l'utilisation des ressources génétiques, enfin l'association de la biologie moléculaire et des cultures *in vitro* avec l'obtention d'organismes génétiquement modifiés (OGM).

L'essor du maïs en France

La révolution du maïs a eu lieu en France après la seconde guerre mondiale. Durant les 40 dernières années, la progression des rendements due à l'hybridation et au progrès génétique a fait progresser les surfaces. En 1950, le maïs était cultivé sur seulement 325 000 ha et avait un rendement moyen national de 1,2 tonne/ha. Aujourd'hui, plus de 3 300 000 ha sont consacrés au maïs dont 53 % en maïs grain, pour un rendement moyen de 9,4 tonnes/ha.

Le maïs n'est qu'un exemple de plante introduite en Europe comme le montre le tableau 9.1.

Tableau 9.1 – Origine des plantes cultivées en Europe.

Zone d'origine	Plantes introduites
Amérique du Nord et centrale	Maïs, haricot, courgette, tomate, cacao, tournesol.
Amérique du sud	Tabac, pomme de terre, coton, manioc.
Europe	Avoine, betterave sucrière, trèfle, laitue, lupin.
Asie centrale	Luzerne, ail, carotte.
Proche-Orient	Blé, orge, pois, lin, oignon, lentille.
Asie du Sud-est	Soja, riz, chou, féverole, canne à sucre, concombre.
Afrique	Sorgho, melon, blé, orge.

En même qu'apparaissent de nouvelles plantes cultivées et que les rendements augmentent, on constate une amélioration de la qualité. C'est par exemple la diminution des taux de glycosinolates dans l'huile de colza (fig. 9.3).

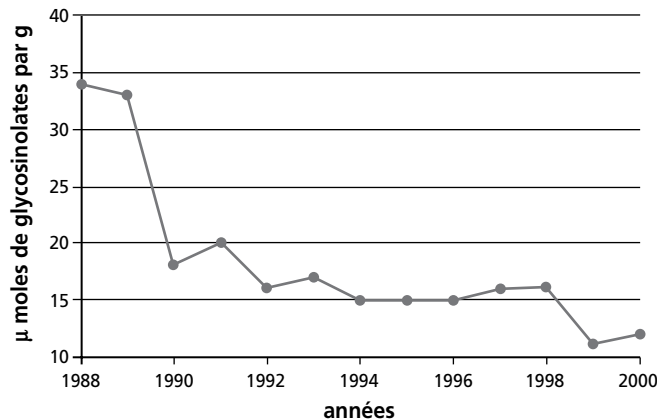


Figure 9.3 – La diminution des taux de glycosinolates dans l'huile de colza au cours de dernières années du xx^e siècle.

Les glycosinolates sont des composants naturels du canola, du colza et des graines de moutarde. Ces composés se trouvent dans tous les légumes de la famille des *Brassicaceae* (par exemple : chou, chou de Bruxelles, chou-fleur, radis, brocoli) et sont responsables de la forte odeur et du goût prononcé pour lesquels ces légumes sont recherchés. Les glycosinolates sont aussi des substances toxiques naturelles dont la consommation en grande quantité est associée au goitre et aux maladies du foie.

9.2.1 La sélection massale

C'est de loin, la sélection la plus ancienne, puisqu'elle correspond à la domestication des plantes. Pour les céréales par exemple, les paysans ont, au cours des temps, sélectionné un nombre de caractères favorables à la culture puis à la récolte. Tout particulièrement, ils ont retenu les variétés qui germaient de manière homogène et rapidement et bien évidemment celles qui arrivaient à maturité le plus tôt dans la saison, avec les rendements les meilleurs. Ironie du sort, où versatilité de l'homme, des caractères longuement sélectionnés pour leurs côtés positifs sont devenus, du fait de la mécanisation, négatifs. La hauteur des brins de blé a été favorisée des siècles durant. Elle permettait une meilleure production de paille, pour l'alimentation animale, et facilitait la moisson pratiquée à la faux. Actuellement au contraire, on recherche des blés à paille courte, ne versant pas à l'approche des moissons, ceci perturbant l'efficacité des moissonneuses batteuses.

Populations anciennes

Il y a encore un siècle, la totalité des variétés de cultivées en France était des populations « de pays ». Ainsi en blé dans l'Est de la France, on rencontrait le Rouge d'Alsace et le Moutot à épi blanc, très résistantes au froid et dans le sud des variétés précoces peu sensibles à l'échaudage comme Saissettes et Touzelles.

9.2.2 L'utilisation des ressources génétiques

Une fois les objectifs d'amélioration connus, qui portent le plus souvent sur la productivité et la résistance aux différents parasites animaux et végétaux, le sélectionneur crée une **variété** nouvelle. Pour ce faire, il va améliorer une variété existante en modifiant son génotype. Il dispose, pour y arriver, des mêmes moyens que ceux utilisés naturellement par l'évolution.

a) Les mutations

Plutôt que de chercher à modifier le patrimoine génétique en introduisant un caractère nouveau, le sélectionneur peut provoquer des mutations ou exploiter celles qui apparaissent spontanément.

Les mutations provoquées sont produites par l'utilisation d'**agents mutagènes**, qu'ils soient physiques (rayons ionisants) ou chimiques (le méta-sulfonate d'éthyle). Le traitement est souvent appliqué à des spores comme le grain de pollen ou sur des bourgeons. La fréquence des mutations est multipliée facilement par 9 000. Seulement,

ces mutations ne sont pas dirigées et les caractères modifiés sont très aléatoires. Bien souvent, les mutations provoquent l'apparition de caractères déficients (stérilité, nanisme...) ou d'allèles récessifs (ce qui pose des problèmes pour les exprimer), voire létaux. Le bilan des mutations provoquées est très décevant et c'est une technique qui n'est plus guère utilisée même si elle a été plusieurs fois couronnée de succès. L'obtention de mutants de poivrons mâles stériles, ou le gène muté « u » de la tomate qui assure un mûrissement uniforme en empêchant la rétention de chlorophylle au collet des fruits mûrs, sont des résultats de mutations provoquées.

Beaucoup plus souvent, plutôt que de provoquer des mutations, on cherche à exploiter celles qui apparaissent spontanément dans les collections. Des clones peuvent différer des pieds mères parce qu'une mutation a affecté une ou des cellules d'un méristème. Il s'agit alors de mutations **somatiques**. Elles peuvent se révéler, d'un point de vue économique, particulièrement intéressantes, surtout quand la plante se multiplie de manière asexuée. C'est ainsi que la sélection de bourgeons anormaux est à l'origine de nouvelles variétés de pommes, de bégonias, ainsi que de la pêche nectarine, du pamplemousse rose ou de l'orange navel.

Des mutations somatiques chez la vigne

Des mutations somatiques ont été observées chez la vigne. Le pinot à grains gris peut spontanément muter et avoir des grains noirs ou blancs. Mis en culture on constate que :

- la mutation en blanc donne lieu à une diminution considérable du rendement par rapport au pinot gris, en revanche le taux de sucres est très élevé ;
- la mutation en noir présente au contraire une forte augmentation du rendement par rapport au pinot gris, mais son taux de sucres devient très faible.

b) L'utilisation de la génétique mendélienne pour créer de nouvelles variétés

Tous les travaux de création de nouvelles variétés agricoles végétales et même animales sont basés sur l'application des lois de la génétique de Mendel.

Un schéma de création comporte trois étapes : 1) disposer d'une banque de gènes ; 2) les introduire par hybridation ; 3) les conserver par fixation.

Selon les propriétés des plantes, particulièrement ses possibilités de fécondation par son propre pollen (**autogamie**) ou l'obligation d'une pollinisation croisée (**allogamie**), les modalités pourront être différentes. À l'inverse l'intrusion depuis une quinzaine d'années, des techniques de cultures *in vitro* et de biologie moléculaire peuvent modifier grandement ce schéma classique.

Les lois de Mendel

Supérieur du couvent de Brno (actuellement en Tchéquie), Mendel entreprend, aux environs de 1850 des travaux d'hybridation entre des variétés de pois. Il a la chance d'observer avec clarté une répartition statistique de ses croisements. Ceci lui permet de publier en 1866, en langue allemande, donc à l'époque de circulation universelle, son exceptionnelle découverte. La première loi concerne l'homo-généité de la première génération (F1) lors d'une hybridation. La seconde décrit la

ségrégation des caractères à la F2 selon des proportions bien définies : 1/4, 1/2, 1/4 dans le cas du monohybridisme. Les travaux de Mendel passèrent complètement inaperçus et ne furent redécouverts qu'en 1900 par trois chercheurs indépendants les uns des autres : Hugo de Vries en Hollande, Carl Correns en Allemagne et Erich Tschermak à Vienne.

• La conservation des ressources génétiques

Pour introduire un caractère nouveau dans une plante, il faut disposer d'individus disposant de ce caractère. Le sélectionneur peut le rechercher dans les populations commerciales, dans les populations locales (fermières ou de pays) mais aussi dans les cultivars anciens. Ces derniers assurent la sauvegarde et la diversité génétique de l'espèce. Ainsi pour la vigne, on sait qu'en 1857 des milliers de vignes sauvages poussaient dans les forêts le long du Rhin et que 90 ans plus tard seuls quelques survivants, pouvant se dénombrer sur les doigts d'une main, ont pu être retrouvés. On imagine alors facilement la quantité de caractères perdus. Cette conservation est réalisée par des organismes spécialisés (Centres de recherches mais aussi jardins botaniques) qui échangent leurs informations au moyen d'un réseau très structuré.

Les cultivars sont précieusement conservés

Pour le Trèfle rampant, qui fait l'objet de travaux de sélection, dans le cadre de l'amélioration des prairies, les principales banques internationales sont :

- en Nouvelle-Zélande, 900 cultivars conservés ;
- aux USA, 909 ;
- en Australie, 602 ;
- en Russie, 509 ;
- en Grande-Bretagne, 340 ;
- en France, 212.

Les variétés sauvages dont sont issues les plantes que l'homme exploite, constituent aussi un très important réservoir de gènes qui peuvent être exploités. Ainsi chez la laitue, *Lactuca sativa* L., un gène de résistance au Brémia (maladie fongique) a été introduit à partir d'un type sauvage, *Lactuca scariola*. Parfois les croisements peuvent être effectués avec des plantes appartenant à des espèces différentes, parfois même avec des genres différents. Ainsi chez la Tomate, *Lycopersicum esculentum*, des gènes de résistance à la mosaïque du tabac, ont été introduits à partir d'une espèce voisine *L. hirsutum*.

• Création par hybridation chez les plantes allogames. *L'exemple du Maïs*

Le maïs (*Zea mays* L.) est une *Poaceae* (Graminée) allogame à 99 %. Ceci signifie que sa fécondation est croisée. Ce mode de fécondation l'empêche de se maintenir génétiquement identique au cours des diverses générations qui se succèdent. Le pollen véhiculé par le vent ou par les insectes apporte des caractères venus des différentes plantes. On est en présence d'hybrides **hétérozygotes**.

Le maïs, comme les autres plantes allogames, manifeste deux caractères phénotypiques liés à cette propriété.

1. Plus les plantes allogames sont homozygotes plus il se produit une chute de vigueur dans le développement végétatif. On parle alors d'**inbreeding** qui se manifeste quand on essaie d'obtenir des **lignées pures** par autofécondation forcée. Les plantes sont naines, les épis (bien que toujours à neuf rangs) portent peu d'ovules et le nombre de caryopses formés est très réduit. Ceci s'apparente à la consanguinité dans le règne animal.
2. À l'inverse, quand on croise deux lignées pures homozygotes, les plantes obtenues à partir des graines F1 présentent une luxuriance exceptionnelle en plus de l'homogénéité. C'est l'effet d'**hétérosis**. Ce caractère, très intéressant pour l'utilisateur potentiel s'avère par définition infixable. Chez le maïs, tous les efforts destinés à garder la vigueur hybride dans les autofécondations successives se sont révélés vains.

Hétérosis ou vigueur hybride

L'hétérosis ou vigueur hybride désigne le croisement de lignées ou de populations qui donne une descendance aux performances supérieures à celles du meilleur parent. Ces performances sont d'autant plus importantes que les parents sont éloignés génétiquement. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que l'hybride cumule les allèles favorables de chacun des deux parents (si les gènes favorables sont dominants).

Ce phénomène est lié aux systèmes de reproduction. Il est plus fort chez les plantes allogames que chez les plantes autogames. En effet chez les autogames, les gènes récessifs défavorables tendent à être éliminés au cours de l'évolution par une pression de sélection naturelle.

Une autre hypothèse est celle de la superdominance. La supériorité de l'hybride par rapport aux parents viendrait de la supériorité de l'état hétérozygote lié à un certain nombre de loci : Aa supérieur à AA ou aa.

Cette vigueur hybride n'est pas acceptée par tous. Quelques vulgarisateurs très engagés déniaient à la notion d'hétérosis toute véracité.

Ces contraintes ont amené les sélectionneurs de plantes allogames à travailler sur des hybrides F1 qui présentent donc à la fois homogénéité et luxuriance. Le premier travail du sélectionneur est d'obtenir des lignées pures homozygotes qui servent de parents aux hybrides créés. Ces lignées sont obtenues par une double sélection :

- massale : il choisit des épis dans les collections en fonction de critères précis, comme la résistance aux maladies ;
- généalogique : il cultive ces épis en lignées durant plusieurs générations. Les fleurs sont autofécondées. Pour cela, elles sont ensachées avant maturité. Lorsque le pollen est mûr il est disposé sur les stigmates et l'épi restera protégé jusqu'à maturité.

Son second travail consiste à rechercher les meilleurs croisements possibles entre les nombreuses lignées pures dont il dispose. Il teste la valeur hybride de ses lignées. Ceci se fait généralement avec un « testeur » qui est une lignée bien connue. Elle

permet aux caractères des différentes lignées pures de s'exprimer. La semence issue de ces croisements sert à établir des essais comparatifs de rendement ou de sensibilité aux parasites. Les lignées qui se comportent mal en croisements sont éliminées.

La troisième étape se résume à des croisements entre les lignées retenues et l'observation en champ des résultats obtenus.

La dernière étape vise à obtenir des graines commerciales. Théoriquement il suffit de croiser les deux lignées pures intéressantes. Mais ceci n'est pas rentable économiquement puisque sur ces plantes les épis sont très petits et le nombre de graines susceptibles d'être formées particulièrement petit. Le sélectionneur va donc croiser une de ses lignées retenues avec un témoin qui n'affadira et ne disjoindra pas à la F2 les caractères qu'il veut commercialiser. L'hybride F1 sera luxuriant, les épis seront potentiellement capables de donner de nombreuses graines. Ce sera donc le pied mère, tandis que le pollen sera apporté par la seconde lignée pure. On parle alors d'hybride trois voies. Il est envisageable de croiser aussi la seconde variété avec une lignée neutre, le pollen sera beaucoup plus abondant et la production de cet hybride quatre voies améliorée. Cependant on risque d'obtenir en F2 une certaine hétérogénéité qui doit être acceptée ou refusée en fonction des objectifs commerciaux et économiques que l'agriculteur se donne.

Le développement des hybrides a permis des progrès particulièrement spectaculaires dans les rendements de maïs et dans les caractères cultureux comme la précocité. Au niveau des résistances aux maladies les progrès sont beaucoup plus difficiles car bien souvent des gènes de résistance ne sont pas portés par des chromosomes. Les biotechnologies et la biologie moléculaire apportent dans certains cas une solution originale, même si elle est fort controversée, comme ceci sera vu dans quelques pages.

Mise en œuvre des résultats de la recherche agronomique

Les techniques d'obtention des hybrides de maïs, en vue de la commercialisation des semences, sont très précises et très contrôlées. Les agriculteurs sous contrat cultivent 8 à 9 rangées de lignée « mère » en alternance avec une rangée de lignée « père ». Les premiers sont castrés manuellement ou mécaniquement pour éviter l'autofécondation. Seuls les épis récoltés sur les pieds « mères » seront commercialisés en semences hybrides.

Les techniques d'obtention d'hybrides ont connu un très important développement ces dernières années dans toutes les branches de l'horticulture. Les tomates actuelles sont des hybrides F1 et ce depuis H63/4 datant des années 1970 jusqu'à Maestria mais aussi Philovita reconnues pour leur belle couleur, leur fermeté, leur résistance à l'éclatement et leurs hautes tolérances au mildiou. Ces techniques concernent aussi beaucoup d'autres plantes alimentaires (melon, vigne...) et aussi florales (pétunia, géranium) ou industrielles.

• *L'obtention de variétés nouvelles chez les plantes autogames : cas du blé*

Le blé est une plante autogame. Ceci signifie qu'elle s'autoféconde et accroît de ce fait son caractère homozygote. C'est un moyen de défense contre l'apport de gènes extérieurs qui pourraient contrarier les caractères adaptatifs à un milieu donné.

Il est pourtant intéressant de vouloir introduire des caractères nouveaux, comme des résistances aux maladies. Il faudra donc dans un premier temps introduire le

gène par hybridation puis le fixer par la méthode des rétrocroisements ou back-cross, bien connus en génétique.

Le premier travail de l'expérimentateur consiste, comme pour le maïs, de choisir les géniteurs. Il est souvent guidé par un certain empirisme car si le géniteur présente obligatoirement les caractères recherchés, on n'est nullement certain que la transmission souhaitée sera réalisée. L'hybridation vient ensuite. Elle ne présente pas de difficultés majeures (sauf chez l'avoine et le riz pour lesquels les taux de succès sont souvent faibles).

Les techniques d'hybridation. L'hybridation artificielle consiste à réaliser une allofécondation forcée. Il est donc indispensable que l'ovaire de la plante mère soit réceptif pendant la période où le sélectionneur dispose d'un pollen viable fourni par la plante-père. Ceci est obtenu grâce à des semis échelonnés des deux géniteurs. La castration des fleurs est réalisée manuellement, avec des pinces fines. L'épi castré, le pied femelle, est ensaché ce qui le protège des pollinisations. La pollinisation est ensuite réalisée. La F1 est constituée de plantes hétérozygotes semblables entre elles.

La sélection. Elle consiste à choisir dans les descendances d'un croisement les individus qui montrent les caractères recherchés présents chez les parents. Ces individus sont choisis, récoltés et multipliés en vue d'obtenir une lignée fixée, stable. Quatre techniques de sélection sont actuellement utilisées en Europe.

1. *La méthode des populations hybrides*

Cette méthode décrite par Nilsson-Ehle en 1925 est connue sous le nom de méthode de Svalöf ou *bulk-méthode*. La F1 est cultivée en mélange puis récoltée après élimination des plants aux caractères parentaux. Elle est battue et ressemée en mélange d'années en années. Les lois de la génétique disent que le pourcentage d'hétérozygotes va décroître avec le temps. Dans la pratique, au bout de sept à neuf ans, les individus homozygotes qui portent les caractères intéressants constituent la majeure partie de la population. Cette méthode est utilisée dans la sélection du blé dur et s'avère efficace pour la sélection de variétés résistantes aux maladies fongiques comme le piétin (*Pseudocercospora herpotrichoides* Derghon, *Dematiaceae*).

2. *La méthode pedigree ou méthode de sélection généalogique*

Mise au point par Ducomet et Crespin dans les années 1921 à 1925, elle est, depuis cette date, très utilisée en France et dans de nombreux pays.

Les plantes F1 sont récoltées et battues séparément. Les grains ainsi récoltés sont semés en pépinière à faible densité, de manière à obtenir pour chaque croisement plusieurs milliers de plantes F2. C'est sur cette génération que le sélectionneur commence à travailler. Systématiquement, il pratique une sélection en éliminant les récessifs et toutes les plantes portant des caractères indésirables. Le choix en F2 est donc très aléatoire. Il peut espérer que le ou les génotypes recherchés se trouvent bien dans les plantes F2 conservées. Les épis choisis constituent après semis la F3 où les sélectionneurs effectuent de nouveau une sélection et ainsi de suite. Dès que les lignées paraissent suffisamment homogènes, leur produit est semé ce qui permet d'estimer très rapidement les caractères cultureux (rendement, résistance à la verse) En F8-F9, on obtient des lignées homozygotes fixées.

3. La méthode de sélection différée

Cette méthode, est une adaptation des deux méthodes précédentes. Elle est souvent désignée par le nom de ses promoteurs, Lupton et Lukhianenko. Pendant les premières générations, jusqu'aux F3-F4, on utilise les techniques de la sélection généalogique. Le sélectionneur dispose de lignées possédant déjà une certaine homogénéité génétique. Adoptant la méthode des populations hybrides, les descendance sont cultivées en « bulk » et comparées entre elles pendant plusieurs années grâce à des essais variétaux. C'est une technique intéressante pour la sélection de caractères à hérédité quantitative, comme le rendement ou la qualité. Par contre, elle paraît moins adaptée quand on a affaire à des allèles récessifs (nanisme, résistance à certaines maladies, etc.) à moins de ne récolter dans les premières générations que les seuls génotypes récessifs homozygotes, ce qui techniquement est difficile à pratiquer.

4. Hybridations complexes, rétrocroisements ou back-cross, introgression

Lorsque l'un des géniteurs, porte une caractéristique recherchée comme la résistance à une maladie, force est de constater que, malheureusement, ce caractère est souvent très dégradant sur le plan de la productivité. Il est alors nécessaire de transférer le gène recherché dans une lignée déjà de bonne valeur culturale. On fait alors appel à la méthode des rétrocroisements ou back-cross (avec le parent récessif). Les exemples de croisements en back-cross sont nombreux. Ils concernent souvent des lignées résistantes à des maladies. Un exemple déjà ancien concerne le cas de la variété d'escourgeon d'hiver (*Hordeum vulgare* L. *Poaceae*) Robur, productive, résistante à la verse, mais sensible à l'oïdium (*Blumeria graminis* Speer *Erysiphaceae*). Par la méthode du back-cross, il est possible d'obtenir une nouvelle variété, comparable à Robur sur le plan des caractères agronomiques, mais résistante à l'oïdium. Un premier croisement permet d'obtenir une F1 possédant un allèle dominant de résistance R provenant de la variété Engledoit-India, résistante à l'oïdium et un allèle récessif de sensibilité de Robur. Cette F1 (Rr) est alors recroisée avec le parent récurrent. Elle va donner une descendance comportant 50 % de plantes résistantes (RR), et 50 % de plantes (Rr). Le back-cross peut être répété. Après quatre ou cinq back-cross, il n'existera, parmi les plantes résistantes, pratiquement plus que des individus RR, c'est-à-dire comportant l'ensemble de son patrimoine génétique, mais avec l'allèle de résistance à l'oïdium à la place de l'allèle de sensibilité.

Quand sélection rime avec perdition

Historiquement, le maïs savait se défendre contre la chrysomèle des racines (*Diabrotica virgifera* LeConte, *Chrysomelidae*) qui est un petit coléoptère de 5 à 6 mm de long, s'attaquant aux racines des maïs. Pour ce faire, le maïs émettait une substance qui attirait les nématodes lesquels tuaient les larves indésirables et le délivraient de son ravageur. Cette aptitude était très intéressante car originaire d'Amérique centrale, la chrysomèle a progressivement envahi l'Amérique du Nord pour devenir le principal ravageur du maïs. Mais surtout, elle a été signalée pour la première fois en Europe en 1992, en République fédérale de Yougoslavie (Serbie), près de l'aéroport international de Belgrade et plus récemment, puis en 2002,

deux foyers ont été découverts à proximité des aéroports parisiens de Roissy et d'Orly.

Malheureusement, d'après une équipe de l'université de Neuchâtel, en Suisse, cette faculté du maïs à se défendre contre la chrysomèle aurait été perdue au cours des processus de sélection menés en Amérique du Nord. En conséquence, aux États-Unis les agriculteurs ont essentiellement recours aux pesticides pour lutter contre cet insecte en y consacrant plus d'un milliard de dollars par an. La région Ile-de-France quant à elle, a privilégié la rotation des cultures ce qui a permis d'éradiquer l'ensemble des foyers franciliens.

- *L'obtention d'espèces nouvelles par hybridation intergénétique : le triticales (*Triticosecale* Witton ex A. Camus, Poaceae)*

Tous les mécanismes d'obtention de variétés nouvelles précédemment décrits concernaient des croisements **intraspécifiques**, c'est-à-dire des croisements entre des plantes appartenant à la même espèce. Au pire, et c'était le cas de l'introduction du gène de résistance au Brémia dans la laitue, l'hybridation se faisait entre deux espèces très voisines. Il est possible d'obtenir des hybrides **intergénériques**. Contrairement à ce que l'on peut imaginer l'obtention d'hybrides intergénériques n'est pas nouvelle, puisque, dès 1876, des tentatives de croisements entre genres voisins ont été réalisées. Mais l'exemple le plus spectaculaire est celui des hybrides blé \times seigle : triticales (*Triticum* \times *Secale*). Le génome du blé tendre ($n = 21$, ABC) n'ayant aucune affinité avec celui du seigle S ($n = 7$), la F1 est stérile. Elle possède les quatre génomes A B C + S soit $n = 28$ ($21 + 7$). Le traitement à la colchicine de la F1 permet d'obtenir un doublement chromosomique ; c'est une **allopolyploïdie** $6n$. On a alors affaire à un triticales à 56 chromosomes (2×28). Ces triticales « primaires » sont assez peu intéressants, mais par croisements entre eux, il est possible d'obtenir des variétés agronomiquement très intéressantes quant à la rusticité et la richesse en protéines.

Des progrès agronomiques certes, mais à quel prix ?

Utilisant des techniques copiées sur les processus naturels de création et de sélection des espèces nouvelles, l'homme depuis une quarantaine d'années a augmenté la productivité des espèces cultivées dans des proportions considérables. Cette création, associée aux nouvelles techniques culturales, dont des fertilisations raisonnées, a permis au blé d'atteindre en France plus de 100 quintaux par hectare, pour le maïs grains, les résultats sont encore plus spectaculaires (de 12,5 q/ha en 1950 à 84 q/ha en 1996) et à la tomate, premier légume consommé par les Français, de passer de 200 grammes au m² dans les cultures de plein champ vers 1965 à plus de 20 kg du m² actuellement dans les cultures sous abri. Cette augmentation de la productivité s'est accompagnée, d'une perte de la biodiversité par la disparition des races locales et par la dégradation, au niveau des consommateurs, des qualités organoleptiques des produits (la tomate et la fraise en sont de démonstratifs, et bien tristes, exemples). Ceci est dû au fait que pendant longtemps les critères de goût n'étaient guère pris en compte. Ils venaient bien après les critères agronomiques de productivité et de résistance aux parasites, ou commerciaux comme la fermeté, permettant une mécanisation des emballages, et la conservation des produits. Pour avoir négligé ces aspects, pour n'avoir pas su communiquer,

les sélectionneurs se sont coupés des consommateurs qui en réaction privilégient les productions traditionnelles voire biologiques.

Cette fracture est profonde et ce n'est pas la mise sur le marché d'organismes génétiquement modifiés (OGM) qui réconciliera sélectionneurs et consommateurs.

9.3 LES CULTURES *IN VITRO*

« On appelle **culture *in vitro*** un corpus de méthodes faisant intervenir d'une part des éléments d'asepsie et d'autre part impliquant la mise en place d'un environnement parfaitement contrôlé. » (J.-P. Zryd dans *Cultures de cellules, tissus et organes végétaux*. Presses polytechniques et universitaires romandes).

Les prémices de la culture *in vitro* d'organes isolés se trouvent dans les travaux d'Haberland en 1902. Elles se développent avec Rablens (1932) qui a obtenu des cultures de pointes isolées de racines. Mais les cultures *in vitro* prennent leur essor notablement grâce aux travaux de White (1932) et de Gautheret à partir de 1934. Celui-ci obtenait des proliférations cellulaires à partir de tissus cambiaux d'arbres.

Chez les végétaux, dans les cultures *in vitro*, il s'agit de faire pousser en milieu aseptique des plantes entières, des fragments, des organes, voire des cellules, dans des milieux liquides ou solides, parfaitement déterminés et dans des conditions environnementales (température et photopériode) bien précises. Les fondements des cultures *in vitro*, reposent le fait que les cellules végétales sont **totipotentes**. Cette qualité fondamentale signifie que des cellules de tissus déjà spécialisés, donc différenciées, peuvent d'abord perdre cette spécialisation en revenant à un état méristématique, puis se redifférencier pour donner des cellules d'un autre tissu. Souvent ce stade dédifférencié s'observe dans un cal, qui est un massif de cellules méristématiques (fig. 9.4). Chaque cellule possède la totalité de l'information génétique qui permet l'organisation et le fonctionnement de la plante dans son entier. Dans un tissu différencié, seule une partie du matériel génétique est exploitée. Quand la cellule se dédifférencie, la totalité du matériel génétique est de nouveau potentiellement actif. Le programme de différenciation cellulaire peut donc repartir

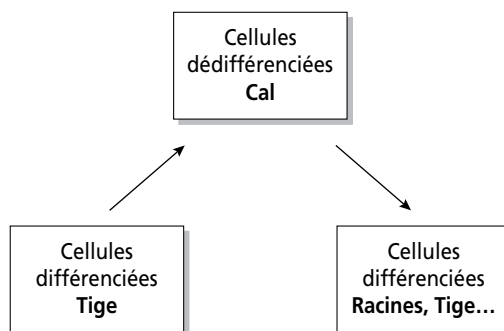


Figure 9.4 – Expression de la totipotence chez les cellules végétales.

L'exemple pris correspond à un bouturage.

dans un sens ou un autre. Ainsi lors d'une bouture de feuille, les cellules de la base du pétiole vont (en se multipliant) se différencier et former un cal. Les nouvelles cellules méristématiques pourront se différencier en cellules de racines, permettant le développement racinaire. Cette totipotence est une caractéristique fondamentale des cellules végétales que l'on ne retrouve pas chez les animaux supérieurs. Certes, il peut arriver que la cellule animale perde les attributs acquis lors de sa différenciation et prolifère de nouveau mais celle-ci ne donnera que la même catégorie de cellules même si l'obtention de cellules souches laisse entrevoir de nouvelles et intéressantes possibilités thérapeutiques.

Ce sont généralement les régulateurs de croissance qui en culture *in vitro* permettent d'orienter le programme cellulaire vers les cals, les bourgeons, les racines ou même la régénération de la plante entière.

9.3.1 Les régulateurs de croissance

Chez les végétaux les processus de croissance et de développement sont contrôlés par des substances synthétisées par le végétal et efficaces à très petites doses. Trois grandes classes de régulateurs de croissance sont bien connues : les auxines, les gibbérellines et les cytokinines. Les physiologistes y ajoutent aussi souvent l'acide abscissique et l'éthylène. Plus récemment d'autres auteurs y joignent les polyamines, les oligopeptides, l'acide jasmonique...

Dans le cadre de ce chapitre, seuls les trois premiers seront étudiés. Ils interviennent grandement, soit directement soit surtout par leurs dérivés synthétiques, dans la préparation des milieux de culture *in vitro*.

Hormones végétales ou régulateur de croissance ?

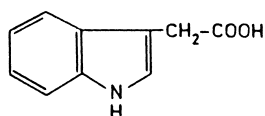
Souvent on parle d'hormones végétales, par mimétisme avec les hormones animales. Ces dernières sont produites dans des glandes spécialisées et déversées dans le sang qui les véhicule. Elles agissent sur des cellules cibles et leur action est spécifique. Chez les végétaux les substances de croissance ont des lieux de synthèse, des moyens de transport et des modes d'action forts différents. Il est donc plus logique de réserver le mot hormone pour le monde animal et préférer l'expression régulateurs de croissance pour le monde végétal.

a) Les auxines

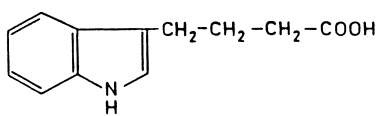
L'**auxine** est le premier régulateur de croissance découvert chez les végétaux. Les observations initiales sur cette substance datent de 1919-1925. Elles ont été effectuées dans des laboratoires d'Utrecht en Hollande essentiellement par Went et son équipe. C'est sur le coléptile d'avoine qu'ils mirent en évidence son action. Puisqu'elle facilitait l'élongation cellulaire donc l'**auxèse**, ils la qualifièrent d'auxine. Elle a été identifiée en 1935 par Kögl. C'est l'acide indolyl-3 β -acétique (AIA), (fig. 9.5). souvent aussi dénommé IAA, l'abréviation anglo-saxonne de l'*indolyl-acetic-acid*.

Plusieurs actions sont connues à l'auxine.

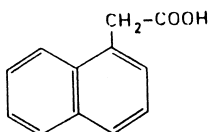
- Une action stimulatrice de l'élongation cellulaire. Elle favorise la plasticité et l'élasticité de la paroi.



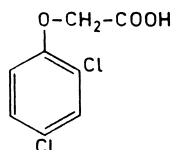
a acide indolyl-3β-acétique – AIA



b acide-1-3β-butyrique – AIB



c acide naphtalène acétique – ANA



d acide-2-4-dichlorophénoxy-acétique – 2.4.D

Figure 9.5 – Formules de l'acide indolyl-β-acétique (AIA) a et de quelques auxines artificielles : b AIB, c ANA, d 2-4 D.

- Un pouvoir rhizogénique très important. Mais cette action est complexe. En effet, l'auxine induit dans un premier temps l'organogenèse, puis s'oppose à leur élévation.

L'auxine est synthétisée dans les apex caulinaires au niveau des méristèmes et des jeunes feuilles. Elle migre ensuite vers les racines par le phloème de préférence, bien que tous les tissus soient aptes à ce transport. Une faible partie peut monter cependant vers les parties apicales de la plante. La propriété de l'AIA sur la rhizogenèse est très utilisée en culture *in vitro*. Cependant cette substance présente l'inconvénient d'être à la fois thermolabile et photolabile ce qui est incompatible avec l'autoclavage des milieux de culture. On utilise des substances de synthèse (prénommées les auxines), qui sont des dérivés proches de l'AIA tout en ne présentant pas ses inconvénients. De plus, bien souvent elles ont des propriétés rhizogénétiques plus importantes. Parmi ces auxines de synthèse, l'acide β-indolyl-butyrique (AIB) et l'acide naphthalyl-acétique (ANA) sont les plus fréquemment utilisés. L'acide 2,4-dichloro phénoxy-acétique (2,4-D) est très actif dans l'induction de l'embryogenèse somatique (formation d'embryons sur un cal sans passer par un zygote).

Auxines et agriculture

Les auxines favorisant la rhizogenèse, de nombreux produits commerciaux destinés au bouturage (poudres, pâtes ou solutions) en contiennent. Les auxines permettent aussi le développement parthénocarpique des fruits (tomate, melon...) d'où son utilisation fréquente en horticulture. Le 2,4-D, quant à lui, est un composé rapidement toxique à fortes doses. Il constitue alors un désherbant très efficace contre le Liseron (*Convolvulus arvensis* L. *Convolvulaceae*). De même, l'acide méthylchloro-phénoxy-acétique (MCPA) (auxine de synthèse) est l'un des constituants essentiels des débroussaillants communément utilisés.

b) Les gibbérellines

Les **gibbérellines** (GA) sont des régulateurs de croissance découvertes par Yabuta et Hayashi en 1939. Ils les ont extraites d'un riz parasité par un champignon ascomycète

le *Gibberella fujikuroi* qui présentait un allongement des tiges important et anormal. Les gibbérellines (car elles sont près d'une centaine, toutes naturelles) sont des dérivés terpéniques. Elles possèdent une structure de base : le noyau gibbérellane (ou gibbane) constitué d'un cycle à cinq carbones entouré par deux cycles à six carbones et présentant un, voire deux ponts, entre différents sommets carbonés. Parmi cette famille très riche de régulateurs, le composé le plus commun est l'acide gibbérellique (ou GA₃) qui est couramment utilisé en culture *in vitro* (fig. 9.6).

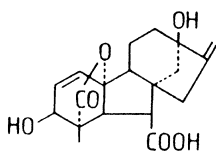


Figure 9.6 - Structure de la gibbérelline GA₃.

Les gibbérellines ont un effet stimulateur sur l'élongation des entre-nœuds, provoqué par un grandissement des cellules. Elles sont synthétisées dans tous les sites de multiplication cellulaire intense comme les apex des tiges et des racines ainsi que dans les jeunes feuilles et les embryons. À partir de ces lieux de production, les GA sont distribuées dans toute la plante. Lors de leur germination, les embryons d'orge et d'avoine libèrent de grandes quantités de GA. Elles stimulent, au niveau de la couche à aleurones, la production d'amylase qui, diffusant dans l'albumen, permet la libération de sucres utilisés pour le développement de l'embryon.

En culture *in vitro* les gibbérellines sont utilisées pour lever la dormance des bourgeons et allonger les tiges trop compactées. Elles agiraient alors en s'opposant à l'acide abscissique responsable du maintien de la dormance.

c) Les cytokinines

Les **cytokinines** sont des régulateurs de croissance découverts par Skoog en 1956 en travaillant sur le lait de la noix de coco immature, puis sur des produits de dégradation de l'ADN. Les cytokinines stimulent la multiplication cellulaire mais en présence d'auxines. Alors que les auxines participent à la croissance en augmentant la taille des cellules, les cytokinines y sont impliquées en augmentant le nombre de ces cellules. Ceci se fait en fonction d'équilibres auxines/cytokinines déterminant l'organogenèse (fig. 9.7).

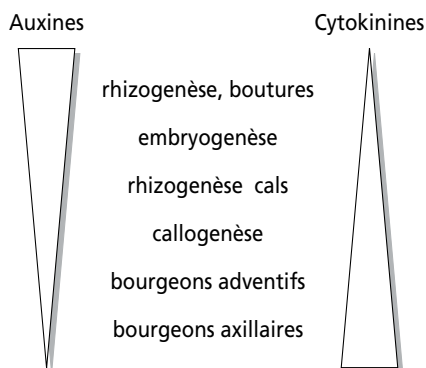
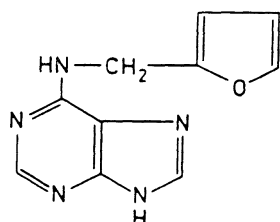
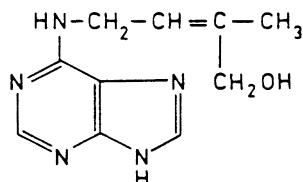


Figure 9.7 - Équilibres auxines/cytokinines déterminant l'organogenèse en cultures *in vitro*.

Les cytokinines naturelles sont des adénines substituées. Les plus répandues sont l'isopentényl-adénine, la zéatine, la dihydrozéatine et la kinétine. La zéatine doit son nom au Maïs (*Zea mays*) dans lequel elle a été découverte (fig. 9.8).



a : 6-(2 furfuryl) aminopurine



b : 6-(4 hydroxy-3-méthylbut-2-éryl) aminopurine

Figure 9.8 – Formule de deux cytokinines.

a, kinétine ; b, zéatine.

En plus de leur propriété fondamentale de stimulation de la multiplication cellulaire, les cytokinines induisent la formation de bourgeons et la croissance de ceux qui sont inhibés, tels que ceux soumis à la dominance apicale par exemple. En revanche, elles s'opposent au développement des racines. Ce sont des propriétés très intéressantes pour les cultures *in vitro* et rares sont les milieux ne contenant pas de cytokinines. Les racines sont les sites privilégiés de synthèse des cytokinines puis circulent dans le végétal avec la sève brute.

À côté des cytokinines naturelles, il en existe qui proviennent de synthèses chimiques. Tel est le cas de la benzyl-aminopurine (BAP). De même certaines urées substituées peuvent présenter des propriétés biologiques des cytokinines (la diphénylurée et son dérivé, le thidiazuron).

9.3.2 L'utilisation des cultures *in vitro*

Actuellement les cultures *in vitro* sont utilisées dans plusieurs domaines comme : la micropropagation, l'obtention de plantes haploïdes, le transfert de gènes et la production de métabolites secondaires.

a) La micropropagation chez la pomme de terre

C'est en 1977, que Nozeran à l'université de Paris-Orsay a proposé une technique de multiplication rapide de la pomme de terre, *Solanum tuberosum* L., reposant sur les techniques de culture *in vitro*. Elle consiste à prélever sur des tubercules des germes, les passer pendant 30 secondes dans de l'alcool à 70 °C puis de les désinfecter dans une solution d'hypochlorite de calcium à 65 grammes par litre durant une vingtaine de minutes, enfin de les rincer plusieurs fois dans de l'eau stérile. Les germes sont ensuite fractionnés en fragments comportant au moins un nœud. Ceux-ci sont implantés dans un milieu axénique gélosé (milieu de Knop diluée de moitié additionné d'oligo-éléments, de chélate de fer et de saccharose). Les tubes sont placés en chambre de culture à une température de 22 °C et éclairés durant 12 heures avec un éclairage avoisinant les 120 W par m².

Dans ces conditions, le bourgeon du nœud donne naissance à une tige vigoureuse à feuilles d'un cm² environ, pouvant être simples d'abord, composées ensuite, comme celles de l'adulte. Au bout de trois semaines ces boutures peuvent servir de pied mère. Les tiges sont sectionnées entre deux nœuds, et les fragments repiqués aseptiquement sur un milieu neuf. Le rameau issu du bourgeon axillaire va à son tour se développer. Au bout de quelques repiquages, les plantes obtenues deviennent progressivement comparables à celles issues de germination d'une graine, elles présentent une tige grêle, portant des feuilles simples de petite taille.

Cette multiplication est une **micropropagation**. Cette technique ne fait donc qu'accélérer le fonctionnement normal des méristèmes de bourgeons déjà formés sur une plante. On l'utilise pour multiplier aussi bien l'œillet (*Dianthus caryophyllus* L. *Caryophyllaceae*) que le chrysanthème. Il peut arriver que les bourgeons ne soient pas présents sur l'explant comme chez le Saintpaulia (*Saintpaulia ionantha* H. Wendl, *Gesneriaceae*). L'explant est alors un fragment de limbe foliaire ou de pétiole. Il faut ajouter au milieu de culture des régulateurs de croissance comme l'AIB à 0,5 mM et de la BAP à 0,1 mM. En quelques semaines apparaissent des bourgeons néoformés comportant quelques feuilles en rosette et très peu de racines. Repiqués sur un milieu contenant deux fois moins de BAP, on favorise l'enracinement mais aussi le développement de bourgeons axillaires qui pourront servir pour des repiquages ultérieurs. La difficulté dans la micropropagation réside plus dans le passage de la plante du tube à l'atmosphère ambiant qu'à la mise au point de milieux nutritifs.

Nombreuses applications agronomiques et horticoles

Plusieurs utilisations pratiques de la micropropagation en cultures *in vitro* sont bien connues (rosiers, chrysanthèmes). Mais une autre application, moins médiatisée est très importante. Il s'agit de la reconstitution de clones sains. En effet, chez la pomme de terre, la multiplication végétative normale favorise l'accumulation de virus qui diminuent le développement végétatif des plants et par là même les rendements. Ces virus restent dans les tubercules ce qui fait que de générations en générations, le nombre de plantes infectées augmente. Les virus ne sont pas dans les méristèmes mais dans les cellules parenchymateuses. Or l'infection des cellules formées lors des cultures *in vitro* est moins rapide que le développement des tiges, ce qui fait que progressivement et grâce aux repiquages successifs on peut obtenir des plants indemnes de virus. Morel et Martin en 1955 ont ainsi régénéré la variété de pomme de terre « Belle de Fontenay ». Depuis, la technique s'est rapidement étendue à de nombreuses espèces de plantes horticoles (fraisier, artichaut...) ou florales (œillet, lis...) mais également à des végétaux ligneux (groseillier, vigne...) et à diverses espèces tropicales (ananas).

b) L'obtention de plantes haploïdes

La création de variétés nouvelles demande l'utilisation de plantes homogygotes. Classiquement on utilise les autofécondations avec tous les effets secondaires qui ont été décrits précédemment. Les cultures *in vitro* offrent une nouvelle possibilité d'obtenir immédiatement des plantes strictement homozygotes. Des cellules haploïdes isolées, cultivées artificiellement en milieu stérile sont capables, seules, de redonner des plantes. Elles ne contiennent qu'un lot de chromosomes. Elles sont donc haploïdes

et ont le défaut d'être stériles, donc de ne pas pouvoir former de graines. Si l'unique lot de chromosomes est doublé à l'aide de colchicine, les plantes deviennent diploïdes, homozygotes et fertiles.

• L'androgenèse

Guha et Maheshwari en 1964, ont été les premiers à avoir réussi la production d'embryons haploïdes à partir de cultures d'étamines de *Datura* (*Solanaceae*). Après dissection des fleurs, les anthères remplies de grains de pollen haploïdes sont disposées de manière stérile sur des milieux de culture contenant des régulateurs de croissance.

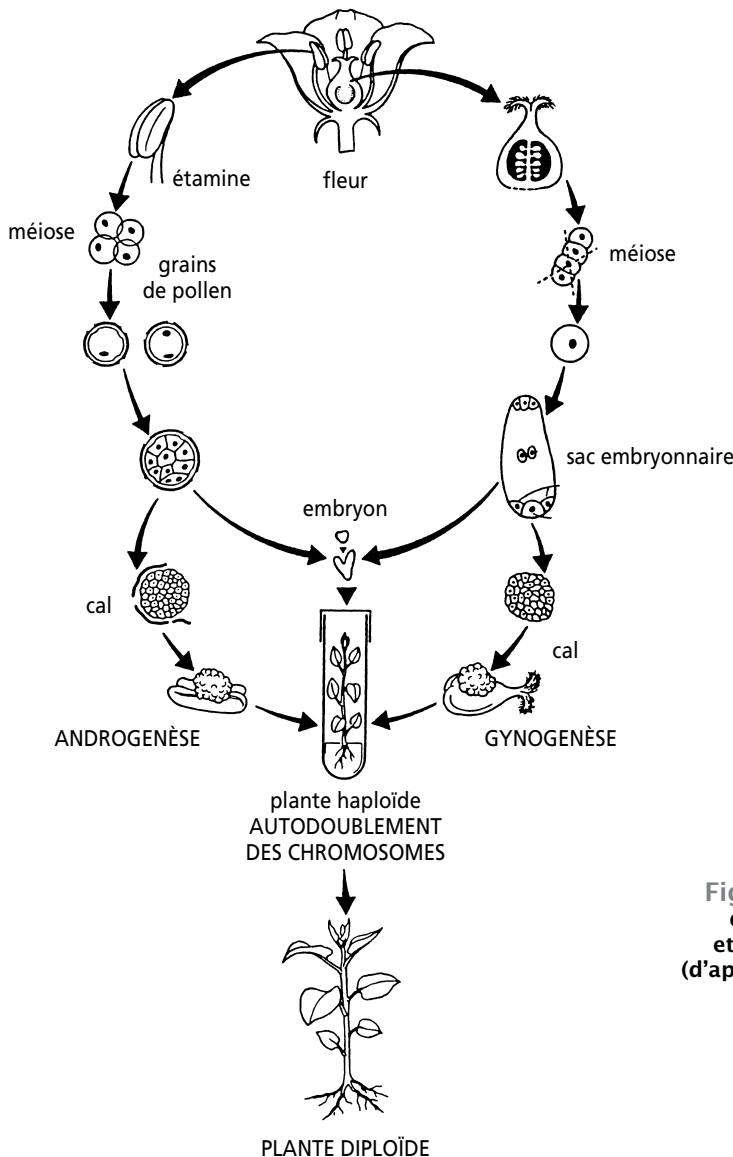


Figure 9.9 - Schéma de l'androgenèse et de la gynogenèse (d'après Defoug, modifié).

Après environ trois semaines, les grains de pollen dans l'anthere se divisent pour former des cals où se différencient des embryons somatiques (fig. 9.9). Ceux-ci sont alors transférés sur une séquence de milieux artificiels, généralement peu pourvus en régulateurs de croissance. La régénération complète est obtenue. Un autodoublement des chromosomes est cependant nécessaire pour que ces plantes redeviennent diploïdes donc fertiles.

Depuis, l'androgenèse a été appliquée sur de nombreuses espèces comme par exemple sur le blé, le riz, le piment, l'orge ainsi que sur l'asperge et le tabac, etc. (fig. 9.10).

Figure 9.10 - Jeunes embryons de *Datura innoxia* Mill. haploïdes, apparaissant sur des étamines cultivées stérilement (cliché R.B. Sangwan, Laboratoire Androgenèse et Biotechnologie, UPJV. Amiens).



• La gynogenèse

En 1976, San à Orsay, a obtenu les premières plantes haploïdes d'orge, à partir d'ovules non fécondés. La technique est pratiquement la même que pour les anthères, mais il est beaucoup plus difficile de prélever dans les ovules les sacs embryonnaires. Au plus tôt après un mois de culture, plus généralement entre trois et six mois, l'oosphère et les deux antipodes subissent des divisions, qui sont à l'origine de cals. Sur ceux-ci se développent des embryons somatiques qui, repiqués plusieurs fois, donneront des plantes haploïdes (fig. 9.9). Depuis, la gynogenèse a été étendue à d'autres plantes, même si elle est techniquement plus délicate que l'androgenèse. Elle a été pratiquée sur le tabac, la laitue, le riz, le gerbéra mais aussi la betterave sucrière.

L'intérêt des plantes haploïdes est important. D'abord pour le sélectionneur puisqu'il est capable d'obtenir, rapidement, des plantes homozygotes, mais aussi pour le généticien qui peut, ainsi, faire des analyses génétiques plus aisément.

c) Les organismes génétiquement modifiés

Objets d'impressionnantes campagnes médiatiques, mettant dans l'embarras bien des autorités politiques, les organismes génétiquement modifiés (OGM) sont des êtres vivants

chez qui l'homme a introduit par des techniques de génétique non mendélienne, un ou plusieurs gènes d'intérêt. Dans ce paragraphe, seuls des OGM végétaux seront abordés.

Quelques grandes dates du génie génétique et les plantes

1973. Identification du plasmide Ti dans la bactérie *Agrobacterium tumefaciens*. Ce plasmide permet d'accueillir le gène porteur d'un caractère recherché, qu'il est en mesure d'introduire dans le génome d'une plante.

1983. Première plante transgénique, le tabac, résistant à un antibiotique.

1985. Première plante transgénique résistante à un insecte.

1988. Première céréale transgénique.

1994. Premier légume transgénique commercialisé aux États-Unis, la tomate.

1997. Premier tabac producteur d'hémoglobine

• *L'isolement et la multiplication des gènes*

Une fois repéré, généralement dans une banque de gènes, il faut isoler le gène afin de pouvoir le transférer. Les techniques mises en œuvre sont du domaine de la biochimie moléculaire. Elles utilisent des enzymes de restriction dites aussi endonucléases, extraites de bactéries. Elles coupent l'ADN de façon spécifique et reproductible en fragments de restriction.

Identification des gènes par PCR

L'identification des fragments de restriction obtenus est possible par la méthode de Southern (du nom de son inventeur). Lors d'une électrophorèse sur gel les deux brins se séparent, mais il faut les identifier. Ceci est possible en les faisant réagir avec des sondes, constituées par des fragments d'ADN simple brin déjà identifiés. Quand une sonde rencontre un brin d'ADN complémentaire, ils s'assemblent réalisant une hybridation moléculaire. L'identification devient possible pour peu qu'ils subissent une réaction d'amplification (méthode de la *Polymerase Chain Reaction*, PCR) qui permet de multiplier les fragments d'ADN hybrides.

Cette reconnaissance des gènes et leur obtention, ne présenterait qu'un intérêt restreint si l'ADN n'était pas doué de la propriété de pouvoir se recombiner aussi bien de manière intra- qu'extracellulaire et avec d'autres ADN qu'ils soient d'origine végétale ou animale. Ceci permet de reproduire le gène en grande quantité en l'insérant dans une bactérie qui se multiplie très vite (*Escherichia coli* par exemple). Il est ensuite introduit dans une bactérie qui permettra le transfert chez le végétal. Le plus souvent, il s'agit d'*Agrobacterium tumefaciens*.

• *Le transfert*

Les méthodes utilisées pour assurer la transformation génétique peuvent être classées en deux groupes : 1. les méthodes utilisant un vecteur biologique ; 2. les techniques de transfert direct d'ADN par bombardement de microprojectiles et microinjection.

1. Le transfert par *Agrobacterium tumefaciens*. *Agrobacterium tumefaciens* est une bactérie du sol, Gram négative, de la famille des *Rhizobiaceae*. C'est un agent pathogène chez un grand nombre de plantes Dicotylédones et de quelques Gymnospermes. L'infection d'une blessure d'une tomate par *A. tumefaciens*, provoque la prolifération

d'une masse de cellules indifférenciées au niveau du collet, formant une galle. Depuis 1992, grâce aux travaux de Zambryski, on sait que cette maladie appelée « galle du collet », ou « *crown gall* » résulte de la capacité de ces Agrobactéries de transférer dans le génome des plantes, un fragment de leur ADN plasmidal : l'ADN-T.

Le plasmide T1

Les gènes transférés par *A. tumefaciens* proviennent du plasmide Ti (i pour inducteur de tumeur, *Tumor inducing*). C'est une molécule d'ADN circulaire qui se réplique indépendamment du chromosome et dont la présence n'est pas essentielle à la viabilité des bactéries. Ce plasmide de 200 kilobases environ présente cinq régions principales (fig. 9.11) : la région T (ADN-T), la région de virulence (région Vir), la région portant les gènes de catabolisme des opines, la région du réplicateur et la région de transfert par conjugaison. Seules les deux premières régions ont un rôle direct dans le phénomène d'induction.

L'ADN-T est le fragment d'ADN simple brin transféré dans la cellule végétale. Il est délimité par deux séquences de quelques kilobases : à droite (RB à 7kb) et à gauche (LB à 14 Kb). Entre elles, se trouvent deux zones distinctes.

- La zone oncogène qui porte les gènes responsables de la prolifération cellulaire. Les deux premiers *tmS1*, *tmS2* codent pour des synthèses d'enzymes (tryptophane oxygénase et indolacétamide hydrolase) qui catalysent la biosynthèse d'auxines. Le dernier gène, *tmr*, code aussi pour une enzyme (isopentenyl-transférase) qui intervient dans la synthèse des cytokinines.
- La zone de synthèse d'opines.

La région de virulence, (région vir) est adjacente à la bordure gauche de la région de l'ADN-T. Elle comprend de nombreux gènes regroupés en opérons (généralement huit). Ceux ci sont impliqués dans les phénomènes de reconnaissance de la cellule végétale, mais aussi dans le transfert de l'ADN-T. Lors de l'utilisation des Agrobactéries, cette région de virulence est supprimée. On dit que la bactérie est désarmée.

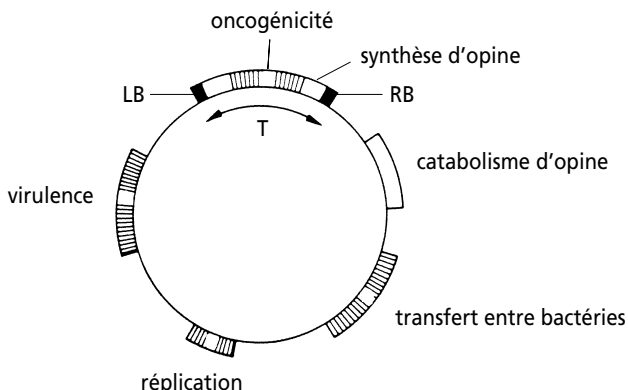


Figure 9.11 – Représentation schématique d'un plasmide Ti
(d'après Hooykaas et Schilperoort, 1992) (explications dans le texte).

Dans cet ADN-T, seules les bordures interviennent dans son transfert. On peut donc substituer au fragment d'ADN compris entre les deux bordures un autre fragment

d'ADN intéressant à inclure dans le patrimoine génétique de la plante. Ces fragments exogènes sont des gènes classés en trois catégories :

- Les gènes marqueurs de sélection. Ils permettent une sélection facile et efficace des cellules transformées. Ainsi le gène npt II code pour la néomycine phosphotransférase et confère la résistance à la kanamycine. Ce marqueur de sélection, maintenant abandonné, était très utilisé par les biologistes car il suffisait de rajouter au milieu de culture de la kanamycine pour éliminer théoriquement toutes les cellules non transformées puisque spontanément cet antibiotique est létal pour les plantes.
- Les gènes rapporteurs. Ils permettent de confirmer l'état transgénique des cellules. Par exemple le gène uid A (Gus) code pour la β -glucuronidase capable d'hydrolyser certains composés glucuroniques. En présence de l'acide 5 bromo-4 chloro-3 (indolyl glucuronique) cette enzyme provoque une coloration bleue.
- Des gènes d'intérêt. Ce sont des gènes insérés pour influencer génétiquement les végétaux. Ils sont encore relativement peu nombreux et ont des actions variées. Ainsi le gène Cry IA de *Bacillus thuringiensis* qui code pour une δ -endotoxine entraîne une augmentation de la résistance aux insectes chez la pomme de terre ; le gène P₅CR code pour la δ -1-pyrroline-5-carboxylase réductase, or cette enzyme permet la synthèse de proline...

Les deux extrémités de l'ADN-T contiennent le promoteur et le terminateur spécifiques de la plante et de l'organisme. Ils servent à l'expression du gène. Provenant des bactéries, ils ne peuvent servir pour l'expression du gène dans la plante. Aussi doivent-ils être éliminés et remplacés par des terminaisons efficaces.

2. Le transfert direct. Beaucoup de plantes, et parmi elles les Graminées (*Poaceae*), ne peuvent être transformées par les Agrobactéries. Dans ce cas, on utilise des fragments d'ADN injectés directement à l'intérieur des cellules végétales, soit à l'aide d'une micropipette, soit par l'utilisation de chocs électriques, soit par bombardement de microbilles. Ces techniques sont aléatoires et le pourcentage de réussite est très faible. néanmoins, elles restent intéressantes pour les espèces insensibles aux bactéries.

Agrobacterium tumefaciens et A. rhizogenes : des actions différentes

À côté d'*Agrobacterium tumefaciens* existe un autre vecteur de transformation. Il s'agit d'*Agrobacterium rhizogenes*. À l'état naturel des gènes Rol A, B et C mis en évidence sur l'ADN-T provoquent un dérèglement de la balance hormonale en transformant un indoxyl-glucoside en AIA. Il se produit alors une formation anarchique de racines. Ces racines peuvent être excisées de la plante infectée, puis mises en culture et former des chevelus racinaires importants. On est alors en présence de « hairy-roots ». À condition de leur fournir régulièrement un milieu neuf, ces clones racinaires peuvent être conservés pratiquement de manière indéfinie. Comme pour *A. tumefaciens*, il est possible d'insérer entre les bordures de l'ADN-T un gène d'intérêt.

• Poursuivre la sélection

Après des essais de transformation génétique, il faut vérifier la réalité de la transformation. Les gènes marqueurs, insérés en même temps que les gènes d'intérêt permettent de rapidement trier les individus. Mises en présence de kanamycine, seules les plantes transformées ayant intégré le gène npt seront résistantes. Il n'empêche

que la confirmation de la transformation ne peut être obtenue que par analyse de l'ADN, où doit apparaître le gène d'intérêt inséré. Les transformations sont généralement effectuées sur des cultures de tissus comme des fragments de pétioles, des disques de feuilles, la présence d'une blessure étant indispensable pour que se fixe la bactérie, il faudra régénérer la plante entière grâce aux techniques habituelles des cultures *in vitro*.

Grâce aux médias on connaît essentiellement les OGM correspondant aux cultures vivrières ou industrielles (tabl. 9.2). En 1997, 34 variétés de plantes transgéniques étaient autorisées dans le monde. La modification concerne une tolérance aux herbicides pour 29 % d'entre elles, aux insectes pour 29 %, aux virus pour 9 %, la qualité du produit (ex. ralentissement de la maturation) pour 24 % et diverses autres particularités pour 9 %.

Pour les végétaux, quatre axes sont privilégiés par les sélectionneurs.

- *Les plantes résistantes aux agents pathogènes.* Le maïs Bt modifié génétiquement résiste aux chenilles des lépidoptères (pyrale et sésamie) qui s'attaquent aux parties aériennes du maïs. Les maïs transformés sont protégés par un gène issu de *Bacillus thuringiensis* (Bt) qui permet au maïs de produire une protéine le protégeant spécifiquement des insectes visés. Les pommes de terre aussi peuvent être modifiées pour ne plus être attaquées par les doryphores.
 - ♦ Chez le colza, le tournesol, le bananier, l'introduction d'un gène spécifique permet à la plante de réaliser la synthèse d'une protéine au pouvoir fongicide.
 - ♦ La pomme de terre, le melon, la courge, la tomate, le concombre, mais aussi le riz peuvent devenir résistants aux virus.
- *Les plantes résistantes aux herbicides.* Soja, laitue, melon, pomme de terre, colza, tournesol, maïs, coton ont été modifiés pour les rendre tolérants à un herbicide, le glyphosate habituellement utilisé comme désherbant total. Cette transformation génétique permet au glyphosate de devenir un désherbant sélectif.
- *Les plantes améliorées qualitativement.* En 1994 aux États-Unis, une tomate transformée génétiquement à maturation retardée a été autorisée à la production, à la transformation et à la vente.
- *Les plantes sources de médicaments.* De tout temps les plantes font partie de la pharmacopée humaine. Des OGM permettent de faire synthétiser par des plantes des molécules non présentes habituellement dans le monde végétal. Il peut s'agir, par exemple, d'une lipase (protéine enzymatique des mammifères), utilisée dans le traitement de certains symptômes de la mucoviscidose. Il est possible aussi d'augmenter la production de molécules naturellement mais faiblement synthétisées par les plantes. Ainsi *Datura innoxia* Mill. *Solanaceae* tropicale produit de faibles quantités d'hyoscyamine (alcaloïde tropanique utilisé médicalement pour ses propriétés neurosédatives et antispasmodiques). Une double transformation des plantes par *A. rhizogenes* afin d'obtenir des clones racinaires « hairy roots », et par *A. tumefaciens* introduisant le gène d'intérêt P₅CR précurseur de la proline, permet d'augmenter notablement la production d'hyoscyamine. Cultivée en enceinte de grands volumes (fermenteur), il est alors possible d'envisager une production industrielle (fig. 9.12).

Les OGM actuellement cultivés (tabl. 9.3) occupent déjà une part importante dans les surfaces cultivées (tabl. 9.4).

Tableau 9.2 – Propriétés modifiées de quelques plantes alimentaires et industrielles transformées génétiquement.

Plantes	Propriétés
Banane	Résistance aux maladies, meilleure conservation, production de molécules spécifiques.
Betterave	Résistance aux maladies, tolérance à un herbicide, production de molécules spécifiques.
Blé	Tolérance à un herbicide, résistance aux maladies, modification de la teneur en amidon.
Cacao	Résistance aux maladies
Café	Résistance aux insectes.
Chicorée	Tolérance à un herbicide
Chou	Résistance aux insectes
Colza	Résistance aux insectes, tolérance à un herbicide, modification de la composition en huile, résistance aux champignons, variétés hybrides, production de molécules spécifiques (protéines, enzymes, acides aminés, enrichi en β carotène).
Concombre	Résistance aux maladies.
Coton	Résistance aux insectes, tolérance à un herbicide, amélioration de la qualité des fibres
Courge	Résistance à un virus.
Laitue	Diminution de la quantité de nitrate dans la plante, tolérance à un herbicide, résistance aux maladies
Maïs	Résistance aux insectes, tolérance à un herbicide, résistance aux maladies, modification de la teneur en protéines
Manioc	Résistance aux virus, amélioration de la qualité nutritive. Melon Résistance aux maladies, meilleure conservation, tolérance à un herbicide
Millet	Coloration modifiée, fanage ralenti
Peuplier	Amélioration de la matière première pour la fabrication du papier.
Papaye	Résistance à un virus. Pomme de terre Résistance aux maladies, résistance aux insectes, tolérance à un herbicide, modification de la teneur en amidon.
Pommier	Résistance aux insectes
Riz	Suppression d'un facteur d'allergie, tolérance à un herbicide, résistance aux insectes, production de molécules spécifiques (enrichi en bêta carotène).
Soja	Tolérance à un herbicide, modification de la composition en huile, en protéines, production de molécules spécifiques (enzymes, anticorps)
Tabac	Tolérance à un herbicide
Tomate	Meilleure conservation, résistance aux maladies, résistance aux insectes, tolérance à un herbicide, enrichissement en bêta carotène
Tournesol	Tolérance à un herbicide, production d'acides gras libres.
Vigne	Résistance au court-noué (maladie virale)

(Origine des données GNIS)



Figure 9.12 - La production d'hyoscyamine est possible avec *Datura innoxia* doublement transformée par *A. rhizogenes* (« hairy roots ») et *A. tumefaciens* (gène P₅CR, précurseur de la proline) (photographie M. Boitel, unité BioPi – UPJV Amiens)

Tableau 9.3 - Part mondiale (en surface) des principales espèces transgéniques en 2000 (surface en millions d'hectares).

	Surface mondiale	Surface transgénique	% transgénique
Soja	72	25,8	36
Coton	34	5,3	16
Colza	25	2,8	11
Maïs	140	10,3	7
TOTAL	271	44,2	16

(Origine des données : GNIS)

Tableau 9.4 - Surfaces de cultures transgéniques par pays (en millions d'hectares) et principales espèces cultivées en 2006.

Millions ha	1996	1997	1998	1999	2000	2006
États-Unis	1,45	7,16	20,83	28,7	30,30	57,7 : soja, maïs, coton, colza, papaye
Argentine	0,05	1,47	3,53	6,7	10,00	19,1 : soja, maïs, coton
Canada	0,11	1,68	2,75	4,01	3,00	7,00 : colza, soja, maïs
Chine				0,30	0,50	3,80 : coton, peuplier, tomate, papaye
Australie		0,20	0,30	0,1	0,20	0,10 : soja, maïs, coton
Afrique du sud			0,06	0,1	0,20	1,80 : soja, maïs, coton
France			0,05	<0,1	<0,1	<0,1 : maïs
TOTAL	1,61	10,51	27,80	39,90	44,20	89,60

Sources : ISAAA, 2001 et 2007.

Ils sont l'objet de controverse tant chez les consommateurs que chez les scientifiques. Les premiers sont troublés par la conjonction de plusieurs phénomènes, sans rapport avec le génie génétique en agriculture, mais touchant à l'alimentation humaine. Les plantes transgéniques sont prises dans le flot de la répugnance que suscite chez les consommateurs l'image de vaches cessant d'être engraisées à l'herbe et amenées à devenir carnivores et même « oviphages ».

Tout consommateur à la sensibilité écologique souhaite disposer de renseignements fiables sur les OGM et force est de constater que généralement les médias lui refusent. Qui connaît les conclusions des commissions indépendantes qui ont précisé que la kanamycine, dont le gène de résistance est introduit dans les OGM comme gène marqueur, est un antibiotique rarement utilisé dans la pharmacopée humaine, que plus de 50 % des bactéries que nous absorbons en mangeant une simple salade verte ou un petit radis sont elles-mêmes résistantes à la kanamycine et qu'enfin ce gène marqueur est amené à être remplacé ? Il n'en demeure pas moins que la présence de ce gène de résistance à un antibiotique a de quoi susciter une inquiétude toute légitime qu'il ne faut surtout pas occulter comme l'ont si souvent fait les scientifiques et les sélectionneurs.

Les scientifiques quant à eux, s'interrogent beaucoup plus sur les problèmes de dissémination des OGM. Ils pensent que les techniques de génie moléculaire sont susceptibles d'entraîner dans les organismes des propriétés nouvelles non contrôlées. Ils dénoncent les importants risques d'hybridation avec la flore locale, donc d'apparition de résistances qui peuvent se produire surtout chez les plantes comme le colza. Ainsi, si ces nouvelles propriétés confèrent aux OGM, un avantage sélectif, ceux-ci peuvent envahir les écosystèmes où ils peuvent s'avérer nuisibles en se développant au détriment des autres organismes comme plusieurs exemples semblent le montrer déjà aux États-Unis et au Canada.

Biopiratrie

Malgré les mouvements pour la reconnaissance des droits indigènes, l'appropriation du vivant par le dépôt de brevet, appelée biopiraterie, est encore aujourd'hui un des plus flagrants cas de pillage et d'exploitation des pays du Sud (ce qualificatif correspond aux pays les plus pauvres, qui sont généralement situés dans la partie sud des continents émergés).

Au fil du temps, une part non négligeable de l'incroyable richesse biologique dont regorgent les zones tropicales, a été le support de connaissances et d'usages dont les communautés autochtones sont les dépositaires. La Convention de Rio sur la Biodiversité (1992) reconnaît d'ailleurs ce rôle indéniable des peuples indigènes et considère que leurs droits motivent un juste retour des profits issus de l'exploitation du vivant. Mais les grands principes de justice évoqués lors des conventions internationales souffrent toujours d'un manque d'applicabilité et la complexité des procédures juridiques inhérentes au dépôt de brevet et au droit de propriété intellectuelle fait, qu'à l'heure actuelle, la biopiraterie fait toujours s'enrichir quelques firmes au détriment des populations locales. En 2008 au Brésil, par exemple, seulement sept produits phyto-thérapeutiques ont été développés en associant les communautés locales, quand, dans le même temps, des compagnies ayant pignon sur rue déposaient 700 brevets d'exclusivité ! Pourtant, il ne fait aucun doute que les entreprises pharmaceutiques se sont appuyées sur les connaissances indigènes et la connaissance des savoirs traditionnels multiplient par 300 les chances d'identifier des principes actifs dans les plantes, de quoi réduire notablement les coûts en recherche-développement, ce qui est un avantage considérable.

Les cas de recours en justice contre cette biopiraterie se multiplient, visant à l'annulation des dépôts de brevet sur des variétés sélectionnées par les communautés et exploités par d'autres. C'est le cas, par exemple, du haricot jaune « Enola » du Mexique, soit disant « créé et breveté » par l'Américain Larry Proctor qui n'avait rien fait d'autre que de rapporter ce haricot du Mexique au début des années 1990 alors qu'il n'était pas cultivé aux États-Unis et de l'appeler alors « Enola », du nom de sa femme puis de réexporter les semences en réclamant des royalties de 15 % du prix de vente sur tous les haricots jaunes commercialisés aux États-Unis ! Il en est de même des sirops antitussifs, issus des racines du pélargonium du Cap (*Pelargonium sidoides* DC, Geraniaceae) et breveté par un groupe pharmaceutique allemand bien qu'il soit traditionnellement employé par des communautés autochtones d'Afrique du Sud pour soigner la bronchite et d'autres maladies. La pression sur les réserves en pélargonium en Afrique du Sud est de plus en plus forte, allant jusqu'à mettre en péril la survie de l'espèce végétale.

Mais l'issue juridique se confronte à la définition même de la propriété intellectuelle et à la notion d'antériorité du savoir. Quand une entreprise dépose un brevet, elle doit garantir qu'il n'existe pas de précédent. Or ce dernier point demande une visibilité que les connaissances autochtones n'ont pas vraiment aujourd'hui. Les savoirs traditionnels se transmettent oralement, sont immatériels et communautaires. Ils n'appartiennent pas à une seule personne comme dans le droit occidental. Il est facile alors, pour les firmes, de nier leur existence et, donc, de considérer qu'elles ne font pas office de précédents.

D'après Elisabeth Leciak dans « Biopiraterie : une région péruvienne avance sur la voie de la justice », *Univers-nature* du 28-01-2009.

Résumé

Les plantes vivent en harmonie avec le milieu, en s'adaptant. Certaines modifications du phénotype n'affectent pas le génotype : ce sont des accommodats. D'autres sont héréditaires : ce sont des écotypes. Mais les plantes évoluent, se transforment sous l'action de 4 facteurs : les mutations, qui affectent le matériel génétique, l'hybridation, qui rapproche deux patrimoines génétiques, le rétablissement de la sexualité par doublement des chromosomes, enfin la sélection naturelle, qui élimine toute forme de vie non en accord avec les contraintes du milieu. L'homme a copié ces mécanismes pour créer des plantes qu'il cultive pour sa nourriture et toutes ses activités. Les techniques diffèrent selon qu'il s'agisse de plantes autogames (blé) ou allogames (maïs). Chez cette dernière, il se contente de créer des hybrides F1, tandis que chez les premières, il faut fixer la variété par différents procédés de croisements. Depuis quelques décennies l'intrusion des biotechnologies a profondément modifié les techniques de sélection. Il est possible de faire de la micropropagation, ainsi que des plantes haploïdes obtenues par andro ou gynogenèse. L'obtention d'organismes génétiquement modifiés (OGM) constituent une nouvelle étape. Les biologistes introduisent dans le patrimoine génétique des plantes, des gènes d'intérêt permettant l'obtention de propriétés agronomiques ou pharmaceutiques nouvelles. Mais l'utilisation de ces OGM n'est pas sans poser des problèmes pour les utilisateurs et les consommateurs.

GLOSSAIRE¹

A

acaule : caractéristique d'une plante chez qui la tige est très fortement réduite.

accommodat : phénotype parfaitement réversible et non héréditaire d'une plante, induit par le milieu extérieur.

actinomorphe : qualifie une fleur régulière.

agamospermie : modalité de l'apomixie se caractérisant par la formation de graines dont l'embryon est génétiquement identique au parent femelle.

agent mutagène : substance produisant des modifications irréversibles du patrimoine génétique.

akène : fruit sec indéhiscent contenant une graine libre.

albédo : pourcentage de réflexion de la lumière sur une surface.

albumen : tissu nourricier à $3n$ chromosomes contenu dans la graine et entourant l'embryon des plantes à fleurs.

allogame : plante se reproduisant par croisement entre individus différents.

allogamie : caractéristique des plantes allogames.

allopolyploïdie : doublement des chromosomes à l'intérieur des cellules.

amande : graine enfermée dans le noyau.

amidon : glucide formé d'amylose et d'amylopectine.

ammonification : production d'ammonium ou d'ammoniac par une activité biologique.

amylose : type d'amidon bactérien.

anaphase : stade 3 de la mitose ; les deux chromatides se séparent.

anaphase I : stade 3 de la première division de la méiose. Les chromosomes s'écartent.

androcée : verticille mâle de la fleur.

anémochorie : dissémination des graines par le vent.

anémogamie : pollinisation après transfert du pollen jusqu'à la fleur par le vent.

Angiospermes : plantes vasculaires dont les graines sont enfermées dans un ou des carpelles clos.

anthère : partie sommitale de l'étamine où s'élaborent les grains de pollen.

1. En collaboration avec le D^r J. Paré.

- anthéridie** : gamétange mâle des Ptéridophytes et des Bryophytes.
- anthèse** : stade d'épanouissement de la fleur, correspond à sa maturité sexuelle.
- anticline** : adjectif qualifiant une division cellulaire qui s'effectue perpendiculairement à la surface du tissu cellulaire.
- antipodes** : trois cellules du sac embryonnaire des Angiospermes, situées généralement à l'opposé de l'oosphère et homologues des cellules du prothalle.
- apex** : notion morphologique qui correspond à l'extrémité d'une tige ou d'une racine.
- aphyllie** : réduction de la taille des feuilles.
- apomixie** : phénomène de reproduction non végétatif faisant appel aux organes sexuels femelles, sans pourtant l'intervention de la sexualité.
- apomixie gamétophytique** : modalité d'apomixie se caractérisant par le développement d'une cellule du sac embryonnaire (synergie ou antipode).
- apoplasme** : paroi cellulaire.
- apoptose** : mort programmée des cellules. Se manifeste dans les réactions d'hypersensibilité à un agresseur.
- appareil nucléaire** : autre appellation du chromosome bactérien.
- aquaporines** : protéines facilitant le transport de l'eau, situées sur les membranes plasmiques et vacuolaires des cellules.
- archégone** : gamétange femelle des Cormophytes contenant l'oosphère.
- archégoniate** : plante ayant des archégonies.
- archéthalle** : thalle unicellulaire.
- ascospore** : spore haploïde produite par les Ascomycètes.
- asque** : sporocyste contenant les ascospores haploïdes.
- assise subéro-phéllodermique** : zone responsable de la formation du liège et du phelloderme (cambium).
- asymétrique** : fleur dépourvue de tout plan de symétrie.
- autogame** : fleur fécondée par son propre pollen.
- autogamie** : caractéristique des plantes autogames.
- autotrophe** : organisme capable de synthétiser ses molécules organiques à partir d'eau, d'éléments minéraux et de lumière.
- auxèse** : allongement cellulaire.
- auxine** : acide indolyl- β -acétique, régulateur de croissance.

B

- baie** : fruit entièrement charnu contenant plusieurs graines (pépins).
- baside** : sporocyste des basidiomycètes.
- basidiospore** : spore produite par une baside.
- biomasse** : matière organique vivante.
- biosphère** : ensemble des êtres vivants.
- biotope** : milieu soumis à des conditions écologiques homogènes.
- bipartition** : division cellulaire par coupure de la cellule en deux cellules filles.

blastomères : premières cellules de l'embryon en voie de spécialisation définitive, résultant de la segmentation du zygote.

bois : tissu secondaire à différenciation centrifuge formé par le cambium libéro-ligneux.

bourgeon axillaire : structure à l'aisselle des feuilles susceptible de produire soit une tige soit une fleur

bractée : pièce foliacée axillant une fleur.

brévistylée : fleur dont le style est nettement plus court que les étamines.

Bryophytes : embranchement des plantes archégoniates regroupant classiquement les mousses et les hépatiques.

bulbe : organe souterrain composé d'une tige très réduite, le plateau, et de feuilles emboîtées charnues.

bulbille : organe de multiplication végétative constitué d'un bourgeon enflé se détachant du pied mère.

C

caduc : adjectif qualifiant un organe végétatif qui tombe : un fruit caduc ou une feuille caduque.

calcicole : plante poussant sur milieu calcaire.

calcifuge : plante fuyant le calcaire.

calice : premier verticille stérile de pièces florales.

cambium : méristème secondaire apparaissant dans un tissu primaire.

cambium libéro-ligneux : cambium responsable de la formation du bois et du liber.

canal : élément des systèmes de transport actif secondaire constitué d'un pore protéique membranaire laissant sélectivement passer un ion par diffusion, le long de son gradient de potentiel électrochimique.

capacité biogénique limite : quantité maximale exploitable.

capacité de rétention maximale : quantité d'eau dans un sol quand celle excédentaire s'est écoulée par gravité.

capitule : grappe de fleurs sessiles insérées sur le réceptacle en forme de plateau.

capsule : fruit sec déhiscent à x carpelles et x fentes.

capsule bactérienne : enveloppe entourant la bactérie.

carpelle : élément constitutif de l'ovaire.

carpophore : c'est le « champignon » que l'on connaît, en réalité seulement la partie fructifère du champignon.

caryogamie : fusion des noyaux au moment de la fécondation.

caryopse : fruit sec indéhiscent au péricarpe soudé à la graine caractéristique des *Poaceae* (blé, maïs, etc.).

caulinaire : de la tige.

cellule : unité élémentaire permettant la vie selon Schleiden et Schwann (1838).

cellule de garde : cellule constituant le stomate.

cellule générative : cellule du grain de pollen à l'origine du ou des gamètes mâles.

cellule végétative : cellule du grain de pollen homologue des cellules du prothalle de fougère.

cellulose : polymère du β -1,4-glucose.

cénocytique : (s'écrit aussi cœnocytique) absence de cloison délimitant les cellules.

centrifuge : de l'intérieur vers l'extérieur, opposé à centripète.

centripète : de l'extérieur vers l'intérieur, opposé de centrifuge.

centromère : région du chromosome qui se fixe au fuseau lors de la mitose.

chaméphyte : ayant ses bourgeons en hiver à quelques centimètres du sol.

chélat : complexe molécule organique – élément minéral permettant l'absorption de ce dernier par le végétal.

chiasma : zone de contact entre les chromosomes lors de la méiose.

chitine : substance constituée de sous-unités d'acétylglucosamine, remplaçant la cellulose chez les champignons.

chloroplaste : plaste chlorophyllien.

chromatide : hélice élémentaire du chromosome ; il y a deux chromatides par chromosome.

chromatine : mélange d'ADN et d'histones constitutifs des chromosomes.

chromosome : constituant cellulaire, situé dans le noyau, support de l'hérédité.

cladome : thalle très ramifié.

cladothalle : thalle ramifié.

classe : regroupement taxonomique de tous les Ordres, présentant des caractères communs distinctifs.

classification naturelle : système de classification basé sur les ressemblances entre les végétaux.

classifications phylogénétiques : classification des plantes selon une perception évolutive.

cloisonnés : se dit des hyphes de champignons quand les cellules sont bien délimitées.

clone : population d'individus génétiquement identiques.

coiffe : zone terminale des racines, protégeant le méristème racinaire.

complexe (thalle complexe) : type de thalle de lichen.

conduction vasculaire : circulation de l'eau dans les vaisseaux du xylème.

conjugaison : sexualité occasionnelle chez les bactéries.

cône : organe reproducteur des Gymnospermes.

conidiophore : filament dressé spécialisé dans la multiplication végétative des champignons.

conidiospore : spore exogène de la multiplication végétative des champignons.

Cormophytes : organismes possédant un cormus.

cormus : végétal possédant des feuilles et des tiges.

corolle : désigne l'ensemble des pétales.

corps de Golgi : organe cellulaire constitué de dictyosomes.

corpus : zone cellulaire du méristème apical caulinaire.

corymbe : inflorescence indéfinie dont l'insertion des fleurs est échelonnée de façon qu'elles soient disposées sur un même plan horizontal.

cotransporteur : élément du transport actif secondaire permettant le passage d'ions ou de molécules dans le sens contraire à celui des protons donc de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule.

cotylédon : partie de l'embryon, première feuille embryonnaire.

couche limite : interface végétal/air ambiant, réduisant l'évaporation.

coumarine : lactone insaturée, inhibitrice de la germination.

crêtes mitochondriales : replis de la membrane interne de la mitochondrie.

crustacé : qui s'incruste (s'emploie surtout chez les lichens).

Cryptogames : organismes n'ayant pas d'organe reproducteur bien apparent.

culture *in vitro* : méthode de culture de cellules, d'organes..., en milieu aseptique contrôlé.

cylindre central : partie interne de la racine, limitée par l'endoderme.

cyme : inflorescence à croissance définie de type sympodial.

cytokinèse : division cellulaire.

cytoplasme : phase interne de la cellule.

cytosol : l'ensemble cytosol et organites constitue le cytoplasme des cellules.

cytosquelette : éléments filamenteux du cytosol.

D

darwinisme : théorie de l'évolution décrite par Darwin et basée sur la sélection naturelle.

décidu(e) : adjectif qualifiant les forêts composées d'arbres à feuilles caduques : une forêt décidue.

dédifférenciation : retour d'une cellule différenciée à l'état méristématique.

déficit de pression : différence entre la pression de vapeur d'eau dans l'air et la pression saturante.

déisme : théorie philosophique qui voit dans un être suprême l'auteur de toute chose.

dénitrification : processus bactérien qui produit une désoxygénation des ions nitrates et la libération de l'azote gazeux.

desmotube : composant axial du plasmodesme assurant la continuité du réticulum endoplasmique entre deux cellules contiguës.

diacinèse : dernier stade de prophase 1 de la méiose : les chromosomes homologues condensés ne sont plus reliés que par leurs chiasmas.

diapause : ralentissement de l'activité biologique de l'embryon l'empêchant de germer.

diaspore : terme générique désignant un organe permettant la multiplication d'une plante, même par voie végétative.

dicaryon : association constituée dans une cellule par un noyau haploïde mâle et un noyau haploïde femelle sans fusion des deux.

dictyosome : ensemble des saccules discoïdes du corps de Golgi.

diffusion passive simple : passage des ions au travers des membranes.

digénétique : qualificatif d'un cycle de reproduction sexuée où interviennent deux types d'organismes se succédant dans le temps.

dioïque : se dit d'une plante chez laquelle les sexes sont portés par des individus différents.

diploïde : à $2n$ chromosomes.

diplophase : période diploïde du végétal.

division : regroupement taxonomique de toutes les Classes présentant des caractères distinctifs.

division équationnelle : deuxième division (mitose 2) de la méiose.

dormance : état dans lequel des graines ne germent pas malgré des conditions apparemment favorables pour la germination.

drupe : fruit charnu à endocarpe lignifié qui contient généralement une seule graine enfermée dans un noyau.

E

eau d'imbibition : eau des colloïdes.

eau de constitution : eau des molécules organiques.

eau libre : eau pouvant circuler dans les lacunes et les méats.

ébauche foliaire : apparition des premiers tissus de la feuille.

écaille : feuille modifiée des cônes de Gymnospermes.

écosystème : communauté d'organismes qui vivent en équilibre.

écotype : type moyen, stable, d'une espèce dans une aire géographique.

édaphique : qui se rapporte au sol.

éliciteur : molécules extérieures aux plantes déclenchant des réactions de défense.

embryon : provient du développement du zygote et s'ébauche dans la graine.

embryon adventif : modalité d'apomixie se caractérisant par le développement d'une cellule du nucelle ou des téguments ovulaires aboutissant à la formation d'un embryon et assurant la multiplication de l'espèce (dans le cas des cultures *in vitro*, l'origine de l'embryon adventif peut être toute cellule d'un explant ou d'un cal).

endémique : plante ne se trouvant qu'en un lieu.

endocarpe : épiderme interne du fruit.

endoderme : limite interne du cylindre central dans la racine.

endosperme : tissu issu de l'ovaire.

entomogamie : pollinisation après transfert du pollen jusqu'à la fleur par les insectes.

enveloppe nucléaire : double membrane délimitant le noyau.

épi : inflorescence indéfinie, avec des fleurs sessiles étroitement appliquées contre l'axe principal.

épicarpe : épiderme externe du fruit.

épiderme : couche cellulaire externe des tiges et des feuilles.

épigenèse : théorie qui veut que tous les êtres proviennent de germes vivants.

espèce : unité fondamentale de la systématique. Elle est constituée par des individus qui se ressemblent et sont interféconds.

étamine : feuille modifiée, organe mâle de la fleur portant les sacs polliniques contenant les grains de pollen.

ETM : évapotranspiration maximale.

ETP : évapotranspiration potentielle.

Eucaryotes : cellules ayant un vrai noyau.

Eudicotylédones : dicotylédones vraies, dans la classification de Chase, correspondent aux Angiospermes ayant trois pores ou plus dans les grains de pollen.

eugénisme : discipline visant à améliorer l'espèce humaine.

évaporation : phénomène physique de passage de l'eau de la forme liquide à la forme gazeuse.

évapotranspiration : ensemble constitué de la transpiration du végétal et de l'évaporation du sol.

évolution : transformation progressive et irréversible des populations animales et végétales.

évolutionnisme : théorie de la transformation des êtres vivants sous l'influence de la sélection naturelle.

exine : paroi externe épaisse et fortement ornementée des grains de pollen.

exsorption : sortie d'éléments des plantes vers le sol.

extrorse : étamine tournée vers le périanthe et libérant le pollen vers le périanthe.

F

famille : regroupement taxonomique de tous les genres présentant des caractères communs.

faisceau criblovasculaire : (faisceau libéro-ligneux) structure anatomique réunissant des cellules superposées de xylème et de phloème.

faux fruit : voir **pseudo-fruit**.

feuille : organe généralement aplati et chlorophyllien, porté sur les tiges, à croissance et à durée de vie limitées.

feuilles alternes : dénomination des feuilles insérées successivement à des niveaux différents le long d'une tige.

feuilles opposées : dénomination des feuilles insérées face à face sur une tige.

feuilles verticillées : dénomination des feuilles insérées au même niveau sur un axe.

filet : partie axiale de l'étamine portant à son extrémité supérieure l'anthère.

fixisme : théorie philosophique qui prône l'immobilisme des êtres vivants.

flagelle : filament plus ou moins sinueux assurant le déplacement des spermatozoïdes, des protozoaires et de certaines bactéries.

fleur : ensemble complexe de pièces protectrices (sépalés et pétales) et d'organes sexuels (androcée et gynécée).

fleur femelle : fleur n'ayant que le gynécée (fleur pistillée).

fleur mâle : fleur ne possédant que l'androcée (fleur staminée).

fleur pistillée : fleur uniquement femelle.

fleur staminée : fleur uniquement mâle.

foliacé : semblable à une feuille (s'emploie surtout chez les Thallophytes).

folioles : chez les feuilles composées, le limbe est fractionné en folioles.

follicule : fruit déhiscent à un carpelle et une fente unique.

force d'imbibition : force liée aux colloïdes hydrophiles.

force de capillarité : forces exercées par les surfaces des capillaires et d'autant plus fortes que le diamètre des capillaires est plus petit.

force osmotique : force créée par le déplacement des molécules d'eau depuis la solution la plus diluée vers la solution la plus concentrée au travers d'une membrane hémiperméable.

formation secondaire : tissu issu d'un cambium.

fruticuleux : semblable à un buisson (s'emploie pour désigner les lichens).

fruit : organe contenant des les graines et résultant de la transformation de l'ovaire après fécondation.

fruit charnu : fruit épais, juteux, ferme mais tendre.

fruit sec déhiscent : fruit s'ouvrant à maturité.

fruit sec indéhiscent : fruit sec ne s'ouvrant pas à maturité.

fruits polycarpés : fruits multiples produits à partir d'une fleur à plusieurs carpelles comme la mûre (roncier) ou la framboise.

fruits synanthocarpés : fruits composés, formés par la fusion des carpelles de plusieurs fleurs sur un réceptacle commun comme l'ananas, la figue ou la mûre des mûriers.

funicule : liaison entre la paroi du carpelle et l'ovule.

G

gamétange : organe produisant des gamètes, entouré d'une paroi cellulaire.

gamète : cellule haploïde assurant la reproduction sexuée.

gamétocyste : cellule dans laquelle se forment les gamètes.

gamétophyte : phase haploïde du cycle des végétaux.

gélatineux : qui a l'aspect d'une gelée (s'emploie surtout chez les lichens).

gemmule : partie de l'embryon située sur l'hypocotyle entre les deux cotylédons. Elle correspond au bourgeon apical de la tige principale.

génome : caractérise la garniture chromosomique gamétique d'une espèce diploïde. Il correspond au nombre chromosomique de base.

génotype : ensemble des éléments héréditaires reçu au moment de la fécondation des gamètes.

genre : groupe homogène d'espèces.

géophyte : plante dont les bourgeons sont protégés par la terre lors des périodes défavorables à la croissance.

géotropisme : orientation par rapport à l'action de la pesanteur.

gibbérelline : régulateur de croissance favorisant l'allongement cellulaire.

glycolyse : voie métabolique d'assimilation du glucose ayant pour produit le pyruvate et permettant la formation de deux molécules d'ATP.

glycoprotéine : chaîne polypeptidique, portant des chaînes glucidiques latérales.

glyoxysome : organite cellulaire qui assure la transformation des lipides en glucides.

gousse : fruit déhiscent à un carpelle et deux fentes.

grain de pollen : gamétophyte mâle n'ayant pas encore différencié les gamètes mâles.

graine : structure produite par les Spermatophytes, entourée d'une gaine protectrice. Elle contient l'embryon et des réserves.

graine à périsperme : graine chez laquelle le nucelle s'enrichit en totalité ou en partie de réserves.

graine albuminée : graine chez laquelle l'albumen constitue le tissu de réserve.

graine dormante : graines subissant une action l'empêchant de germer.

graine exalbuminée : graine chez laquelle l'albumen a été digéré. Les glucides ont migré vers les cotylédons pour former de l'amidon.

granum : ensemble de disques granaires d'un chloroplaste (pluriel grana).

grappe : type d'inflorescence monopodiale.

guttation : sortie d'eau sous forme liquide.

Gymnospermes : plantes à carpelle ouvert.

gynécée : verticille femelle de la fleur.

H

halophyte : plante adaptée aux milieux salés.

haploïde : cellule contenant n chromosomes.

haplophase : période haploïde du cycle de développement.

hémicellulose : polymère d'oses variés.

hémicryptophyte : plante ayant ses bourgeons au niveau du sol.

hémiparasite : parasite capable de synthèses à partir de molécules simples.

herbacée : qualité d'une tige tendre et flexible.

hermaphrodite : se dit d'une fleur possédant à la fois l'androcée et le gynécée.

hespéride : fruit simple charnu ; baie polysperme. Le péricarpe a l'aspect de cuir et est parsemé de poches à essence (tous les agrumes).

hétérosis : luxuriance végétative produite par l'hybridation de deux lignées pures.

hétérotrophe : individu se nourrissant de molécules organiques.

hétéroxylé : bois constitué de plusieurs types de vaisseaux : fibres, trachées, trachéïdes. C'est le cas des Angiospermes.

hétérozygote : se dit d'une plante pour laquelle les deux allèles d'un gène sont différents.

hile : point d'insertion du funicule sur l'ovule.

holoparasite : parasite ne possédant pas la photosynthèse.

halophyte : plante se développant dans un milieu contenant beaucoup de sels.

homoxylé : bois constitué uniquement d'un type de vaisseau. Généralement de trachéïdes chez les Gymnospermes.

homozygote : se dit quand les deux allèles d'un même gène sont de nature identique.

humidité relative : pourcentage d'eau dans l'air par rapport à la quantité saturante.

hyaloplasme : substance fondamentale du cytoplasme.

hybridation : réunion dans un même individu de deux génomes différents.

hybride : individu produit par la réunion de deux génomes différents.

hydrogamie : transport du pollen par l'eau.

hyphe : filament constitutif du thalle des champignons.

hypocotyle : partie de l'embryon appelée aussi tigelle, située entre la radicule et l'insertion des cotylédons, donne ultérieurement la tige principale. Porte à son extrémité supérieure les deux cotylédons.

I

inbreeding : perte de vigueur végétative par augmentation de l'homozygotie.

individu : nom donné à une plante dans le monde végétal et formant un tout.

inflorescence : ensemble de fleurs.

initium foliaire : premier stade de fonctionnement de l'anneau initial lors de l'apparition des feuilles.

intercinèse : période séparant la division réductionnelle de la division équatoriale de la méiose.

intergénérique : croisement entre deux espèces différentes.

interphase : phase entre deux mitoses, avec une duplication de l'ADN réaboutissant à des chromosomes composés de deux chromatides.

intine : paroi interne fine du grain de pollen.

intraspécifique : croisement entre deux variétés d'une même espèce.

introrse : étamine, à la fente de déhiscence située sur la face supérieure (opposé, extrorse).

isolement : condition interdisant l'échange de gènes entre les membres d'une même population.

isomorphe : se dit quand sporophyte et gamétophyte ont une morphologie identique.

L

lamelle moyenne : constituant de la paroi cellulaire assurant le lien entre des cellules voisines.

leghémoglobine : hémoprotéine présente dans les nodosités des *Fabaceae* lors des phénomènes de symbiose bactérienne.

liber : tissu secondaire centripète formé par le cambium libéro-ligneux.

lichen : organisme résultant de l'association d'un champignon et d'algues unicellulaires.

liège : tissu secondaire externe issu du cambium subéro-phéllodermique.

lignées pures : plantes homozygotes.

ligneuse : nature de la tige quand elle est dure et solide.

limbe : partie aplatie et verte de la feuille.

longistylée : fleur dont le style est nettement plus long que les étamines.

lysosome : organite cellulaire à membrane simple contenant des enzymes lytiques.

lytiques : se dit d'enzymes qui coupent les molécules.

M

macroéléments : éléments présents dans les plantes ou fournis aux plantes dans de fortes proportions.

méiose : divisions cellulaires permettant de passer de $2n$ chromosomes à n chromosomes dans la cellule.

membrane : couches lipo-protéiques délimitant les compartiments cellulaires.

membrane plasmique : membrane en périphérie de la cellule, appelée aussi plasmalemm.

mérèse : multiplication cellulaire.

méristème : tissu indifférencié assurant la production des organes nouveaux.

méristème apical : méristème se trouvant à l'extrémité d'une tige ou d'une racine donc à l'apex.

méristème caulinaire : méristème de la tige.

méristème médullaire : zone de l'apex caulinaire à l'origine des tissus intérieurs de la tige.

méristème racinaire : méristème de la racine.

méristèmes apicaux caulinaires : méristèmes à l'origine des parties aériennes.

méristèmes apicaux racinaires : méristèmes produisant l'appareil souterrain.

mésocarpe : tissu médian du fruit.

métaphase : phase de la mitose durant laquelle les chromosomes fissurés en 2 chromatides se positionnent au milieu de la cellule pour former la plaque équatoriale.

métaphase I : phase 2 de la première division de la méiose. Les chromosomes se placent sur la plaque équatoriale.

métaxylème : xylème différencié qui apparaît lorsque la croissance de l'organe est terminée.

micro-éléments : substances minérales absorbées par les plantes dans de très faibles quantités.

microfilaments : éléments de cytosol, constitués d'un assemblage d'actine et de protéines (ABP), le tout formant des doubles brins, torsadés en hélice.

micropropagation : technique de multiplication végétative en culture *in vitro*.

micropyle : orifice dans les téguments, au sommet d'un ovule, par lequel le tube pollinique accède au sac embryonnaire.

microspore : cellule diploïde à l'origine des grains de pollen.

microtubules : structures en forme de cylindre à l'intérieur de cytosol et constituées de tubulines et de protéines.

minéralisation : transformation de la matière organique en éléments minéraux.

mitochondrie : organite cellulaire qui est le centre de la respiration cellulaire.

mitose : division nucléaire suivie de la division cellulaire.

monogénétique : qualificatif d'un cycle de reproduction sexuée où n'intervient qu'un seul type d'organisme.

monoïque : se dit d'une plante aux fleurs unisexuées portées par un même pied.

monopodiale : caractérise un type de ramification, dans laquelle le fonctionnement du bourgeon terminal assure la croissance en longueur des tiges.

morphose = accommodat.

multiplication végétative : modalité d'apomixie se caractérisant par la production de bulbes, bulbilles, rhizomes, stolons... assurant la multiplication de l'espèce.

mutation : changement subit et aléatoire.

mutation chromosomique : changement dans la séquence des gènes d'un chromosome.

mutation génique : changement dans les séquences de nucléotides dans un gène.

mutation génomique : changement dans le nombre de chromosomes.

mycelium : ensemble des hyphes constituant le thalle des champignons.

mycorhize (mycorrhize) : association entre des éléments fongiques et les racines des plantes supérieures.

mycorhize ectotrophe : les filaments fongiques restent à l'extérieur de la racine et forment un manchon.

mycorhize endotrophe : les filaments fongiques pénètrent les cellules corticales de la racine. Il n'y a pas de manchon fongique externe.

myxamibe : spore haploïde de Myxomycète ayant perdu ses flagelles.

myxoflagellée : spore haploïde flagellée participant à la reproduction sexuée des myxomycètes.

myxomycète : organisme amiboïde et mobile caractérisé par des protoplastes végétatifs.

N

nastie : mouvements observés, consécutifs à un stimulus extérieur.

nématothalle : thalle filamenteux.

néodarwinisme : complément à la théorie de l'évolution de Darwin ou toute hérédité des caractères acquis est exclue.

nervure : bourrelet constitué des faisceaux criblo-vasculaires qui constituent la charpente du limbe de la feuille.

nervures palmées : divergent à partir d'un même point de la zone de contact entre le pétiole et le limbe.

nervures parallèles : parallèles les unes par rapport aux autres et parcourent tout le limbe. Caractéristique des feuilles des Monocotylédones.

nervures pennées : distribuées des deux cotés de l'axe commun auquel elles sont attachées (disposées comme les plumes d'une plume).

nitration : passage des nitrites aux nitrates.

nitrification : passage de l'ammonium au nitrate.

nitrosation : passage de l'ammonium au nitrite.

noyau : corps ovale, proéminent dans le cytoplasme, délimité par une membrane. Contient l'information génétique.

noyau : endocarpe lignifié des drupes.

noyaux accessoires : autre dénomination des noyaux polaires.

noyaux polaires : deux noyaux centraux situés à l'intérieur du sac embryonnaire des Angiospermes. Après fusion avec un gamète mâle, il y a formation du tissu nourricier ($3n$) : l'albumen.

noyaux secondaires : autre dénomination des noyaux polaires.

nucelle : tissu de l'ovule équivalent au sporange femelle.

nucléole : corps dense à l'intérieur du noyau qui est le siège de la transcription des ARNr qui entrent dans la fabrication des ribosomes.

nucléoplasme : élément du noyau structuré comme le cytoplasme.

nucule : fruit simple, sec, indéhiscant, à une ou deux graines, dont le péricarpe porte une excroissance en forme d'aile qui facilite la dispersion par le vent. Noisette, gland du chêne, châtaigne

O

œuf : cellule unique diploïde résultant de la fusion des gamètes.

oligo-éléments : éléments présents dans les plantes ou fournis aux plantes à l'état de traces.

oligophage : parasite à hôte unique.

ombelle : inflorescence à croissance indéfinie de type grappe, dont toutes les fleurs sont attachées au même point sur le pédoncule.

oogame : individu chez lequel les gamètes sont de taille et de mobilité différentes.

oogamie : caractérise une fécondation dans laquelle les gamètes mâles et femelles sont de taille et de mobilité différentes.

oosphère : gamète femelle immobile situé à l'intérieur de l'archégone.

ordre : regroupement taxonomique de toutes les familles présentant des caractères communs distinctifs.

organite : élément interne au cytoplasme et délimité par une membrane.

ostiole : lumière entre les deux cellules stomatiques.

ovaire : ensemble des carpelles.

ovaire infère : ovaire invaginé dans le réceptacle floral de telle manière que le périanthe semble attaché à sa partie supérieure.

ovaire semi-infère : ovaire en partie invaginé dans le réceptacle floral de telle manière que le périanthe semble attaché à mi-hauteur.

ovaire supère : situé au-dessus du réceptacle floral et de l'insertion du périanthe.

ovule : macrosporange femelle contenu dans l'ovaire des Angiospermes.

ovule anatrope : ovule courbé de telle sorte que le micropyle (sommet) et le hile (base) soient situés l'un à côté de l'autre.

ovule campylotrope : ovule dont un côté s'est développé plus rapidement que l'autre amenant le micropyle près du hile.

ovule orthotrope : ovule droit dont le micropyle et le hile restent situés aux deux extrémités de l'axe du funicule.

P

paléontologie : science qui étudie les fossiles.

papilionacée : se dit de la fleur irrégulière (zygomorphe) des *Fabaceae*.

parasitaire : qualificatif du mode de vie d'un parasite.

parasitisme : relation entre deux organismes, au profit de l'un, le parasite, et aux dépens de l'autre, l'hôte.

parenchyme cortical : tissu composé de grandes cellules polyédriques, situé au niveau du cortex.

parenchyme lacuneux : parenchyme foliaire ou racinaire, aux cellules irrégulières peu jointives.

parenchyme médullaire : parenchyme du cylindre central de la racine.

parenchyme palissadique : parenchyme foliaire aux cellules allongées et chlorophylliennes.

paroi : zone épaisse opaque à la périphérie de la cellule.

paroi cellulaire : paroi cellulaire déposée dans certaines cellules sur la paroi primaire après que cette dernière ait cessé d'augmenter de surface.

paroi primaire : première couche de la paroi composée essentiellement de cellulose et formée durant l'expansion cellulaire.

paroi secondaire : constituant de la paroi cellulaire directement en contact avec le plasma-lemme.

parthénocarpie : développement d'un fruit à partir d'un ovaire non fécondé.

pectine : polysaccharide acide.

pédicelle : dernier axe portant la fleur dans les inflorescences, fleur pédicellée.

pédoncule : rameau portant une fleur ou une inflorescence.

PEPcase : phosphoénol-pyruvate-carboxylase.

péponide : fruit simple charnu. Baie énorme à enveloppe coriace (citrouille, concombre, courge, melon, pastèque).

périanthe : ensemble des enveloppes (le plus souvent calice et corolle) entourant les organes sexuels de la fleur.

péricarpe : endocarpe, épicarpe plus mésocarpe.

péricline (division péricline) : mitose chez lesquelles les cloisons sont parallèles à la surface.

péricyle : couche cellulaire du cylindre central.

périderme : ensemble des tissus secondaires issus du fonctionnement du cambium subéro-phellodermique.

périsperme : tissu de réserve contenu dans la graine et provenant du nucelle, c'est donc un tissu diploïde d'origine maternelle.

perméase : protéine des membranes permettant le transport membranaire.

peroxysomes : organites cellulaires, siège des principales étapes de la photorespiration.

persistante : se dit d'une feuille qui vit plusieurs années.

pétale : pièce unitaire de la corolle d'une fleur située à l'intérieur du périanthe.

pétiole : partie de la feuille entre la tige et le limbe.

Phanérogames : plantes possédant des fleurs.

phanérophYTE : plante visible toute l'année.

phelloderme : tissu secondaire interne issu du cambium subéro-phellodermique.

phénotype : ensemble des caractères apparents.

phialide : cellule spécialisée produisant les conidiospores.

phloème : tissu conducteur constitué de petites cellules vivantes.

photopériode : durée alternative du jour et de la nuit.

photorespiration : fixation de l'oxygène sur la ribulose diphosphate par la RubisCo avec production de CO₂, et ce durant la photosynthèse.

photosynthèse : processus essentiel permettant la synthèse de molécules organiques grâce à la lumière.

phototropisme : orientation par rapport à une source lumineuse.

phyllotaxie : ordonnancement des feuilles sur la tige.

phylum : terme équivalent à embranchement. Terme rarement utilisé en botanique car non reconnu par le code international de nomenclature.

phytoalexines : métabolites secondaires qui, absents normalement dans la cellule, s'accumulent au voisinage des sites d'infection en présentant de très fortes activités antimicrobiennes.

phytochrome : pigment bleu-vert se présentant sous deux formes interchangeables Pr et P_{ri} et activant des gènes de la croissance et du développement des plantes.

phytomère : ensemble constituée d'un axe (ou entre-nœud) une ou plusieurs feuilles et un bourgeon axillaire

pigments : substances colorées à l'intérieur des cellules.

pili : permet l'agglutination des cellules bactériennes en début de conjugaison.

piridon : fruit intermédiaire entre la baie et la drupe. La moyenne partie du fruit provient du réceptacle floral.

pistil : partie femelle de la fleur, constituée des carpelles (dont l'ensemble forme l'ovaire) surmontés du style et des stigmates.

placentation : disposition des ovules dans l'ovaire.

plante annuelle : plante qui germe, se développe, se reproduit et meurt en une année.

plante bisannuelle : plante ayant besoin de deux années pour effectuer son cycle complet.

plante nitrophile : plante poussant dans des terrains riches en composés azotés.

plante pérenne : plante se développant plusieurs années.

plantule : embryon arrivé au terme de son développement dans la graine. Par extension, dans le cas de multiplication végétative, c'est la petite plante produite par un organe spécialisée, prête à se développer.

plaque équatoriale : disposition des chromosomes en métaphase de la mitose.

plasmalemm : membrane qui délimite le cytoplasme du côté extérieur de la cellule.

plasmide : molécule d'ADN circulaire extrachromosomique.

plasmode : dénomination particulière à l'appareil végétatif des Myxomycètes.

plasmodesme : structure de base assurant la communication intercellulaire.

plasmogamie : fusion des cytoplasmes.

plaste : nom générique pour les organites cellulaires contenant de la chlorophylle, ou d'autres pigments ainsi que de l'amidon.

poil absorbant : cellule particulière à la périphérie subterminale des racines assurant l'absorption de l'eau et des sels minéraux indispensables à la vie de la plante.

point de fanaison : moment où l'eau dans le sol n'est plus disponible pour les plantes.

pollen : gamétophyte mâle formé dans les anthères des étamines produisant des gamètes mâles.

pollinisation : transport du pollen d'une anthère jusqu'au stigmate des Angiospermes.

polyembryonie : développement de plus d'un embryon dans une seule graine.

polyphage : se dit d'une plante parasite susceptible de parasiter plusieurs types d'hôtes.

polyploïde : se dit d'une plante ayant plus de deux ensembles complets de chromosomes par cellule.

ponctuation : perforation des tissus conducteurs.

ponctuation aérolée : ponctuation des trachéïdes de Gymnospermes.

pore nucléaire : communication entre le noyau et le réticulum endoplasmique.

port : aspect extérieur d'une plante.

potentiel hydrique = pression osmotique.

poussée radiculaire : pression permettant à l'eau de monter dans le végétal par les vaisseaux de xylème.

Pr : forme inactive du phytochrome absorbant la lumière à 660 nanomètres.

Prl : forme active du phytochrome absorbant la lumière à 730 nanomètres.

pression osmotique : force créée entre deux solutés séparés par une membrane semi-perméable.

procaryote : organisme unicellulaire, primitif de petite taille dépourvu de noyau distinct.

producteur primaire : organisme autotrophe.

proméristème sporogène : correspond à la tunica 2 de l'apex caulinaire à l'origine des pièces florales reproductrices.

prophase : première phase de la mitose.

prophase 1 : première phase de la méiose.

proplaste : organe cellulaire à l'origine des chloroplastes et des amyloplast.

protandrie : caractéristique d'une fleur hermaphrodite dont les étamines sont mûres avant le pistil.

protéines de défense Pr : molécules produites lors de l'agression par un pathogène. Certaines ont une activité enzymatique identique à la β -1,3-glucanase, ou à la chitinase, elles dégradent alors la paroi des champignons. D'autres protéines PR peuvent inhiber des protéases ou des polygalacturonases microbiennes, au pouvoir pathogène important. Elles désarment ainsi les agresseurs.

prothalle : gamétophyte d'une plante vasculaire. Dans le cycle biologique d'une plante, portion de l'individu provenant de la germination d'une spore et portant les organes sexuels.

protiste : être unicellulaire vivant dans l'eau. Eucaryote.

protonema (pluriel : protonemata) : filaments cellulaires au sol reliant les tiges feuillées des Bryophytes.

protoxylème : premier xylème formé.

pseudo-fruit : fruit provenant du développement du réceptacle qui porte les carpelles.

Ptéridophytes : embranchement du règne végétal regroupant essentiellement les fougères, les prêles et les sélaginelles.

pyxide : fruit simple déhiscent sec ayant deux carpelles ou plus, qui se séparent de différentes façons à maturité : souvent le long des marges des carpelles, ou par une fente transversale ce qui délimite une sorte de couvercle qui se soulève à maturité, ou encore par des pores (Amarante).

Q/R

quiescent : zone méristématique, avec peu de divisions cellulaires.

racémeuse : qualifie une inflorescence monopodiale (grappe).

racinaire : de la racine.

racine adventive : racine apparaissant le long d'une tige souterraine ou aérienne.

racines aériennes : racines qui pendent dans l'air avant d'atteindre, le plus souvent, le sol.

racine aplatie : se dit des racines présentant une symétrie bilatérale et non plus axiale (cas des racines d'orchidées aériennes).

racine crampon : racine assurant la fixation de la plante.

radicule : partie de l'embryon à l'origine des racines.

rameau : tige secondaire. Désigne souvent une petite branche d'arbre.

ramification : tige issue d'un bourgeon axillaire.

réceptacle : sommet élargi de l'axe floral sur lequel s'insèrent les verticilles floraux.

rénoforme : en forme de rein, s'emploie pour les cellules stomatiques.

reproduction sexuée : obtention d'un nouvel individu impliquant l'union de gamètes.

respiration : fixation d'oxygène et dégagement de CO₂.

réticulum endoplasmique : réseau de structures tubulaires ramifiées à l'intérieur du cytosol et limité par une membrane unique. Il y a le réticulum endoplasmique rugueux couvert de ribosomes et le réticulum endoplasmique lisse dépourvu de ribosomes.

RFU : réserve en eau facilement utilisable.

rhizoderme : assise superficielle de cellules de la racine.

rhizoïde : système de fixation des mousses au sol s'apparentant aux racines.

rhizome : tige souterraine horizontale, émettant des racines et des rameaux aériens.

Rhizophytes : plantes ayant des racines : regroupent les Ptéridophytes, les Préspermaphytes et les Spermaphytes.

rhizosphère : zone à la périphérie des racines dans laquelle se développent des micro-organismes.

rhytidome : écorce ; terme technique désignant le périoderme et les tissus rejetés par celui-ci.

ribosome : ensemble d'ARN et de protéines ayant un grand rôle dans la synthèse des protéines à la surface du réticulum endoplasmique.

RU : réserve utilisable.

RubisCo : ribulose-biphosphate carboxylase.

rudérale : plante de décombres.

S

sac embryonnaire : gamétophyte femelle des Angiospermes, constitué de six cellules haploïdes (l'oosphère, les deux synergides et les trois antipodes) et de deux noyaux polaires.

sac pollinique : constituant de l'étamine, contient les grains de pollen.

samare : fruit simple, indéhiscent sec à une seule graine, dont le péricarpe est de consistance membraneuse ; la graine unique est attachée au péricarpe seulement par sa base (érable, orme, frêne).

saprophyte : se dit d'un organisme se nourrissant de matières organiques en décomposition.

schizocarpe : fruit simple indéhiscent sec provenant d'ovaires à carpelles soudés dont chaque loge se transforme en un akène qui, à maturité, se sépare en loges monospermes. Familles des *Asteraceae*, *Rubiaceae*, *Lamiaceae*, *Borraginaceae*, *Malvaceae*.

scélérophyte : plante ayant des feuilles épaisses et dures.

sélection naturelle : tri des phénotypes adaptés aux facteurs du milieu ; cause de toute évolution pour Darwin.

- semence** : terme usuel désignant l'organe permettant la multiplication d'une plante, même par voie végétative.
- sépale** : pièce florale du calice, la plus externe ressemblant à une feuille.
- sessile** : se dit d'un organe dépourvu d'un support ou d'un pédoncule.
- sève brute** : mélange d'eau et de sels minéraux circulant des racines vers les feuilles. Emprunte les vaisseaux du xylème.
- sève élaborée** : mélange d'eau et de molécules organiques circulant des feuilles vers les racines. Emprunte les cellules du phloème.
- silicicole** : plante fuyant les sols calcaires.
- silique** : fruit sec déhiscent au moins trois fois plus long que large, formé de deux valves séparées par une cloison portant les graines. À la déhiscence, les valves se séparent à partir de la base.
- siphonogamie** : type de fécondation par déversement du contenu cellulaire dans une autre cellule.
- somatique** : qui affecte les cellules non sexuelles.
- sore** : ensemble de sporanges sur la face inférieure des frondes de fougère.
- spéciation** : apparition d'espèces nouvelles à partir d'espèces antérieures.
- Spermaphytes** (ou Spermatophytes) : plantes produisant des graines. Regroupent les Gymnospermes et les Angiospermes.
- spermatozoïde** : gamète mâle flagellé.
- sporange** : organe producteur de spores et ayant une paroi pluricellulaire.
- sporocyste** : enveloppe de la cellule mère qui, par divisions successives, a donné des spores qui sont libérées dans le milieu.
- sporogone** : sporophyte parasitant le gamétophyte des Bryophytes.
- sporophyte** : phase diploïde asexuée du cycle biologique d'une plante.
- squamuleux** : semblable à des écailles (s'emploie surtout chez les lichens).
- stade diplotène** de la méiose : les chromosomes s'écartent.
- stade leptotène** de la méiose : les deux chromatides s'individualisent.
- stade pachytène** de la méiose : les chromosomes se condensent.
- stade zygotène** de la méiose : les chromatides s'apparient.
- stèle** : ensemble des tissus conducteurs primaires.
- stérigmate** : appendice cellulaire reliant la basidiospore à la baside.
- stigmate** : partie extrême du pistil terminant le style. C'est sur les stigmates que germent les grains de pollen.
- stipules** : appendices de la feuille, plus ou moins développés verts ou membraneux.
- stolon** : tige rampante courant sur le sol et produisant à son extrémité des rosettes de feuilles qui seront à l'origine d'une nouvelle plante (fraisier).
- stomate** : ouverture de l'épiderme des feuilles et des tiges qui favorisent les échanges gazeux.
- stroma** : intérieur de la mitochondrie ou du chloroplaste.
- style** : partie du pistil entre l'ovaire et les stigmates au sommet.
- subérine** : constituant imperméable des cellules de liège.

succulence : accumulation d'eau dans les tissus.

symbiose : relation équilibrée entre partenaires.

sympodiale : type de ramification où le bourgeon terminal de la tige avorte et est relayé par un bourgeon axillaire qui se redresse.

synergides : les deux cellules du sac embryonnaire, et entourant souvent l'oosphère.

système de transport actif primaire : système membranaire correspondant à l'ATPase-pompe à protons, avec sortie des protons vers l'extérieur de la membrane.

système de transport actif secondaire : système membranaire correspondant à l'ATPase-pompe à protons correspondant à l'ATPase-pompe à protons plus un canal ou un transporteur rejetant l'ion ou la molécule vers l'extérieur de la membrane, ou un cotransporteur permettant l'entrée d'un ion ou d'une molécule à l'intérieur de la cellule

T

taxon : unité occupant un rang défini dans la classification (pluriel taxa).

taxonomie : science de la classification des taxons.

tégument : tissu protecteur de l'ovule.

télophase 1 : phase 4 de la première division de la méiose. Délimitation des noyaux haploïdes.

tépale : pétales et sépales identiques.

tétraspore : cellule haploïde à l'issue de la méiose.

thalle : appareil végétatif des Thallophytes.

Thallophytes : ancienne partie des végétaux comprenant les algues et les champignons. Plante n'ayant ni tige, ni feuille, ni racine.

thérophyte : plante annuelle à cycle court et à développement rapide.

thylacoïde : disque granulaire dans les chloroplastes (s'écrit aussi dans les versions anciennes thylakoïdes).

tige : organe allongé portant les feuilles et les fleurs.

tigelle : première tige dans l'embryon.

tissu : ensemble organisé de cellules formant une entité à fonction et structure bien déterminée.

tissus primaires : ensemble des tissus produits directement par les méristèmes primaires.

tissus secondaires : tissus produits par un cambium ou une assise génératrice.

tonoplaste : membrane qui isole la vacuole du cytoplasme.

totipotence : propriété fondamentale des cellules végétales qui leur permet de se différencier puis de se redifférencier.

trachée : vaisseau du xylème constitué de cellules mortes.

trachéide : vaisseau du xylème plus courte que les trachées et doté d'une paroi transversale.

Trachéophytes : ensemble des végétaux pourvus de tissus conducteurs lignifiés (Ptéridophytes, Préspermaphytes et Spermatophytes).

transduction : intégration par un bactériophage d'une partie du patrimoine génétique de la bactérie.

transformation : chez les bactéries c'est un échange génétique entre une bactérie et de l'ADN bicaténaire exogène.

transformisme : théorie qui considère que les êtres vivants changent au cours des temps.

transpiration : sortie d'eau, avec changement d'état de liquide à gazeux, régulée par l'ouverture et la fermeture des stomates.

transpiration cuticulaire : sortie d'eau sous forme de vapeur au niveau de la cuticule.

transpiration stomatique : sortie d'eau sous forme de vapeur au niveau des stomates.

transport facilité : transport d'ions effectué grâce aux protéines membranaires.

transporteur : élément du transport actif secondaire permettant le passage d'ions ou de molécules dans le même sens que les protons, donc de l'intérieur vers l'extérieur de la cellule.

triploïde : génome triple.

trisomie : triplement d'un chromosome.

trophique : relation nutritive.

tube criblé : élément du phloème où circule la sève élaborée.

tube pollinique : excroissance du grain de pollen, apparaissant au moment de sa germination ; traverse les tissus du style et achemine les gamètes mâles dans l'ovule.

tubercule : renflement souterrain d'une tige, accumulant des réserves.

tunica : couche cellulaire du méristème apical caulinaire.

U-V

unisexuée : fleur ne portant qu'un seul sexe : androcée ou gynécée.

vacuole : partie de la cellule végétale, située au centre et contenant essentiellement des substances en solution.

vaisseau du xylème : élément du xylème constitué de cellules mortes.

variété : sous-ensemble homogène d'une espèce aux caractères morphologiques particuliers.

velamen : tissu végétal constituant une gaine de cellules mortes recouvrant les racines des orchidées épiphytes et dont la fonction consiste à absorber l'eau.

vernalisation : aptitude à fleurir déclenchée par le froid.

verticille : groupe de feuilles, de sépales, de pétales ou de carpelles insérés en cercle autour d'un axe.

vésicule golgienne : petit sac situé en périphérie du dictyosome.

vrai fruit : fruit qui provient uniquement du développement de l'ovaire.

X-Z

xylème : tissu conducteur de la sève brute.

zone latérale : zone cellulaire du méristème apical caulinaire à l'origine des feuilles.

zoochorie : dissémination des graines (ou des fruits) par les animaux.

zoogamie : mode de pollinisation avec transport du pollen par les animaux.

zoospore : spore produite asexuellement, flagellée, capable de se mouvoir dans l'eau.

zygomorphe : qualifie une fleur irrégulière à symétrie bilatérale.

zygote = œuf : cellule diploïde résultant de la fécondation de deux gamètes ou de deux cellules haploïdes.

INDEX

A

- acacia 226
- acaule 14
- accommodat 241
- Aceraceae* 163, 201
- acide abscissique 214, 260
- Adoxaceae* 143
- agamospermie 153, 155
- agaric champêtre 12, 130
- Agavaceae* 207
- agent mutagène 251
- Agrobacterium* 269
 - tumefaciens* 267
- aïl 250
- akène 35, 40
- albédo 170
- albumen 32, 149
- algues 40
 - rouges 126
- allogamie 146, 240, 252
- allopolyploidie 258
- amande 37
- Amaryllidaceae* 212, 246
- ambrosie 25
- amidon 88
- ammonification 237
- amyloplaste 88
- amylose 72
- Anacardiaceae* 156
- analogie 22
- anaphase 82, 122
- Anatideae* 247
- androcée 24
- androgenèse 265
- anémogamie 146
- Angiospermes 10, 31, 56, 57, 62, 67, 110, 115, 117, 142, 149
- anthère 145
- anthéridie 132, 135
- anthèse 145
- antipode 143
- apex 99
- Apiaceae* 48, 206, 214
- Apocynaceae* 221
- apomixie 153
- apoplasme 91
- apoptose 230
- appareil nucléaire 73
- aquaporine 164
- Aquifoliaceae* 108
- Arabidopsis thaliana* 79, 102, 152
- arbre de Judée 163
- archégone 55, 132, 133, 135, 144
- Archégoniates 55, 121, 133
- archéthalle 41
- Archrochaetum* 126
- Arcimboldo 205
- Arecaceae* 48
- Aristote 4, 8
- ascospore 129
- asque 43, 129
- assimilat 202
- assise subéro-phéllodermique 110
- Asteraceae* 25, 40, 48, 216, 217, 221, 222, 231, 247
- Astérales 60
- ATP-synthase 197
- aulne 57
- autogamie 146, 240, 252
- autotrophie 4, 158, 233
- auxèse 260
- auxine 260

Index

avoine 250
azote 236
Azotobacter 238

B

baie 36, 39
baside 130
basidiomycète 130
basidiospore 130
bégonia 28, 31
betterave 175, 219, 266
 sucrière 250
Betulaceae 163, 228
biodiversité 248
biomasse 232
biosphère 231
biotope 241
bipartition 73
Blastocladiaceae 128
blastomère 149
blé 23, 31, 33, 81, 151, 172, 173, 174, 218,
249, 250, 256
bois 110, 113
 hétéroxylé 115
 homoxylé 115
Borraginaceae 40
bouleau 20, 115, 163
bourgeon
 axillaire 13, 16, 19
 terminal 13, 16
Boussingault 4
bractée 24, 140
Brassicaceae 48, 147, 149, 213, 222
brévistylée 146
Brunfels 45
bruyère 210, 222
bryonne 28
Bryophytes 110, 132
Buffon 4
bulbe 15
bulbille 153
bulk-méthod 256

C

cacao 250
calice 24
Cambaridae 247

cambium 110
campanule 146
canal 78
canche 219
canne à sucre 188, 250
capacité
 biogénique limite 234
 de rétention maximale 159
capillarité 159
capitule 30, 142
Caprifoliaceae 144
capsule 35, 39, 73
carcophore 12
carotte 23, 250
carpelle 26, 27, 143
carpophore 42
caryogamie 239
Caryophyllaceae 153, 168, 264
caryopse 35, 40
Casuarinaceae 228
cellule
 généralive 145
 végétative 145
cellulose 92
cénocytique 42, 138
centromère 82
Cervidae 247
Cesalpiaceae 163
chaméphyte 207
champignon 40, 42, 93
 saprophyte 57
chanvre 81
Characeae 178
châtaignier 17, 19
chélat 177
chêne 17, 20, 22, 35
Chenopodiaceae 219, 221, 247
chiasma 122
chitine 93, 127
chlamydomonas 125
Chlorophyceae 124, 125
chloroplaste 70, 87
chou 126, 250
chromatide 80
chromatine 79
chromoplaste 88
chromosome 80

chrysanthème 99, 144, 217
Chrysomelidae 257
citron 156
cladome 41
cladothalle 41
classification
 de Linné 52
 de Takhtajan 60
 de Tournefort 51
 naturelle de Jussieu 53
 phylogénétique 51, 54
Clavicipitaceae 42
cloisonné 42
clone 153
Clusiaceae 48
cocotier 106
Codex Lutetianus 45
codium 125
coiffe 103
colza 175
Commelina communis 169
Commelinaceae 169
Composées 46
Compositae 48
concombre 250
conduction vasculaire 165
conidiophore 154, 155
conidiospore 155
conjugaison 74
Convallariaceae 62, 212
Convolvulaceae 168
Coriariaceae 228
Cormophytes 12, 23, 55, 110, 115, 131, 132
cormus 12
corolle 24
corps de Golgi 71
corpus 100
Corticaceae 74
corymbe 30
coton 250
cotonnier 216
cotylédon 13, 31, 138, 151
couche limite 170
coumarine 209
courgette 250
Crassulaceae 89, 221

cresson 213
crête mitochondriale 86
Cruciferae 48
Cryptogames 56
Cucurbitaceae 201, 202
culture biologique 4
culture *in vitro* 252, 259, 261
Cupressaceae 17
Cyanophyceae 238
Cycadaceae 136
cycas 136
cycle
 de Krebs 193
 de l'azote 237
 digénétique 124
cylindre central 107
cyme 31
cynorrhodon 37
Cyperaceae 30
cytokinèse 81
cytokinine 260, 262
cytoplasme 70, 72
cytosol 70, 83
cytosome 89
cytosquelette 83

D

Dahlgren 61
Darwin 9
darwinisme 9
datura 270
de Vries 253
dédifférenciation 104
déficit de pression 162
déisme 8
délesséria 41
Dematiaceae 256
dénitrification 238
Descartes 5
desmotube 84
diacinèse 122
diapause 207
diaspore 156, 205
dicaryon 129
Dicotylédones 46, 64, 105, 109, 143, 150
dictyosome 85

Index

différenciation
centrifuge 108
centripète 108
diffusion simple 76
digénétique 121, 125
digitale 222
dioïque 26, 124, 132, 146
Dioscoride 45
diploïdie 80, 120
diplophase 120
division
anticline 100
équationnelle 122
péricline 100
dominance apicale 263
dormance 208, 211
Dreissenidae 247
drosophyllum 214
Droseraceae 214
drupe 37, 39

E

eau
d'imbibition 161
de constitution 160
libre 161
ébauche foliaire 101
écaille 140
écosystème 231, 248
écotype 242, 243
édaphique 159
Eleagnaceae 228
éliciteur 228
élodée 154
embryon 31
adventif 153
endocarpe 34
endosperme 138, 140
entomogamie 146
enveloppe nucléaire 79
épi 29
épicarpe 34
épiderme 108, 109
érable 20, 163
Ericaceae 210, 222
Erysiphaceae 257
Escherichia coli 267

escourgeon 257
espèce 46
étamine 24, 136, 140
extrorse 26
introrse 26
éthylène 260
eucalyptus 226
Eucaryotes 54
Eudicotylédones 64
euglène 41
évaporation 170
évapotranspiration 172
évolutionnisme 9
exine 145

F

Fabaceae 48, 168, 213, 220, 222, 226, 231
Fabales 60
Fagaceae 17, 207
faisceau criblovasculaire 108
FAO (*Food and Agriculture Organisation*) 172
feuille
alterne 21
caduque 21
opposée 21
persistante 21
verticillée 21
Feulgen 80
féverole 250
figuier 38
filet 24
flagelle 73
fleur
actinomorphe 25
asymétrique 25
hermaphrodite 26
pédicellée 29
pistillée 26
sessile 29
staminée 26
unisexuée 26
zygomorphe 25
foliole 20
follicule 35, 39
forêt décidue 21
formation secondaire 110
forsythia 163

fougère 222
Fragaricaceae 130
 fraisier 15, 37
 framboisier 23
 frêne 35, 202
 fruit 34
 charnu 36
 composé 38
 sec
 déhiscent 35
 indéhiscent 35
 Fuchs 45
 funicule 26

G

gamétange 55, 132
 gamétocyste 55, 124
 gamétophyte 120
 Gautheret 4
 gemmule 31, 95, 151
 genêt 220, 222
 génome 240
 génotype 239
 géophyte 207
 géotropisme 22
Geraniaceae 274
 géranium 53
 gerbéra 266
 germination 212
Gesneriaceae 264
 gibbérelline 260, 261
 giroflée 23
 glycolle 200
 glycolyse 191
 glycoprotéine 92
 glycosinolate 250
 Gorenflot 4
 gousse 35, 39
 grain de pollen 136, 140, 145
 graine 31, 141
 à périsperme 32
 albuminée 32
 exalbuminée 32
Gramineae 48
 Graminées 30
 grana 88

grappe 29
 gui 214, 223, 224
 guttation 162
Guttifereae 48
 Gymnospermes 10, 56, 57, 105, 115, 117, 144, 152
 gynécée 24
 gynogenèse 266

H

Haberland 259
 Haeckel 54
 halophyte 222
 haplo-diplophasique 126
 haploïdie 80, 120, 126, 264
 haplophase 120
 haricot 22, 32, 33, 250
 hellébore 35, 210
 hémicellulose 92
 hémicryptophyte 207
 herbacée 14
 herbier 54
 hermaphrodite 142, 146
 hespéride 39
 hétérosis 254
 hétérotrophe 126, 158, 233
 hétérozygote 253
 hêtre 18
 hile 26
Hippocastanaceae 163
 holoparasite 224
 homologie 22
 homozygote 244
 Hooke 4
 humidité relative 162
Hyacinthaceae 212
 hyaloplasme 72
 hybridation 243
 hybride 244, 254
 hydrogamie 146
 hyphe 42, 127
 hypocotyle 151
Hypolepidaceae 222

I

ibicella 214
 imbibition 159

Index

inbreeding 254
inflorescence 29
 monopodiale 29
 racémeuse 29
 sympodiale 31
initium foliaire 101
intercinèse 122
intergénérique 258
interphase 82
intine 145
intraspécifique 258
isolement 243
isomorphe 125

J

jacinthe 212
joubarbe 221
Juglandaceae 209
Jussieu 46, 53

K

kennedia 213
Krebs 193

L

Labiataeae 48
laitue 127, 172, 250, 253, 266
Lamarck 3, 9
lamelle moyenne 91
Lamiaceae 40, 48
Lamiacées 46
Lamiales 60
laminaire 13
lampourde 217
Lavoisier 4
legghémoglobine 226
Légumineuses 46
Leguminoseae 48
lentille 250
liber 110, 113
lichen 40, 43
liège 110, 113
lierre 20, 31
lignée pure 254
lilas 210, 216
Liliaceae 109, 156, 212
limbe 20

lin 250
Linné 4, 45, 49
lis 156
loi de l'hérédité des caractères acquis 9
longistylée 146
Loranthaceae 214, 223
lupin 250
luzerne 250
lychnis 28
lysosome 71, 89

M

macroélément 173, 175
Magnoliales 60
maïs 159, 188, 213, 250, 253
Malvaceae 40, 216, 231
manguier 156
manioc 250
marronnier 20, 163, 211
méiose 120
melon 216, 250
membrane plasmique 72, 74
mèrese 81
méristème
 apical 99, 102
 caulinaire 99
 floral 102
 médullaire 100
 primaire 95
mésocarpe 34
métaphase 82, 122
métaphloème 108
métaxylème 108
microfilament 83
micropropagation 264
micropyle 26, 32, 138, 140
microtubule 82, 83
Mimosaceae 168, 226
minéralisation 237
mitochondrie 71
mitose 81
Monocotylédones 46, 64, 105, 109, 110, 143, 151
monogénétique 121
monoïque 26
mouron 222
 d'eau 241

moutarde 35
 muguet 212
 multiplication végétative 120, 153
 mutation 243
 somatique 252
 mycélium 12, 42, 127
 mycorhize 225
Myocastoridae 247
Myricaceae 228
Myrtaceae 226
 myxamibe 126
 myxoflagellé 126
 myxomycètes 126

N

narcisse 212, 246
 nard 219
Nectriaceae 74
 nématothalle 41
 nénuphar 32, 81
 néo-darwinisme 9
 nervure 20
Nitella 178
 nitrate 238
 nitration 237
 nitrification 237
 nitrosation 237
 noisetier 14, 29
 nomenclature binaire 49
 noyau 37, 70
 accessoire 143
 polaire 143
 secondaire 143
 noyer 27
 nucelle 26, 27, 138, 140
 nucléole 79
 nucléoplasme 79
 nucule 40
Nyctaginaceae 168

O

œillet 264
 OGM 266
 oïdium 257
 oignon 250
Oleaceae 163, 210
 oligo-élément 173, 175

oligophage 225
 ombelle 30
 Ombellifères 46
Onagraceae 143
 oogamie 133, 135
 oosphère 55, 132, 143
 orange 37
 orchidée 34, 87
 organite 70, 85
 orge 33, 213, 250
 orme 20
 osmonde royale 222
 osmotique 159
Osmundaceae 222
 ostiole 166
 ovaire 24, 26
 infère 26
 semi-infère 26
 supère 26
 ovule 24, 26, 140
 anatrophe 27
 campylotrope 28
 orthotrope 27
Oxalidaceae 168
 oyat 220

P

paléontologie 51
 Palissy (Bernard de) 4
Palmaceae 106
Palmeae 48
 palmier 31
 papilionacée 142
 parasitaire 126
 parasitisme 223
 parenchyme
 cortical 106, 108
 lacuneux 109
 médullaire 107
 palissadique 109
 paroi
 cellulaire 70
 primaire 91, 92
 secondaire 91
 pas d'âne 222
 passage de la vie aquatique à la vie terrestre 67

Index

- Pasteur 4
- pavot 28, 35
- pectine 92
- Pedaliaceae* 214
- pédoncule floral 24
- Pelargonium* 53, 274
- pensée 242
- PEPcase 188
- péponide 39
- périanthe 25
- péricarpe 34
- péricycle 107
- périderme 113
- périsperme 32
- perméase 76
- Peronosporaceae* 127, 206
- peroxysome 89, 200
- persil 214
- pétale 24
- pétiole 20
- peuplier 23, 115
- Phanérogames 56
- phanérophyte 207
- phelloderme 110, 113
- phénotype 239
- phialide 154
- phloème 107, 201
- photopériode 216
- photophosphorylation cyclique 186
- photorespiration 199
- photosynthèse 65, 70, 182, 236
- phototropisme 22
- phyllotaxie 21, 101
- phylogénie moléculaire 62
- phylum 48
- phytoalexine 231
- phytochrome 217
- phytomasse 233
- pigment 88
- pili 73
- pin 17, 57, 114, 139, 222
- Pinaceae* 17, 139, 221, 222
- piridion 39
- pissenlit 216, 222
- pistil 24
- placentation 28
- Plantaginaceae* 64, 109
- plante
 - annuelle 205
 - autogame 255
 - bisannuelle 206
 - pérenne 207
- plantule 31
- plaque équatoriale 82
- plasmalemmme 72, 74
- plasmide 73, 268
- plasmode 126
- plasmodesme 74, 83
- Plasmodiophoraceae* 126
- plasmogamie 129
- plaste 126
- plasticité 260
- Poaceae* 33, 40, 48, 109, 151, 167, 177, 188, 207, 213, 218, 219, 247, 249, 253, 257, 258
- Poales 60
- Podocarpaceae* 228
- poil absorbant 22, 106, 162
- point de fanaison 159
- poireau 22
- pois 21, 32, 35, 216, 250
- pollen 24
- polyembryonie 156
- Polygonaceae* 221
- polyphage 224
- polyploïdie 243
- polypode 134
- Polypodiaceae* 134
- polytric 132
- Polytrichaceae* 132
- pomme de terre 15, 16, 211, 250, 263
- pommier 30, 34, 37, 81, 202
- ponctuation 117
 - aréolée 117
- Pontederiaceae* 247
- port 21
- potentiel hydrique 161
- poussée racinaire 163
- pression osmotique 90
- Priestly 182
- primevère 28, 146
- Primulaceae* 222
- Procaryotes 54, 71
- producteur primaire 232
- proméristème sporogène 102

prophase 82, 122
 proplaste 86
 protandrie 146
 protéine de défense Pr 231
 prothalle 135
 protonéma 132
 protophloème 108
 protoxylème 108
Prymnesiophyceae 247
 pseudo-fruit 37
Pyronemacetaceae 128
 pyruvate 191
 pyxide 39

R

racine
 aérienne adventive 22
 aplatie 23
 crampon 22
 radicule 31, 95, 150
 raisin 36
 rameaux 14
 ramification
 ligneuse 14
 monopodiale 17, 18
 secondaire 14, 18
 sympodiale 19
 sympodiale-dichasiale 19
 sympodiale-monochasiale 19
Ranunculaceae 107, 210, 221
 ray-grass 218
 réceptacle 24
 réniforme 166
 renoncule 27, 107
 reproduction sexuée 120
 respiration 182, 236
 mitochondriale 200
 réticulum endoplasmique 71, 83
Rhamnaceae 228
Rhizobium 226, 228, 238
 rhizoderme 106
 rhizogenèse 261
 rhizoïde 23
 rhizome 15, 134
 Rhizophytes 56
 rhizosphère 225
 rhododendron 174

rhytidome 113
 ribosome 71, 84
 ricin 32, 33
 riz 250, 266
 Roose 3
Rosaceae 178, 201, 209, 228
 rosier 22, 37
Rubiaceae 40
 RubisCo 187, 217
 rudérale 221
Rutaceae 156

S

sac
 embryonnaire 26, 143
 pollinique 24, 136, 140
 Saintpaulia 264
Salicaceae 17
 samare 35, 40
 sapin 17
 saprophytique 126
 saule 17, 29
 sceau de Salomon 15, 16
 schizocarpe 40
 sclérophyte 219
Scrofulariaceae 222
Scrophulariaceae 64, 96, 241
 seigle 218
Selaginellaceae 156
 sélection 243, 246, 256
 massale 251
 naturelle 9
 semence 156
 sépale 24
 séquoia 17
 sérine 200
 sève
 brute 107, 165
 élaborée 107
 sexualité des plantes 4
 silicicole 222
 siliques 35, 39
 siphonogamie 141, 148
 soja 250
Solanaceae 16, 47, 89, 92, 147, 231, 247, 270
 sorgho 33, 188, 250
 spéciation 243

Index

Spermaphytes 56, 105, 115
spermatozoïde 132, 135
sporangée 55, 126
sporocyste 55
sporogone 132
sporophyte 120, 125
stade
 diplotène 122
 leptotène 122
 pachytène 122
 zygotène 122
stèle 104
stérigmate 130
stigmate 24
stipe 19
stipule 21
stolon 15
stomate 165
striga 96
stroma 86, 88
structure primaire 104
style 24
subérine 113
succulence 220
sureau 111, 144
symbiose 225
synergide 143
synura 41

T

tabac 47, 105, 181, 250, 266
Taxaceae 228
taxon 49
taxonomie 51
tégument 26, 32, 140
télophase 82
téosinte 249
tépal 25
tétraploïdie 243
tétraspore 145
thalle 12, 40
 complexe 44
 crustacé 44
 foliacé 43
 fructiculeux 43
 gélatineux 44
 squamuleux 43
Thallophytes 12, 23, 40, 55, 131
Théophraste 45
théorie
 de l'épigenèse 8
 de l'épigénisme 6
 de l'évolution 5
 de la génération spontanée 4
 du fixisme 4, 8
 du transformisme 4, 9
 synthétique de l'évolution 9
thérophyte 205
Thornthwaite 172
thylacoïde 88
tigelle 31, 151
tilleul 114
tissu
 primaire 95
 secondaire 95
tomate 36, 92, 172, 182, 216, 250
tonoplaste 74, 89
totipotence 118, 259
Tournefort 46, 52
tournesol 250
trachée 116
trachéide 116
transduction 73
transformation 73
transpiration 162
 cuticulaire 165
 stomatique 165
transport
 actif 203
 facilité 76
transporteur 78
trèfle 13, 20, 29, 30, 32, 35, 47, 81, 146, 250
triploïdie 243
tripsacum 249
trisomie 243
triticale 258
Triticosecale 258
trophique 233
tube
 criblé 116
 pollinique 138
tubercule 15
tulipe 15, 17, 24, 28, 212
tunica 100

U

ulve 41, 124
Umbellifereae 48
Urticaceae 221

V

vacuole 70, 89
vaporisation 165
variété 46
vernalisation 218
verticille 21, 24
vésicule 85
vigne 163, 252
Vilmorin 249
Violaceae 242
violette 28
Vitaceae 163
vrai fruit 35
vrille 21

W

Went 260

X

xylème 107, 201, 224

Z

Zambryski 268
Zea mays (voir maïs)
zone
 latérale 100
 oncogène 268
 quiescente 103
zoochorie 157
zoogamie 146
zoospore 125, 154
zygote 123

Mise en pages et numérisation

TyPAO sarl
75011 Paris