

La botanique redécouverte

Aline Raynal-Roques




BELIN

 **INRA**
EDITIONS

Le futur de l'Homme dépend largement de la diversité végétale, caractérisée par la richesse de ses ressources génétiques et son efficacité biologique : la plante est seule responsable du maintien de la vie sur Terre. Dans le même temps, et tandis que les utilisateurs et les amateurs de botanique demandent des informations de plus en plus précises et actuelles sur les plantes, la botanique disparaît en grande partie des enseignements. Il fallait donc répondre à une demande et à une carence. Cet ouvrage vise à permettre au plus grand nombre d'accéder à une compréhension du phénomène végétal. Une fresque évolutive, qui rappelle constamment l'unité fondamentale de l'ensemble du vivant, montre l'acquisition progressive de la diversité et du succès biologiques des végétaux modernes. Elle est l'occasion d'exposer, avec les bases de la botanique, un certain nombre de sujets qui sont rarement traités, voire jamais jusqu'à présent, au moins en langue française.

La présentation de l'organisation est reliée au mode de vie de la plante comprise comme un individu autonome, une unité biologique en perpétuel devenir. L'ouvrage dévoile une botanique ouverte, résolument moderne, fidèle à la réalité vivante qui se déploie depuis plus d'un milliard d'années et dont l'Homme dépend. Il incite à réfléchir et pose, pour la première fois dans l'histoire de l'éthique scientifique, les bases d'une déontologie étendue au végétal.

Aline RAYNAL-ROQUES,

Docteur ès sciences, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, se consacre depuis toujours à l'étude des plantes à fleurs et à la révision de leur classification ; ses travaux intéressent entre autres les plantes à biologie particulière, comme par exemple celles qui parasitent les cultures vivrières dans le Sahel africain. Son expérience l'a amenée à explorer la flore de la plupart des régions tropicales.



La Botanique redécouverte

Aline Raynal-Roques



couverture : L. Fuchs, *De Histaria Stirpium*, 1542. Reproduit avec l'aimable autorisation du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

© Éditions Belin, 1994

9782738005793

Sommaire

Page de titre

Page de Copyright

préface

avant-propos

introduction

PREMIERE PARTIE - la botanique logique

CHAPITRE 2 - Les noms des plantes

CHAPITRE 3 - Systématique et hiérarchie taxonomique

CHAPITRE 4 - Histoire des plantes et évolution

DEUXÈME PARTIE - la diversité des plantes

CHAPITRE 5 - Les grandes lignes de l'évolution des
Cryptogames

CHAPITRE 6 - Les grandes lignes de l'évolution des
Gymnospermes

CHAPITRE 7 - Organisation des Angiospermes

TROISIÈME PARTIE - le succès des angiospermes

CHAPITRE 8 - Originalité des Angiospermes : les modes
de vie

CHAPITRE 9 - Originalité des Angiospermes : la
reproduction

QUATRIÈME PARTIE - la diversité des formes

CHAPITRE 10 - Décrire les plantes

CHAPITRE 11 - Le vocabulaire descriptif

CONCLUSION

CHAPITRE 12 - Diversité et unité

annexes

Aide-mémoire étymologique

[Index des termes cités](#)
[Table des illustrations](#)
[Les Flores de Gaston Bonnier](#)

préface

Je me réjouis de présenter au lecteur l'excellent ouvrage que Mme A. Raynal-Roques consacre à la botanique, envisagée dans ses aspects systématiques structuraux, biologiques, évolutifs, et même historiques.

Cette synthèse, Mme Raynal-Roques est particulièrement qualifiée pour l'avoir réalisée. Botaniste chevronnée, elle a travaillé sur les plantes de nombreuses régions du monde. Elle les a vues dans leur biotope, et a tenu compte de leur écologie, de leurs groupements, de leurs usages.

La botanique, science des plantes, ne saurait en effet se réduire au simple schéma de leur identification et de leur classement. L'individualité d'une espèce, comme ses affinités, a pour base sa structure, sa morphologie, qui résulte elle-même à la fois de processus morphogénétiques — donc largement physiologiques — et de l'évolution, en relation avec le milieu. Ainsi s'enchaînent et s'interpénètrent des voies de recherche, des disciplines — morphologie, écologie, évolution, et autres — qui, au fur et à mesure de leur développement historique, sont devenues des sciences à part entière, avec leurs techniques, leurs méthodes de pensée, leur éthique, mais qui ne sauraient être dissociées les unes des autres, ni dissociées de la classification végétale. Que ce soit en écologie, en morphologie, en chimie végétale, il importe que les plantes soient connues et désignées de façon précise, c'est-à-dire selon les règles de la systématique.

Mme Raynal-Roques a le grand mérite de rassembler dans son ouvrage, accessible à tous, des éléments souvent dispersés dans la littérature scientifique. Elle y ajoute des idées directrices, qui complètent le cadre ainsi tracé, et en relient les divers aspects.

L'ouvrage évoque d'abord l'histoire de la connaissance des plantes, depuis son stade empirique, surtout utilitaire, jusqu'à

la botanique actuelle, précise et structurée. C'est, peut-on dire, un historique de la pensée botanique à travers les âges.

Ainsi est amené un exposé sur les noms des plantes, depuis les terminologies usuelles jusqu'à la nomenclature et à la hiérarchie des unités systématiques. Le lecteur aperçoit ainsi la genèse de la botanique, et les principes du travail du systématicien.

La classification botanique est ensuite présentée. Son aspect évolutif est souligné. Les structures successives réalisées au cours de l'évolution des végétaux illustrent leur sortie progressive du milieu aquatique où étaient confinées les plus anciennes plantes, et où le sont encore les groupes considérés comme les plus primitifs. Des caractères acquis — morphologiques et anatomiques — ont permis la vie sur la terre ferme. Ainsi apparaît un aspect écologique de l'évolution végétale.

De cette évolution, l'auteur trace un tableau magistral. Parmi les faits majeurs cités, mentionnons, entre autres, les relations étroites entre les insectes et les plantes supérieures.

Rappelons de plus que l'ouvrage donne un utile vocabulaire des termes scientifiques utilisés, ainsi que l'étymologie de bon nombre de mots techniques.

Soulignons enfin la qualité de l'illustration. De très nombreux dessins, à la fois précis et simples, dus au talent de l'auteur, apportent au lecteur un élément très concret, de façon très pédagogique.

L'ouvrage constitue donc une heureuse synthèse. L'érudition de l'auteur, en bien des domaines, y apporte une note originale, contribuant à en rendre la lecture particulièrement agréable. Rappelons à ce propos les détails historiques (illustrés de dessins) concernant l'évolution de la connaissance des plantes, et la figuration de celles-ci dans l'art depuis l'Antiquité.

Pour conclure, nous dirons que l'excellent ouvrage de Mme Raynal-Roques fait éminemment œuvre utile. Il donne un tableau synthétique de la science des plantes, et de ses implications, pratiques et théoriques. Accessibles à tous, bien

que restant de haut niveau, il sera utile non seulement aux étudiants, mais encore à tous ceux qui s'intéressent à la biologie végétale, aux sciences de la vie, et aussi à la pensée scientifique en général. Indiscutablement, il mérite un brillant succès.

Professeur R. SCHNELL
Membre Correspondant de l'Institut.

avant-propos

Cet ouvrage se propose d'aider le lecteur à se familiariser avec l'autre mode du vivant, la plante. Profondément différent de l'homme par son immobilité et son apparente insensibilité, le végétal demeure souvent incompris, donc inconnu, bien que sa vie intime soit étrangement semblable à celle des animaux ; l'histoire de la vie montre d'ailleurs la progression parallèle des végétaux et des animaux, à partir de formes originelles indifférenciées.

A notre époque, l'homme semble parfois réfléchir sur le bien-fondé de sa puissante mais brutale technicité, il cherche, à des fins multiples, des moyens plus habiles et plus respectueux de l'équilibre vital ; un besoin d'harmonie entre lui et le monde environnant se fait plus pressant. N'est-il pas urgent, alors, de se tourner vers le partenaire irremplaçable, la plante ? Car c'est la plante qui a permis le développement de la vie animale, depuis son origine ; elle seule peut lutter contre la pollution, peut décomposer les substances organiques et permettre leur réutilisation par les êtres vivants ; enfin, la richesse du spectre chimique végétal offre à l'homme des ressources immenses, encore bien mal connues.

Découvrir la variété du monde végétal ; aborder les traits généraux de son évolution qui se déploie sur trois milliards et demi d'années ; envisager les grandes lignes de sa nutrition, de son fonctionnement, de son comportement biologique ; sans entrer dans le détail, mettre en évidence les caractéristiques du végétal ; tenter une approche objective, ouverte, fondamentalement biologique et laisser délibérément aux spécialistes les aspects les moins accessibles de la botanique ; ouvrir ainsi au lecteur une compréhension large du phénomène végétal et une connaissance, presque de l'intérieur pourrait-on dire, de l'être végétal dans sa vie, ses spécificités et sa richesse ; permettre enfin au passionné de dépasser l'initiation, et d'aborder ensuite d'autres niveaux de connaissance, tels

sont les buts de cet ouvrage. Ce livre s'écarte, par son esprit même, des traités de botanique. Il présente les bases de cette science et, dans le même temps, il introduit la plante dans le cadre de la dynamique du vivant ; il la replace dans son rôle planétaire et lui accorde la reconnaissance de son individualité et de son originalité.

Il se veut être non pas une initiation à la connaissance du vivant, mais une introduction à la vie végétale destinée à élargir un champ de réflexion.



Ainsi orienté, ce texte s'ouvre à tous. Le lecteur un peu familiarisé avec la biologie y accède, évidemment, de plain-pied. Mais il s'ouvre aussi au néophyte, aidé en cela par le copieux lexique présenté dans les *Annexes*.

Nombreux sont ceux qui éprouvent le besoin, ou la curiosité, de pénétrer le particularisme végétal ; parmi eux, des utilisateurs de la plante, médecins, pharmaciens, vétérinaires par exemple, mais aussi agronomes, écologistes, paysagistes, horticulteurs... et les amoureux des plantes, désireux de les mieux connaître et de les mieux comprendre.

Il faut souligner que, depuis l'effacement des enseignements de botanique générale dans les Universités françaises, les étudiants acquièrent de solides connaissances biologiques et/ou écologiques, mais savent bien peu de l'être végétal, unité vivante et active, système complet et autonome, intégré dans un milieu auquel il est rattaché par de multiples interrelations. Ce travail s'adresse tout particulièrement à eux. Il espère les aider à replacer leurs connaissances dans la réalité vivante et inciter ceux qui le souhaiteront à approfondir tel ou tel aspect de l'étude des plantes.



Exemples et anecdotes, applications et réflexions sont présentés en petits caractères. Le contenu de ces petits paragraphes est complété, voire prolongé, par les nombreux croquis et schémas ⁽¹⁾.

Le texte est parsemé de nombreuses **notes étymologiques** qui explicitent l'origine des termes spécialisés. Elles peuvent favoriser des associations d'idées permettant de comprendre et de mémoriser non seulement le mot, mais encore d'autres mots construits de la même manière. Elles ouvrent une connaissance vers des prolongements imprévus, vers une création véhiculaire ; elles peuvent en somme aider à animer un savoir qui prend ainsi une dimension dynamique.

Les sources étymologiques grecques ou latines les plus importantes par leurs dérivés en botanique, et plus généralement en biologie, sont énumérées dans un petit **aide-mémoire étymologique** (voir les *Annexes*).

Le **lexique** des *Annexes* rassemble des définitions succinctes qui espèrent, sans entrer dans les détails, donner les éléments nécessaires à la compréhension du texte. On y trouve le vocabulaire botanique utilisé ici, mais aussi quelques brefs rappels de termes de biologie générale employés dans l'ouvrage.

Enfin, le lexique a l'ambition d'aider le lecteur à cheminer non seulement dans *La Botanique redécouverte*, mais aussi dans la plupart des livres et des enseignements traitant des plantes, de leur biologie, de leur détermination, de leur écologie, de leur culture... Il donne la définition d'un certain nombre de mots spécialisés qui ne figurent pas dans notre texte.



introduction

CHAPITRE 1

Évolution de la pensée botanique, d'Aristote aux classifications modernes



1 — LES SOURCES

Pendant un temps qui se chiffre en millions d'années, l'homme eut du monde végétal une connaissance certaine, mais uniquement orientée vers l'utilisation qu'il en pouvait faire. La botanique était pratique et utilitaire, ce qui ne veut pas dire uniquement alimentaire, mais elle n'était pas une étude de la vie.

Cette attitude reste, fondamentalement, celle du prédateur à l'égard de la catégorie d'êtres vivants qui lui fournit les composés organiques dont il a besoin. Les animaux herbivores savent ainsi reconnaître les plantes de leurs pâtures et les choisir en fonction d'une part de la saveur qu'elles donnent à chaque bouchée, et d'autre part de leurs besoins physiologiques du moment.

L'exploitation du monde végétal doit s'interpréter, dans la nature, comme l'expression d'une réalité biochimique, dans la mesure où les plantes constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire (production primaire). La synthèse initiale des composés organiques est le fait de végétaux autotrophes (littéralement : qui se nourrissent eux-mêmes), Bactéries, Algues ou plantes vertes ; ces composés seront utilisés directement par des animaux ou, après une décomposition par des microorganismes, par d'autres végétaux. C'est ainsi que

des composés azotés, synthétisés à partir d'azote minéral par des Algues bleues, puis partiellement dégradés par des Bactéries, sont assimilés par des plantes de grande taille consommées par le bétail, et contribuent finalement à la nutrition des carnivores. Au-delà de la synthèse nutritionnelle, les plantes sont responsables des synthèses chimiques les plus variées et les plus importantes quantitativement : le nombre de composés qu'elles produisent est supérieur au nombre de substances que nous connaissons ; la production totale annuelle de l'industrie chimique est bien inférieure à celle du monde végétal.

D'autre part, les plantes vertes, par la photosynthèse dont elles sont le siège, renouvellent le stock d'oxygène atmosphérique que les animaux consomment et que l'industrie s'emploie à appauvrir. Sans la vie végétale, la vie animale ne saurait exister.

La plante, utilisée et étrangère

Dès l'aube de l'humanité, la plante fut tout naturellement aliment, matériau, médicament, mais aussi danger ; nécessité vitale puissamment bénéfique autant que redoutable, elle devint le support matériel de puissances occultes, l'expression de concepts, et prit valeur de symbole. Les grands peuplements végétaux (les forêts par exemple) pesaient sur l'esprit humain qui cristallisait, selon les cas, une angoisse ou un sentiment de protection à leur égard.

Plantes-nourritures, plantes-médicaments, plantes-poisons, plantes magiques, plantes-fétiches, plantes-dieux ou plantes-démons, plantes-symboles, forêts hostiles ou forêts-cocons, constituaient un monde diversifié où l'homme a évolué longuement, l'utilisant avec nuances et maîtrise comme il sait encore le faire dans bien des cas. Mais ce monde, imbriqué à l'homme à chaque niveau de sa pensée, lui est pourtant, d'une certaine manière, resté intimement inconnu pendant longtemps.

Par leur apparence immobile et insensible, leur fonctionnement qui semble incomparable à celui des animaux, les végétaux étaient étrangers à l'homme. Leur exploitation

s'accompagnait d'une incompréhension de la spécificité de leur nature biologique.

2 — LE LEGS ANTIQUE

Le savoir des précurseurs

Aux raffinements des civilisations de l'Antiquité correspondait la connaissance empirique de nombreuses plantes et un art horticole grâce auquel on savait cultiver, multiplier et propager, non seulement les plus nécessaires, mais encore les plus belles d'entre elles.

Au troisième millénaire av. J.-C., le roi Sargon rapportait de ses expéditions guerrières des arbres, des vignes, des figes et des roses qu'il plantait dans son pays, en Mésopotamie. A la même époque, les Égyptiens introduisaient dans leurs jardins des plantes étrangères à leur pays comme l'arbre à encens (*Boswellia*).

Parallèlement, les hommes connaissaient et utilisaient les vertus des plantes. Certaines recettes de préparations médicinales nous sont parvenues comme en attestent une tablette sumérienne (vers 3000 av. J.-C.), un papyrus égyptien (vers 1550 av. J.-C.) ou le traité comprenant une centaine de remèdes écrit par l'empereur de Chine Shen Nung vers 2700 av. J.-C.

Ces savoirs remontent beaucoup plus loin dans le temps, bien avant l'écriture, aux temps où l'homme entretenait avec les végétaux des relations affectives de crainte et de dévotion. Tous ces anciens documents précisent en effet l'origine divine des plantes, et le fait que leurs vertus et propriétés ont été révélées aux hommes par les dieux eux-mêmes.

Cependant, que connaissait-on des plantes sans utilité, sans danger, sans gloire et sans légende ? Probablement bien peu de choses. Si les plantes étaient divines par nature, participaient-elles à la réalité biologique du monde vivant ? Que savait-on de la signification et de la fonction de leurs organes ? Avait-on le concept de critère observable permettant de distinguer l'une de l'autre deux espèces qui se ressemblent ? Nous ne

connaissons pas la réponse. Mais il faut admettre que les représentations plus ou moins naturalistes des plantes, dans les arts antiques, sont rares, comme si le végétal n'était pas destiné à une observation fidèle. Dans les bas-reliefs et peintures égyptiens, les animaux, poissons et oiseaux entre autres, sont généralement figurés de façon réaliste ; les zoologistes modernes peuvent les identifier avec précision. Au contraire, bien peu de végétaux sont identifiables selon les critères botaniques (**fig. 1**). Les petits détails caractéristiques de chaque espèce animale sont représentés ; il n'en est pas de même pour les plantes chez lesquelles ces petits détails ont été négligés ; s'ils furent observés, ils ne furent jamais figurés.

Sur les fresques du tombeau de Sénédjem les dattiers et les doums sont très reconnaissables, mais l'arbre qui les accompagne (dont on dit que ce serait un figuier) n'a aucune caractéristique permettant de le nommer scientifiquement. Également du deuxième millénaire av. J.-C., le bas-relief appelé «Jardin botanique de Thoutmosis III» ne comporte que quelques plantes identifiables, les autres nous apparaissent comme des fantaisies.

Passés maîtres, depuis des temps immémoriaux, dans l'utilisation du monde végétal, quelle compréhension ces grands précurseurs en avaient-ils ?

Les grands traités anciens

Si les Grecs furent éblouis en découvrant le savoir-faire horticole et la diversité des espèces cultivées en Mésopotamie, en Perse et en Egypte, ils ne furent, sauf pour quelques cultures majeures comme la vigne ou l'olivier, que de piètres horticulteurs. Au-delà de l'empirisme et de la philosophie, ont-ils su aborder l'étude du végétal dans un esprit ouvert et méthodique, scientifique en un mot, semblable à celui dans lequel ils ont découvert les bases de la médecine humaine ? Ce n'est pas certain. Leur compréhension naturaliste du corps humain n'a probablement pas été étendue aux végétaux en tant qu'êtres indépendants et originaux.

Ce qui est certain, c'est que très tôt des ouvrages rassemblèrent les connaissances que l'on avait des plantes ;

mais ils n'étaient pas des traités de botanique tels que nous l'entendons aujourd'hui. Leur but était exclusivement pratique ; ils devaient permettre de reconnaître les plantes utilisables et de connaître leurs vertus.

Si Platon n'était pas naturaliste au sens strict, il avait posé les bases de la philosophie selon laquelle son disciple Aristote, au IV^e siècle av. J.-C., aborda l'étude de la nature et tout particulièrement celle des animaux ; il classa les êtres vivants selon une hiérarchie de valeurs établie en fonction de leur degré de «perfection», et accorda à l'homme la prépondérance absolue. Il attribuait une âme aux animaux et aux plantes, ces âmes elles-mêmes étant d'ordres différents : l'âme des plantes occupait le rang inférieur. L'homme, seul être pensant et le plus perfectionné de tous, devait dominer la nature, dont la seule fonction était de le servir. L'existence même des plantes se justifiait par leur utilité pour les catégories d'êtres qui leur étaient supérieures ; elles étaient, par essence, à la disposition de l'homme.

Théophraste, élève d'Aristote, est l'auteur d'une *Histoire des Plantes* dans laquelle il élargit les connaissances botaniques de l'époque puisqu'il traite des «plantes des rivières, des marais et des lacs, spécialement en Egypte», mettant ainsi à profit les expéditions de son ami Alexandre le Grand. Mais la connaissance des plantes reste du domaine utilitaire et mythique ; si les travaux d'Aristote ont permis un progrès dans la compréhension du monde animal, il n'en est pas encore de même en ce qui concerne le monde végétal. Au premier siècle ap. J.-C., quatre siècles après Aristote, Dioscoride, en Grèce, rédigea son *Traité de Matière Médicale* et Pline l'Ancien, en Italie, son *Histoire Naturelle*. Ces travaux apportèrent beaucoup à l'art médical de l'époque et furent d'emblée considérés comme étant au plus haut niveau accessible dans ce domaine.

Cependant, leur esprit à l'égard de l'étude des plantes reste fidèle à celui des grands ouvrages précédents. Ils réunissent les connaissances de leur temps sur l'exploitation que l'on peut faire du monde végétal dont ils n'ont manifestement qu'une piètre compréhension en tant que système biologique. Les

plantes sont nommées, mais décrites de façon si sommaire ou si fantaisiste que l'identité de beaucoup est douteuse ; elles sont moins caractérisées par des critères observables que par des propriétés mythiques ou des superstitions.

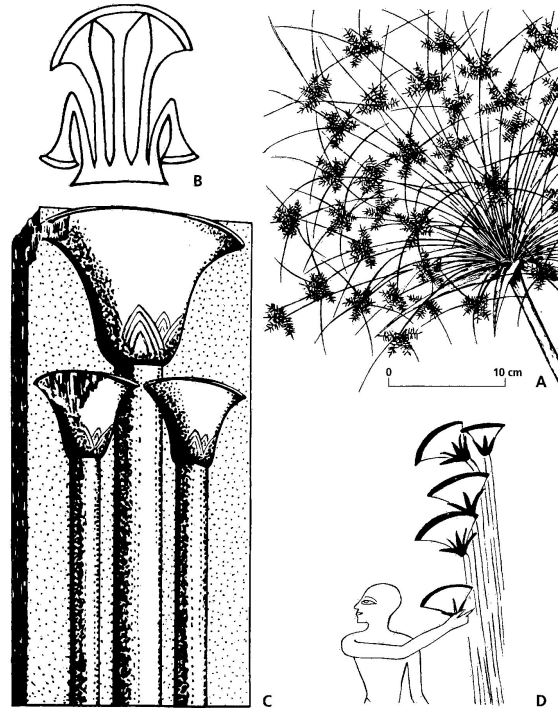


Fig. 1 - *La représentation du papyrus (Cyperus papyrus) dans l'ancienne Égypte. A - Aspect réel de la plante, observée d'après nature (dessin M. Bizien). B - Hiéroglyphe du papyrus. C - Colonne papyriforme de THOUTMOSIS III (Karnak, grand temple d'Amon, XVIII^e dynastie). D - Homme cueillant des papyrus (Thèbes, tombe de Menna, XVIII^e dynastie). Les représentations datées de la XVIII^e dynastie, plus tardives que ne l'est le hiéroglyphe, sont aussi plus réalistes. (Partiellement repris de A. R.-R., *Phytotherapy*, 1983).*

Tous ces travaux étaient inspirés de ceux d'Aristote, le père de la logique : il est particulièrement remarquable qu'on n'y trouve aucun essai de caractérisation des formes, de description des organes, de recherche d'homologies ; aucune méthode logique permettant de corréler les formes des organes et l'identité de la plante. Si les utilisations des plantes sont explicitées, leur reconnaissance reste, semble-t-il, du domaine

des traditions orales, leur transcription étant réduite à des symboles.

Les œuvres de ces grands auteurs, en particulier celles de Dioscoride et de Pline, parurent irremplaçables et furent de fait perpétuées ; dans un domaine important, elles représentaient le savoir, et furent donc appelées à migrer avec lui, vers l'Ouest, vers de nouveaux pôles de développement intellectuel, sans subir d'évolution ni d'adaptation. Elles jouirent pendant près de quinze siècles d'un redoutable prestige ; faute d'être remplacées par de nouveaux traités, elles se figèrent et restèrent les seuls ouvrages de base, les seules références fiables. Elles furent copiées et recopiées maintes fois.

3 — LA BOTANIQUE SYMBOLIQUE

Le *Traité de Matière Médicale* de Dioscoride, par exemple, nous est connu par un grand nombre de copies successives ; les plus anciennes, telles que le *Codex de Juliana Amicia* (ou *Codex Vindobonensis*) qui date du VI^e siècle, le *Codex Neapolitanus* (VII^e siècle) ou le *Codex Lutetianus* (IX^e siècle), sont illustrées de façon somptueuse. Il est probable que, du temps de Dioscoride et Pline, des figures de plantes furent faites d'après nature puisque ce dernier, dans son *Histoire Naturelle*, rapporte que Cratævas avait peint chaque herbe dans ses couleurs réelles.

Mais les copies ne furent jamais œuvres de naturalistes et les dessins se modifièrent au gré de l'imagination, de la bonne volonté des artistes ; ils devinrent de plus en plus un accompagnement symbolique du texte, et de moins en moins une représentation fidèle des plantes.

Compilation et confusion

Pendant plus de mille ans, les traités de botanique ne furent que des compilations, sans qu'aucun progrès ne se manifestât dans la caractérisation des espèces végétales, sans qu'aucune méthode descriptive ne fît son apparition. On nommait les plantes et on donnait force détails sur l'étymologie de leur nom, comme si cela pouvait permettre de reconnaître la plante.

Le nom et sa signification caractérisaient l'espèce végétale ; il devenait le symbole d'une réalité naturelle qui, par sa nature biologique, échappait à la description.

La représentation graphique, seul repère accessible dans l'identification des végétaux étant donnée la carence des textes, se détériora rapidement et sombra dans la fantaisie, sans rien perdre, au contraire, de ses qualités de graphisme décoratif (**fig. 2**). La représentation d'une plante devint, elle aussi, un symbole.

Par contre, les modes d'utilisation étaient largement mentionnés, bien que souvent sous une forme allégorique ou ésotérique.

Les utilisateurs de ces traités décryptaient des symboles et tentaient de retrouver autour d'eux, pour les intégrer dans leur thérapeutique, les plantes désignées autrefois par les grands antiques. Une grande confusion régnait, aggravée par l'ignorance où l'on était de la différence existant entre les flores et les climats de la Méditerranée orientale et de l'Europe occidentale. Les plantes citées par Dioscoride, lui qui était né en Asie mineure et qui vécut en Grèce, n'existent souvent ni en Allemagne, ni en Angleterre, ni en France, où croissent d'autres espèces, inconnues dans ces pays. On appliquait alors les noms antiques et leur cortège de caractéristiques, propriétés et vertus, à tout autre chose que les plantes auxquelles les anciens les avaient attribués.

Il est remarquable que, un millénaire durant, l'étude des livres de botanique ait été seule pratiquée, malgré leur rareté et la difficulté d'y accéder, et non pas l'étude directe et objective des plantes vivantes. Aucun ouvrage n'exprime concrètement l'observation inventive et méthodique d'une réalité végétale immédiatement perceptible, immédiatement utilisable et facilement accessible. Certainement, il ne manquait pas d'individus auxquels les plantes, dans la nature, étaient familières, et qui en avaient une connaissance physique profonde ; mais ce savoir, empirique autant que nécessaire, n'apparaît jamais dans les ouvrages d'érudition de cette période.

4 — LA BOTANIQUE DESCRIPTIVE

Aux approches de la Renaissance, le regard de l'homme sur la nature, et en particulier sur les végétaux, vint à changer ; peu à peu se dessinent des voies différentes, originales, qui mènent à l'étude de la plante. Ces botaniques évolueront parallèlement, parfois sans lien entre elles, mais toutes progresseront vers une rigueur et une méthode qui permettront l'avènement d'une pensée botanique scientifique. Beaucoup plus tardivement, s'organisera une conception synthétique de toutes ces botaniques qui permettra une meilleure compréhension du monde végétal, et les progrès modernes de la classification.

L'observation naturaliste

Au cours du XIII^e siècle, apparut une curiosité nouvelle à l'égard de toutes choses. Tandis que l'initiative créatrice se libérait, le peuple des villes se découvrait une conscience politique et François d'Assise, dans une fraternisation mystique avec la nature, rendait à celle-ci sa dignité d'être que, depuis Aristote, l'homme n'accordait qu'à lui seul.

L'observation de la nature devint source d'inspiration décorative, alors qu'au cours des siècles précédents l'inspiration se puisait dans les œuvres des maîtres. On vit apparaître aux cathédrales des chapiteaux sculptés de feuillages parfaitement reconnaissables, et non plus des formes abstraites probablement issues des feuilles d'acanthé antiques.

Il est intéressant de comparer, à Paris, les chapiteaux du chœur de Notre-Dame (1163-1177) ornés de volutes dont on peut tout au plus dire qu'elles sont d'inspiration végétale, et ceux de la Sainte-Chapelle (1243-1248) où s'épanouissent des rameaux de chêne, d'érable, d'aubépine parfaitement reconnaissables.

Dans le même temps, les miniaturistes abandonnaient la décoration abstraite aux entrelacs essentiellement calligraphiques et la symbolique omniprésente. Ils faisaient entrer dans leurs bordures des fleurs rigoureusement et

fraîchement observées. Pendant deux siècles, cette éclosion d'un esprit d'observation naturaliste resta le fait des artistes et des penseurs. Les traités de botanique n'évoluèrent guère.

La transition du XV^e siècle

La vulgarisation de l'imprimerie, au cours du XV^e siècle, stimula les productions de toutes sortes et l'on vit paraître des ouvrages de botanique, illustrés de gravures sur bois, souvent intitulés *Hortus Sanitatis* (le «jardin de santé», parfois orthographié «*Ortus*») ; ils renferment un texte volumineux, embrouillé, vide d'observations et de méthode botanique ; les figures s'inscrivent encore souvent dans la décadence des manuscrits précédents. Parfois, apparaît la trace d'une observation originale : certaines plantes semblent bien avoir été dessinées d'après un modèle vivant, les relations entre leurs différents organes correspondent à la réalité. Mais la plupart sont encore des figures symboliques.

La fleur d'iris est transposée en fleur de lys héraldique. Le narcisse parfois, la mandragore toujours, ont forme humaine.

Cette période transitoire verra paraître, longtemps encore, des ouvrages où des plantes mythiques, purement fantastiques, sont traitées avec autant de sérieux que les plantes réelles.

Dans son *Histoire admirable des Plantes*, parue en 1605 (trois siècles et demi après que fut réalisé le rameau d'aubépine fructifié de la Sainte-Chapelle !), Duret décrit encore, et avec autant de sérieux que les autres plantes, cet arbre dont les feuilles, munies de petites pattes, trottent et s'enfuient lorsqu'elles tombent à terre.

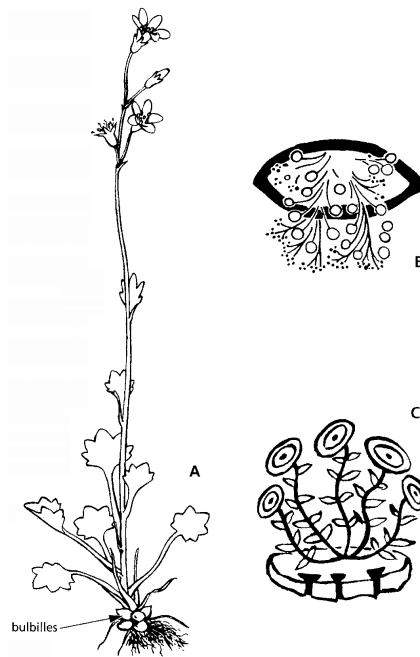


Fig. 2 - Évolution de la représentation symbolique : l'exemple de *Saxifraga granulata*. Au cours du temps, et après bien des copies successives, la signification du symbole graphique se perd peu à peu ; finalement, son message n'est plus compris. **A** - Aspect de la plante ; parmi les racines, noter les bulbilles qui furent longtemps employées contre les calculs urinaires (dessin A. R.-R.). **B** - Représentation de la plante dans le manuscrit d'Apuleius datant d'environ 1050 (British Museum) ; les bulbilles sont figurées entourées de racines ; le cadre noir évoque le sol dans lequel ces organes sont cachés. **C** - La même figure, reprise dans la première édition imprimée du même ouvrage (Rome, vers 1481) ; ne comprenant pas l'image à copier, l'artiste a cru corriger une erreur et améliorer l'illustration ; il a malencontreusement transformé les bulbilles en fleurs et les racines en tiges, sur lesquelles il a ajouté des feuilles ; quant à l'évocation du milieu souterrain, elle est devenue support décoratif. Le symbole s'est vidé de son sens. (B et C d'après W. Blunt, *The Art of Botanical Illustration*, 1955).

Le besoin impérieux de lire la réalité de la nature se révèle chez des êtres exceptionnels certes, mais qui ont marqué leur temps, comme Léonard de Vinci. Ses dessins de plantes, ses dessins d'anatomie humaine, son analyse de la perception de la lumière dans le *Traité de la Peinture*, entre autres exemples,

montrent, à l'aube du XVI^e siècle, que l'observation naturaliste est pour lui le préalable permettant l'accès à une compréhension scientifique.

La botanique scientifique, invention du XVI^e siècle

Rapidement malgré tout, la botanique scientifique se dégage de la gangue de symboles et de superstitions qui l'avait dominée pendant si longtemps. Les ouvrages de Brunfels (*Herbarum Vivæ Eicones*, 1530) et de Fuchs (*De Historia Stirpium*, 1542) établissent la nouvelle pensée naturaliste. Ils sont illustrés de nombreuses gravures, généralement très réalistes et de haute qualité artistique et technique ; les plantes ont presque toutes été dessinées d'après nature ; la volonté de rigueur dans l'observation apparaît lorsque la plante est représentée un peu fanée, comme elle devait l'être sur la table de l'artiste, quelques heures après avoir été cueillie. Cependant les descriptions, lorsqu'elles existent, n'ont que peu d'intérêt botanique ; le progrès de la pensée se manifeste dans l'expression graphique plus que dans le texte, l'art est encore en avance sur la pensée scientifique.

D'autres auteurs suivent leurs traces et peu à peu la botanique devient réellement une science d'observation. De Lobel (*Plantarum seu Stirpium Historia*, 1576 ; *Kruidboeck*, 1581), de l'Écluse (nombreux ouvrages entre 1557 et 1611) décrivent les plantes avec une certaine méthode. On assemble sous un même nom les espèces en groupes, dont certains ont une réalité naturelle, exprimant ainsi des affinités qui unissent des plantes différentes.

Déjà Fuchs (**voir fig. 3**) avait traduit graphiquement cette conception puisqu'il a figuré une herbe synthétique (planche 469) dont les trois rameaux, issus d'une même racine, représentent respectivement *Lamium galeobdolon*, à fleurs jaunes, *Lamium maculatum*, à fleurs pourpres, et *Lamium album*, à fleurs blanches, trois espèces qui se ressemblent mais dont il fait apparaître les caractères distinctifs. Dans notre conception moderne, ces trois

espèces se classent à proximité les unes des autres,
dans le genre *Lamium*.

Les deux frères Bauhin publient la description méthodique de plusieurs milliers de plantes dont beaucoup, comme la pomme de terre, sont exotiques et alors inconnues en Europe. Les ouvrages de Gaspard, le plus jeune des deux (*Pinax*, 1596 ; *Prodromus Theatri Botanici*, 1620), font apparaître une ébauche de classification scientifique des végétaux reposant sur des bases observées. A la fin du siècle, l'esprit de nos ouvrages de botanique modernes est déjà en place.

On organise la méthode botanique ; on analyse les diverses parties du végétal ; on établit des homologues entre organes d'aspects différents dans diverses espèces ; on interprète les pièces et les organes. Les bases de la morphologie végétale, ainsi que ses implications systématiques et biologiques, sont jetées. L'apport de Césalpin (*De Plantis Libri XVI*, 1583), par la finesse de ses observations, est essentiel dans cette émergence de pensée.

Les bases de la botanique moderne, le XVII^e siècle

Le XVII^e siècle voit s'amasser les documents sur lesquels la botanique moderne s'édifiera. On recense les végétaux, et donc les ressources possibles, des régions les mieux connues. On commence parfois à prendre en compte des plantes sans usage connu.

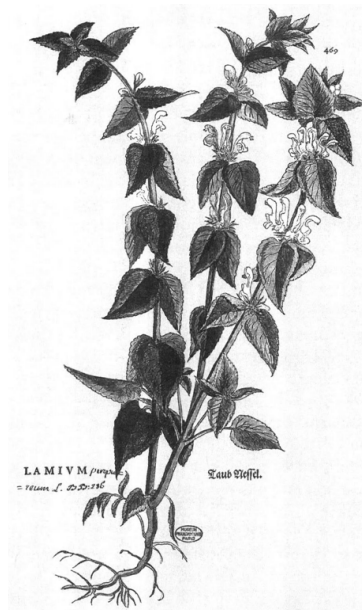


Fig. 3 - L'observation naturaliste au XVI^e siècle : les artistes en avance sur les savants. Figuration fidèle de trois espèces de *Lamium* (*L. album* à fleurs blanches, *L. maculatum* à fleurs pourpre et *L. galeobdolon* à fleurs jaunes), rigoureusement distinguées les unes des autres. Les trois espèces sont représentées comme les rameaux d'une unique plante, issus d'une même racine ; cette image n'est pas explicitée dans le texte mais elle exprime, sous forme graphique, l'appartenance des trois espèces à une unité taxonomique (le genre *Lamium*). L'illustration de l'ouvrage de Fuchs fait preuve d'une maturité scientifique que son texte est loin d'exprimer. (*L. Fuchs, De Historia Stirpium, pl. 469, 1542*).

La première flore des environs de Paris, énumérant toutes les espèces connues dans cette région et pas seulement les plantes utiles, parut en 1635 (Jacob Cornut, *Enchiridion Botanicon Parisiense*).

Des botanistes partent au loin, découvrent les plantes tropicales, les étudient, les décrivent, les nomment ; ils prospectent les mondes inconnus à la recherche de nouvelles drogues, de nouveaux aliments, mais aussi de nouvelles curiosités.

Un homme d'une grande stature scientifique se manifeste à la fin du siècle et au début du suivant, Tournefort, qui alla lui-même explorer la flore du Levant en 1700-1702, accompagné

de son «peintre de fleurs» C. Aubriet¹ et de son collègue botaniste A. Gundelscheimer, originaire de Franconie. Auparavant, il avait mis sur pied une nouvelle classification (*Institutiones Rei Herbariæ*, 1700) essentiellement basée sur les caractères de la fleur ; il faut se souvenir que la forme des feuilles et des tiges varie plus, en fonction de l'écologie et de la biologie des plantes, que celle de leurs fleurs. Malgré ses imperfections, ce système marque un progrès considérable sur ceux de ses prédécesseurs. Les plantes sont assemblées en groupes hiérarchisés qui s'emboîtent les uns dans les autres ; les espèces constituant chaque groupe, à un niveau hiérarchique donné, ont certaines caractéristiques en commun. Le concept de genre, unité à la fois synthétique et naturelle, apparaît ici clairement ; les espèces sont groupées en genres. Les genres eux-mêmes sont groupés en unités supérieures, conçues encore de façon inconstante et artificielle.

Au milieu du XVII^e siècle, Linné reprend l'idée de Tournefort, la formalise et la généralise. Il propose une nomenclature qui épouse la classification et facilite la communication ; il attribue à chaque espèce vivante (il étudie des milliers de plantes et d'animaux) un nom double, dont le premier mot est le nom du genre, et le second, celui de l'espèce. La simplicité, la fiabilité et la généralité d'application de ce système binaire allaient permettre l'accélération du progrès de la connaissance de la nature. Il classe les espèces végétales selon un système basé sur leur sexualité ; c'est le premier essai, qui semble aujourd'hui bien artificiel, d'une classification tenant compte de la biologie des plantes ; et c'est en même temps l'affirmation de la recherche d'une unité supérieure au genre où se regrouperaient tous les genres qui se ressemblent. Mais les critères choisis et leur faible nombre aboutissent souvent à rassembler des plantes fort différentes, bien qu'elles aient en commun les caractères retenus.

Linné groupe les plantes en fonction du nombre d'organes reproducteurs contenus dans leurs fleurs ; il établit des catégories définies par le nombre d'étamines, qu'il subdivise en sous-catégories selon le nombre de pistils ; dans la catégorie *Diandria* (= «à deux étamines») *Monogynia* (= «à un seul pistil»)

se trouvent réunies toutes les plantes à deux étamines et un seul pistil ; les autres caractères ne sont pas pris en considération.

On trouve donc rangés côte à côte, pour ne citer que quelques exemples :

Syringa (le lilas), actuellement classé dans la famille des Oléacées ;

Eranthemum, dans les Acanthacées ;

Circæa, dans les Onagracées ;

Veronica, dans les Scrophulariacées.

On voit à quel point cette classification est artificielle.

Il faut attendre 1789 pour que A. L. de Jussieu (*Genera Plantarum*) exprime la notion de famille telle que nous l'utilisons, c'est-à-dire entité naturelle réunissant des genres voisins. La rigueur et la constance de la méthode suivie, la vaste synthèse nécessaire à la conceptualisation des unités de classement, mettent l'œuvre de Tournefort au départ de la systématique moderne ; ses successeurs, Jussieu en particulier, ont prolongé sa pensée.

5 — LA BOTANIQUE BIOLOGIQUE

Dans les dernières années du XVII^e siècle, une idée nouvelle apparaît chez les botanistes : les sexes, mâle et femelle, existeraient chez les plantes. C'est là une compréhension du phénomène qu'il ne faut pas confondre avec ce qui n'était auparavant qu'allusions sans fondements et empirisme incompris. Dans l'antiquité déjà, on pratiquait la fécondation artificielle du dattier, comme le relate Hérodote (au V^e siècle av. J.-C.), mais sans attribuer à cette opération de signification sexuelle.

Le dattier est un palmier unisexe ; les individus femelles ne produisent des dattes que si leurs fleurs ont été fécondées par le pollen émis par les fleurs des individus mâles ; ces derniers, bien sûr, ne produisent

jamais de fruits. Une palmeraie doit obligatoirement posséder au moins quelques palmiers mâles ; leurs inflorescences sont cueillies et secouées au-dessus des inflorescences femelles pour assurer une fructification abondante.

Depuis longtemps aussi, on distinguait par les noms de «mâle» et «femelle» des espèces voisines ; ce n'étaient que des images, auxquelles on n'accordait pas de signification biologique.

La fougère mâle (*Dryopteris filix-mas*) et la fougère femelle (*Athyrium filix-femina*) sont deux espèces bien distinctes ; la seconde est plus grêle, plus finement divisée que la première, ce qui justifie qu'elle ait été qualifiée de femelle.

La forme à fleurs rouges du mouron des champs fut longtemps appelée «mâle», celle à fleurs bleues, «femelle».

En publiant les résultats de ses expérimentations, Camerarius (*Epistola de Sexu Plantarum*, 1694) montre d'une part l'existence de deux sexes chez les plantes, et d'autre part que la production de graines fertiles n'est possible qu'après participation des deux sexes. Les botanistes se passionnent et font de multiples autres démonstrations dans les années suivantes.

L'expérience menée par Sébastien Vaillant fit grand bruit dans le monde éclairé de l'époque. Il reconnut que les deux pistachiers cultivés à Paris, dans deux jardins distants de quelques centaines de mètres, étaient l'un mâle, l'autre femelle. Il saupoudra les organes femelles des fleurs du second avec le pollen récolté sur le premier. Et il obtint des pistaches — les seules que cet arbre ait jamais portées. Le pied femelle est toujours vivant, vieillissant, au Jardin des Plantes ; le pied mâle a malheureusement disparu peu après cette démonstration, avec le Jardin des Apothicaires qui se situait à l'emplacement de l'actuel Institut National Agronomique, à l'angle des rues Claude Bernard et de l'Arbalète.

Au début du XVIII^e siècle, la botanique a fait sienne la méthode expérimentale et a pu acquérir une dimension biologique nouvelle. Bien des botanistes s'enthousiasment pour les «amours des fleurs» auxquelles on attribue des comportements sexuels directement comparables à ceux des animaux.

Le pollen est appelé «poussière fécondante» et considéré comme l'homologue végétal du sperme animal, ce qui n'est pas exact.

Si les textes écrits à ce propos n'apportent pas toujours grand-chose de constructif, au moins le principe d'une fécondation de même type, commune aux animaux et aux végétaux, s'installe-t-il dans la pensée scientifique (**fig. 4**) ; il permet aux contemporains de prendre une certaine conscience de l'unité fondamentale des phénomènes vitaux.

Cependant, les modalités des différentes sexualités végétales et la complexité des phénomènes de l'alternance de générations ne seront découvertes qu'au cours de la seconde moitié du XIX^e siècle. C'est également à cette période que l'on abordera l'étude du fonctionnement métabolique des végétaux ; mais les progrès décisifs, sur ce sujet, n'interviendront qu'au XX^e siècle, parfois même dans sa seconde moitié.

6 — LA BOTANIQUE ÉVOLUTIONNISTE

En 1800, Lamarck exposa pour la première fois, devant l'Académie des Sciences, l'hypothèse selon laquelle des espèces peuvent, dans leur descendance, subir des transformations et être à l'origine d'autres espèces. L'idée était à l'époque trop nouvelle et les arguments de Lamarck, trop faibles malgré son enthousiasme, pour que le transformisme se développe. Lamarck fut ridiculisé par ses collègues, mais la notion de fixité des espèces, fermement établie par Aristote et qui avait traversé vingt-deux siècles sans contestation, avait subi une première atteinte ; elle n'allait pas tarder à s'effondrer devant les évidences.

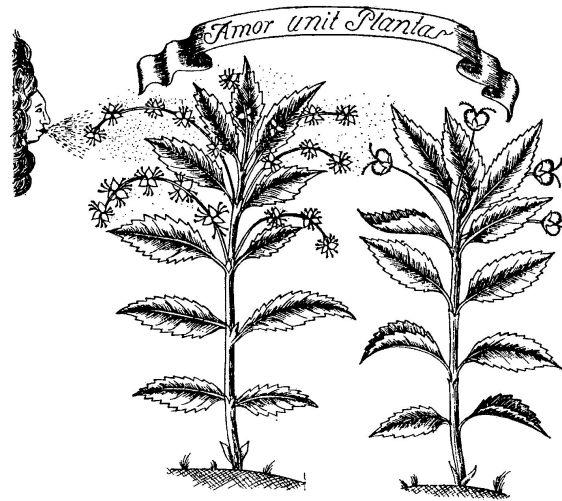


Fig. 4 - L'unité biologique des êtres vivants, découverte grâce à la sexualité. Dès le début du XVIII^e siècle, la découverte de la sexualité végétale modifie profondément le regard porté sur les plantes : on reconnaît en elles une vie semblable à celle des animaux. Sous une banderole romantique, Linné figure très exactement les organes sexuels et la fécondation de *Mercurialis annua* ; les individus sont unisexués : le pollen produit par le pied mâle (à gauche) est emporté par le vent (allégorie en haut à gauche) vers le pied femelle (à droite) ; le pollen est reçu par les stigmates en V. La pollinisation par le vent est bien décrite et sa finalité (la reproduction sexuée de la plante) est clairement exprimée par le titre : l'amour unit les plantes ! (Gravure sur cuivre publiée dans les œuvres de Linné, en 1746 (*Sponsalia Plantarum*) et rééditée en 1749 (*Amœnitates academicæ*), d'après un dessin de Linné datant de 1729).

La pensée évolutionniste

Un demi-siècle plus tard, Darwin exposait une autre pensée évolutionniste (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 1859), étendue et précisée par des travaux parus jusqu'en 1881. La pérennité d'une forme vivante passe nécessairement par une sexualité toujours renouvelée, qui contraint l'espèce à un perpétuel remaniement ; la variabilité, la plasticité du monde vivant, permettent l'émergence de formes plus efficaces, plus adaptées à un contexte donné ; ainsi se différencient les espèces. Et le monde que nous

connaissions est différent de celui d'autrefois, dont pourtant il est issu.

Malgré les tempêtes soulevées et les querelles durables engendrées, la notion d'évolution s'intégra à la pensée biologique.

L'évolution perceptible

Les travaux modernes portent en filigrane la réalité de l'évolution. La différenciation d'espèces, la spécialisation fonctionnelle et morphologique dans le cadre de tel mode de vie, l'adaptation d'un organe à une contrainte écologique, sont désormais du domaine des faits étudiés. La comparaison de formes voisines diversement évoluées permet de mettre en évidence des similitudes génétiques, biochimiques, qui reflètent de réelles parentés : l'évolution est entrée dans le domaine des phénomènes biologiques observables.

Évolution et classification

Les classifications botaniques ont rapidement tenté de rendre compte d'hypothétiques filiations entre des groupes de plantes ; elles ont voulu se rapprocher de la réalité du vivant et exprimer, par des relations de proximité actuelles, l'histoire du monde végétal au cours des temps géologiques. Les essais dans ce sens se multiplient, chaque travail apportant quelque amélioration (voir chap. 3, 3).

La classification des plantes se rapproche de plus en plus d'une image naturelle comparable à celle de rameaux issus les uns des autres, qui se différencient, se spécialisent, puis divergent les uns des autres et, à leur tour, se scindent en nouveaux rameaux. On tend vers une classification qui serait l'image instantanée d'un phénomène évolutif en cours, mais les progrès à faire sont encore importants.

Imperfection des classifications

La conception d'un tel édifice demande une large part d'interprétations et d'hypothèses que l'auteur, selon sa sensibilité, peut mettre en œuvre de diverses façons ; les

classifications sont donc toutes des tentatives, aucune n'étant totalement satisfaisante. Par ailleurs, les différences entre deux classifications peuvent paraître importantes alors qu'elles sont parfois dues essentiellement à la contrainte de l'exposé linéaire du texte ; les relations entre les formes vivantes sont multiples et l'esprit d'une classification est plus complexe qu'une simple énumération.

Malgré ses imperfections, la classification est la synthèse, perpétuellement remise en question, des savoirs acquis et des connaissances intuitives ; elle constitue donc le résumé d'une immense documentation intégrée à la pensée biologique et évolutionniste.

7 — LA BOTANIQUE UTILE

Pendant de longues périodes de l'histoire de l'Homme, la plante a été à la fois utilisée et méconnue. Aujourd'hui, les connaissances acquises sont importantes et cumulatives. On a entrepris de recenser les plantes utilisées dans nombre de pays, d'étudier leur modes d'exploitation dans différentes traditions. Une bonne part des espèces existantes est maintenant connue ainsi que la place de ces espèces dans la classification.

Ces progrès ont mis en évidence l'extraordinaire richesse de la nature, l'importance des lacunes de notre savoir et la prudence que celles-ci nous imposent. Ce dernier point ne doit jamais être oublié.

On sait que les ressources les plus nombreuses, les plus originales, les moins coûteuses, se trouvent dans le monde végétal. Il serait temps que l'homme se tourne vers elles, en profite avec respect et préserve le vaste stock de possibilités génétiques représenté par la diversité végétale de la planète. Pendant des millions d'années, le phénomène évolutif a fait apparaître de nouvelles formes de vie tandis que disparaissaient des formes plus anciennes, moins adaptées ; le rythme des apparitions était légèrement supérieur à celui des disparitions. Depuis quelques décennies, on assiste à une accélération du rythme des disparitions ; actuellement, les espèces disparaissent un million de fois plus vite qu'elles

n'apparaissent. Bien peu subsiste des formes horticoles obtenues par l'homme au cours des millénaires.

Cette diversité du monde vivant est sa caractéristique la plus précieuse. Elle seule garantit son potentiel utilisable, exploitable, en maintenant les diversités génétiques quelles qu'elles soient ; car c'est probablement dans les êtres les plus étranges, les moins ordinaires, que se trouveront les caractéristiques d'exception dont les manipulations génétiques auront un jour besoin pour régénérer les formes végétales nécessaires à l'homme.

Préserver avec respect et non stocker en réserve ; laisser foisonner comme la vie le fait naturellement et non maintenir sous contrôle des échantillons de collection ; sans trier, sans choisir ; respecter la plante variante, celle qui dévie, qui diffère de ses congénères ; respecter l'exception et même l'inutile - comment la juger telle ? La richesse du monde végétal, si elle est conservée, sera garante de la poursuite future de l'aventure humaine.

L'avenir de l'homme est indissociable de celui de la plante, partenaire reconnu non seulement du progrès humain, mais aussi de toute vie animale, de toute industrie, de tout consommateur d'oxygène et d'énergie.



PREMIERE PARTIE

la botanique logique

CHAPITRE 2

Les noms des plantes



La diversité des propriétés des plantes interdit qu'on utilise une espèce à la place d'une autre ; on doit donc s'assurer que l'on désigne chacune d'un nom correct et universellement reconnu, d'un nom rigoureusement unique et constant ; cette précaution est particulièrement nécessaire, étant données la richesse du monde végétal (il y a près de 240 000 espèces de plantes à fleurs dans le monde actuel) et la gravité des conséquences d'éventuelles confusions.

1 — DIFFÉRENTS MOYENS DE DÉSIGNER LES PLANTES

Noms vulgaires (ou vernaculaires)

Dans toutes les civilisations humaines, les plantes connues, utilisées ou redoutées, ont été nommées. Les noms ainsi donnés ne recouvrent pas nécessairement des espèces au sens du naturaliste, les critères pouvant être très éloignés de la reconnaissance d'une entité biologique. D'autre part, une même plante reçoit, selon les traditions, les langues, les cultures, des noms différents dont beaucoup ne sont pas répertoriés, parce qu'aujourd'hui abandonnés, ou trop localement employés, ou appartenant à une langue non écrite. La troisième caractéristique des noms vernaculaires est qu'on peut trouver sous le même nom des espèces très différentes les unes des autres. Quelques exemples montreront, mieux qu'une explication, la complexité et la trahison de la nomenclature vernaculaire à l'égard des utilisateurs de plantes.

On trouve sous un même nom des plantes ayant la même utilisation alimentaire, médicinale, magique, etc., même si elles sont différentes les unes des autres : **herbe du foie** désigne une plante utilisée pour soigner cet organe, qui est soit *Hepatica nobilis*, soit *Verbena officinalis*.

Un même nom peut s'appliquer à des plantes ayant un caractère commun, un aspect commun : **queue de renard** évoque le port de la plante ou de son inflorescence, et désigne, dans la seule province de Normandie :

Alopecurus pratensis *Melampyrum arvense*

Amaranthus caudatus *Typha latifolia*

Carex vulpina *Equisetum arvense*

Phleum pratense *Equisetum palustre*

Spergula arvensis *Equisetum telmateia*

Ortie désigne des plantes ayant des feuilles pointues, fortement dentées et velues ; elles ne sont pas nécessairement urticantes. Les «vraies» orties sont les espèces du genre *Urtica* ; elles sont urticantes et leurs fleurs, sans pétales, sont minuscules et vertes.

Urtica urens = ortie brûlante ou petite ortie, occasionnellement médicinale.

Urtica dioica = grande ortie ; très banale, elle est médicinale, alimentaire (légume), fourragère et anecdotiquement plante à fibres ; mauvaise herbe redoutable des jardins, on en fait aussi un engrais naturel.

On appelle aussi orties des plantes de la famille des Labiées, non urticantes, aromatiques, et dont les fleurs ont des corolles visibles ; il serait dangereux

de les confondre avec les vraies orties, dont elles diffèrent profondément :

Lamium album = ortie blanche (couleur des fleurs),
ortie morte (elle ne pique pas), fausse ortie ;

Lamium galeobdolon = ortie jaune (couleur des fleurs),
ortie morte des bois ;

Lamium maculatum = ortie rouge (fleurs pourprées),
ortie tachée (feuilles souvent maculées de blanc) ;

Lamium purpureum = ortie rouge (fleurs pourprées),
ortie morte ;

Stachys sylvatica = ortie puante (odeur aromatique forte) ;

Stachys germanica = ortie molle ;

Galeopsis tetrahit = ortie royale, ortie épineuse
(plante à contact rude) ;

Galeopsis ladanum = ortie rouge.

On appelle encore ortie la mercuriale, de la famille
des Euphorbiacées :

Mercurialis annua = ortie bâtarde.

Il faut noter que le même nom vulgaire désigne
parfois plusieurs espèces dis-
tinctes ; c'est le cas ici de :

ortie morte = *Lamium album*, *L. purpureum*, *L. galeobdolon*

ortie rouge = *Lamium purpureum*, *L. maculatum*,
Galeopsis ladanum

D'une région à une autre, un même nom peut changer de sens
et désigner des plantes différentes :

«**Chardon-béni**»² désigne :

Eryngium campestre en Normandie

Carthamus lanatus et *Cnicus benedictus* dans la
région méditerranéenne

Inversement, on peut utiliser des noms vernaculaires différents pour désigner une même espèce :

Le populage des marais (*Caltha palustris*) porte plus de 90 noms anglais, 140 noms allemands et 60 noms français.

Autre exemple :

on a recensé 23 noms vulgaires différents pour désigner la grande digitale pourpre, *Digitalis purpurea*, dans la seule province de Normandie :

Claquets	Clapets	Tacot
Claquettes	Clacreux	Gueule-de-loup
Kiaquets	Chiacreux	Gantelée
Fllaquets	Carquelot	Gandelée
Yaquets	Clochettes	Gants (de) Notre-Dame
Craquets	Nunu	Gants-de-(à)-la-(bonne)-Vierge
Craquerole	Toctoc	
Traquets	Tocards	Gant

L'emploi de chacun de ces noms est souvent restreint à une région très limitée, à un village, à une petite vallée.

Un exemple particulièrement démonstratif de la confusion engendrée par l'utilisation des noms vulgaires, et des dangers qu'elle peut entraîner, est celui du **laurier**, plante liée à nos traditions alimentaires, médicinales et culturelles s'il en est, mais dont le nom commun est aussi appliqué à bien d'autres espèces dont la plupart sont des toxiques majeures :

laurier-sauce = *Laurus nobilis*

laurier d'Apollon = id.

laurier-des-bois = *Daphne laureola* (très toxique)
laurier-rose = *Nerium oleander* (très toxique)
laurier-des-Alpes = *Rhododendron ferrugineum* (très toxique)
laurier-rose-des-Alpes = id.
laurier d'Alexandrie = *Ruscus racemosus* (toxique)
laurier-cerise = *Prunus laurocerasus* (toxique)
laurier-à-crêmes = id.
laurier du Portugal = *Prunus lusitanica* (toxique)
laurier-tin = *Viburnum tinus* (toxique)
laurier-de-Saint-Antoine = *Epilobium angustifolium*

Polynômes latins et notion de genre

De longue date les botanistes avaient pris conscience de cette difficulté, et préconisé l'emploi d'une langue unique, le latin ; les anciens traités de matière médicale, qui furent les premiers ouvrages de botanique, nomment les plantes en latin et indiquent les noms vulgaires de chaque espèce, pour mémoire, dans diverses langues. Toutefois, chaque auteur améliorait ces noms latins, donc les modifiait ; par souci de précision, on en vint à nommer les espèces par de courtes phrases descriptives, toujours remaniées d'ouvrage en ouvrage ; ces noms composés sont appelés **polynômes** (voir [fig. 5](#)).

Le petit trèfle blanc si commun que nous appelons *Trifolium repens* était nommé *Trifolium pratense album* par Tournefort en 1700, et *Trifolium caule repente, spicis depressis, siliquis tetraspermis* par Haller en 1742.

Ces noms peu utilisables engendraient une confusion qui s'aggrava lorsque le nombre des espèces connues et décrites s'accrut, à la suite des découvertes lointaines, au début du XVIII^e siècle. Dans un souci de conception systématique et de clarification nomenclaturale, Tournefort avait systématiquement attribué chaque espèce à un **genre**, unité synthétique formée de la réunion des espèces les plus voisines (voir aussi au chapitre 3). Le concept de genre est souvent immédiatement perceptible à l'observation : les trèfles (genre *Trifolium*) se reconnaissent intuitivement comme tels bien que

les espèces qui composent ce genre soient nombreuses (près de trois cents, réparties dans les pays tempérés et subtropicaux) ; un tel concept est nécessairement très ancien, mais il n'avait jamais encore été généralisé.

634 DIDYNAMIA ANGIOSPERMIA.

petiolata, scabra, opposita. Pedunculi axillares, oppositi, brevissimi, capitati. Capitula retrorsum imbricata squamis innumeris, tetragona, ovata, magnitudine pif, flosculo inter singulam squamam.

SESAMUM.

- orientale.* 1. SESAMUM foliis ovato-oblongis integris. *Hort. cliff.* 318. *Fl. zeyl.* 318.
Sesamum pedunculo inter duas glandulas. *Vir. cliff.* 60.
Roy. lugdb. 292.
Digitalis orientalis Sesamum dicta. T. Burm. zeyl. 87.
t. 38. f. 1.
Schit-clu. Rheed. mal. 9. p. 105. t. 54.
Habitat in Zeylona, Malabarica. ☉
- Indicum.* 2. SESAMUM foliis inferioribus trifidis. *Roy. lugdb.* 292.
Sesamum alterum, foliis trifidis, orientale, semine obscuro. Pluk. alm. 344. t. 109. f. 4.
Habitat in India. ☉

MIMULUS

- tingens.* 1. MIMULUS. *Hort. upf.* 176. t. 2. * *Act. upf.* 1741. p. 82.
Lyfimachia galericulata f. Gratiola elatior non ramosa. Gron. virg. 69.
Gratiola canadensis latifolia, flore magno cæruleo. Bærb. lugdb. 2. p. 265.
Digitalis perfoliata glabra, flore violaceo minore. Morif. hist. 2. p. 479. f. 5. t. 8. f. 6. *Raj. hist.* 769.
Habitat in Virginia, Canada. ☿

RUELLIA.

- strepens.* 1. RUELLIA foliis petiolatis, floribus verticillatis subsessilibus. *Hort. upf.* 178.
Ruellia foliis petiolatis, fructu sessili conferto. Hort. cliff. 318. *Gron. virg.* 73. *Roy. lugdb.* 291.
Ruellia strepens, capitulis comosis. Dill. elzb. 300. t. 249. f. 321.
Habitat in Virginia, Carolina. ☿
- clandestina.* 2. RUELLIA foliis petiolatis, pedunculis longis subdivi-
 sis nudis. *Hort. upf.* 179. *
Ruellia foliis sessilibus, pedunculis trifloris. Hort. cliff. 308. *Roy. lugdb.* 291.

Ruel-

Fig. 5 - Binômes linnéens et polynômes prélinnéens. Une page du *Species Plantarum* (première édition, 1753), ouvrage dans lequel Linné normalise pour la première fois l'appellation des espèces végétales : toutes sont désignées exclusivement par des binômes. Sous une forme qui peut paraître déroutante à notre époque, l'ouvrage donne de nombreuses indications. Chaque espèce est désignée par un binôme constitué du nom de genre (prenons pour exemple le genre *Sesamum*) et de l'épithète spécifique inscrite dans la marge (*orientale* ou *indicum*) ; le nom de ces deux espèces se lit *Sesamum orientale* et *Sesamum indicum*. Pour chaque espèce, Linné cite les noms antérieurs (polynômes) par lesquels on désignait le plus souvent la plante à son époque, et les ouvrages dans lesquels ces polynômes étaient employés. La correspondance entre polynômes pré-linnéens et binômes

linnéens est donc clairement établie. Le texte concernant l'espèce ***Sesamum orientale*** se lit ainsi :

- elle fut nommée «***Sesamum foliis ovato-oblongis integris***» par Linné lui-même dans deux de ses publications antérieures , *Hortus Cliffortianus*, 1737 (page 318) et *Flora zeylanica*, 1747 (page 318) ;

- elle fut aussi appelée «***Sesamum pedunculo inter duas glandulas***» par Linné encore dans son *Viridarium Cliffortianum*, 1737 (page 60) et par van Royen, *Flora Leydensis Prodrromus*, 1740 (page 292) ;

- Burmann l'avait désignée par «***Digitalis orientalis Sesamum dicta***» dans son *Thesaurus zeylanicus*, 1737 (page 87 ; la plante est illustrée par la [figure 1](#) de la planche 38).

- Rheede tot Draakenstein l'avait appelée «***Schit-elu***» dans son *Hortus Indicus Malabaricus*, publié entre 1678 et 1703 (volume 9, page 105 et planche 54). La dernière ligne concernant *Sesamum orientale* signale le pays d'origine de la plante : Ceylan et la côte de Malabar (Inde). Enfin, un signe donne une indication sur la longévité de la plante et donc sa biologie ; le cercle marqué d'un point veut dire plante annuelle.

Tous les genres portés sur cette page sont classés par Linné dans la même catégorie, appelée *Didynamia* (les étamines sont au nombre de 4, dont deux sont plus courtes que les autres) - *Angiospermia* (les graines sont enfermées dans un fruit). Mais actuellement on les classe dans trois familles différentes (*Sesamum*, *Pédaliacées* ; *Mimulus*, *Scrophulariacées* ; *Ruellia*, *Acanthacées*).

N.B. : Lors de la lecture d'ouvrages antérieurs au XIX^e siècle, il faut se souvenir qu'on utilisait les deux formes graphiques de la lettre S (S «court» et S «long»).

Tournefort désigne le genre par un nom qui figure en premier rang dans le nom des espèces qu'il rassemble ; ces espèces se différencient les unes des autres par quelques mots descriptifs placés ensuite ; autrement dit, les noms des espèces d'un même genre commencent tous par le même mot, qui est le nom du genre. Par la généralisation de ce système, chaque

nom d'espèce désigne cette espèce, **elle et nulle autre**, et exprime simultanément ses affinités (avec les autres représentants du même genre) et donc sa place dans la classification (voir la notion d'espèce, au chapitre 3, 2).

Mais les noms des espèces étaient plus ou moins longs, formés d'un nombre variable de mots ; leur manipulation était lourde et donc les utilisateurs les modifiaient à leur gré pour tenter de les rendre tantôt plus concis, tantôt plus précis ; ils variaient sans cesse, et les ouvrages étaient encombrés des références aux autres polynômes désignant la même plante.

Binômes linnéens³

Linné poussa plus loin la normalisation des noms et supprima les polynômes encombrants et fluctuants. Dans son système, chaque espèce est désignée par deux mots (**fig. 5**) :

- le nom du genre auquel elle appartient (substantif, écrit avec une majuscule initiale) ;
- une épithète (écrite avec une minuscule initiale ; l'usage qui voulait que les épithètes dérivées de noms propres s'écrivent avec une majuscule est désormais abandonné) qui désigne l'espèce à l'intérieur du genre.

Pour éviter toute confusion, une épithète ne peut être utilisée qu'une seule fois dans un genre, pour désigner une espèce donnée et nulle autre.

La même épithète peut être employée dans d'autres genres ; cette règle, absolue en botanique, est calquée sur la coutume qui veut qu'il n'y ait qu'un François parmi les enfants de la famille X, mais que d'autres enfants, dans les familles Y ou Z, puissent se prénommer François.

L'épithète de l'espèce perd sa valeur descriptive pour n'être plus qu'une désignation symbolique ; elle permet de distinguer les espèces par des noms différents mais ne prétend pas (étant données sa brièveté et les circonstances souvent anecdotiques de son choix) fournir des éléments de reconnaissance des

espèces : elle n'a que la valeur d'une étiquette. L'application d'un nom ne dépend pas de sa signification.

Les noms de genres et d'espèces peuvent, indifféremment, avoir ou non une signification ; ils ne sont que le véhicule permettant la transmission d'un concept (la notion d'unité taxonomique constituée d'une multitude d'individus biologiques est en effet de nature conceptuelle). Si l'étymologie leur confère un sens précis, ils peuvent, ou non, s'appliquer judicieusement aux plantes désignées ; il n'y a aucun inconvénient juridique à ce que l'image qu'ils expriment ne corresponde pas aux plantes qu'ils désignent. Il est toutefois bien préférable que le nom évoque un détail ayant trait à la plante ; il peut alors servir d'aide-mémoire ou permettre de maintenir un savoir qui sans cela tomberait dans l'oubli.

Exemples de noms descriptifs ; ils aident à reconnaître l'espèce :

Trifolium subterraneum : les feuilles ont trois folioles (*Trifolium*) et la plante enterre ses fruits avant leur maturité (*subterraneum*) ; le nom décrit exactement la plante désignée, mais cet argument ne justifie pas l'emploi du nom.

Paris quadrifolia a quatre feuilles, quatre sépales, quatre pétales.

Bougainvillea spectabilis : le navigateur Bougainville (1729-1811) découvrit la plante au Brésil ; *spectabilis* signifie magnifique, spectaculaire. Le nom s'applique exactement à l'espèce.

Helleborus niger se traduit mot à mot par «hellébore noir» ; c'est cependant la rose de Noël, à fleurs blanches. Mais le rhizome souterrain est noirâtre : le nom décrit exactement un aspect peu apparent de la plante.

Socratea exorrhiza : ce genre de palmiers n'existe qu'en Amérique tropicale ; *exorrhiza* signifie «racines externes», ce qui décrit bien la plante dont

le tronc est porté au-dessus du sol par des racines-échasses. Mais il est dédié à Socrate qui, bien sûr, n'en eut jamais connaissance ; il n'y a aucune relation entre le philosophe et ce palmier.

Exemples de noms dédiant la plante à une personne dont la mémoire, ainsi, sera conservée.

Abutilon avicennæ est dédié à Avicenne (980-1037), illustre médecin-philosophe persan.

Epilobium duriei a été dédié par Godron à son ami, le botaniste Durieu de Maisonneuve (1796-1878).

La coutume veut qu'on ne donne pas son propre nom à une plante ; cependant Linné a lui-même nommé *Linnæa* une petite Caprifoliacée qu'il affectionnait et dont il faisait broder l'effigie sur son vêtement. C'est, semble-t-il, le seul cas connu.

Exemple de noms rappelant l'origine géographique ou écologique de la plante qu'ils désignent, ou sa période de floraison : *Neillia tibetica*, arbuste originaire du Tibet.

Guiera senegalensis, des savanes africaines, a d'abord été découvert au Sénégal.

Mais *Circæa lutetiana* (*Lutetia* = Lutèce, nom antique de Paris) ne veut pas dire que la plante est de Paris ; c'est la circée «des Parisiens». Au XVI^e siècle, les botanistes parisiens l'appelaient *Circæa*, alors que ce nom, à Montpellier, désignait une autre herbe.

Viola palustris (de *Palus* = marécage) est la violette des marais

Torenia sylvicola, (de *Silva*, devenu *Sylva* = forêt, et *Colo* = j'habite) petite herbe du sous-bois de la forêt équatoriale (africaine).

Le muguet, *Convallaria majalis* (de *Malus* = mois de Mai) fleurit au mois de mai. Certains noms sont des images symboliques, mais n'ont pas de signification objective en relation avec la plante qu'ils désignent :

Dryopteris filix-mas, la fougère mâle ; *Dryopteris* veut dire fougère des chênes et évoque l'ombrage où elle pousse ; *filix-mas*, mot à mot «fougère mâle», ne signifie pas que la plante soit de sexe mâle (les fougères, au stade où on les observe, ne sont ni mâles ni femelles) ; ce n'est qu'une allusion à sa robustesse.

Des noms peuvent donner une image erronée de la plante qu'ils désignent ; bien que ce soit regrettable, le nom demeure nomenclaturalement correct et utilisable : *Tetragonolobus maritimus* : *Tetra-gono-lobus* signifie gousse à quatre côtés ; le fruit a une section losangique, il est bien décrit ; mais *maritimus* s'applique mal à la plante qui pousse indifféremment dans les plaines et les montagnes jusqu'à une altitude d'au moins 1800 m, sans préférence pour les régions maritimes.

Scilla peruviana : *peruviana* veut dire du Pérou ; mais cette espèce, originaire des pays de la Méditerranée occidentale, est inconnue en Amérique du Sud. Son nom vient de ce que des bulbes de la plante furent apportés d'Afrique du Nord au jardin botanique de Montpellier par un bateau appelé «le Pérou».

Lors de la description d'une espèce nouvelle, l'auteur doit se souvenir que le nom choisi pour désigner la plante encore inconnue survivra dans l'avenir, et sera employé par des botanistes et utilisateurs parlant les langues les plus diverses. Il est souhaitable que ces noms soient simples, faciles à mémoriser et à prononcer, et qu'ils fassent référence soit à un détail descriptif, soit à quelque chose ou quelqu'un qui mérite de rester dans les mémoires et demeure respectable.

Un nom *valablement créé* est, indiscutablement, celui qui doit être utilisé pour désigner la plante à laquelle il a été attribué.

Les conditions pour que la création actuelle d'un nom d'espèce soit valable sont énoncées dans le chapitre 2, 2.

Le binôme valable doit être utilisé pour l'espèce à laquelle il s'applique, quelles que soient la nature et la signification de ce nom. On ne peut que conseiller d'éviter à tout prix la mode passagère, le bizarre et le ridicule lorsque l'on a à nommer une plante.

Quelques noms étranges :

Kalanchoë srilazari fut dédié au dictateur portugais mort en 1970.

Cependant, *Olea mussolinii* n'a pas été dédié au dictateur italien, mais à un homonyme, garde forestier, qui avait récolté la plante ; dans ce cas, l'épithète n'a rien d'étrange ; elle conserve la mémoire d'un homme qui, un jour, sut remarquer et collecter un arbre encore inconnu.

La latinisation de noms appartenant à des langues très différentes du latin donne parfois des appellations curieuses :

C'est le cas de la variété *mpwapwensis*, dans l'espèce *Albizzia glaberrima*, qui a reçu un nom d'origine africaine, latinisé ;

ou d'*Opithandra dinghushanensis* dont l'épithète est basée sur un nom géographique chinois.

L'étymologie de l'épithète spécifique d'*Englerophyton somiferanum* n'est pas facile à décrypter ; c'est une allusion à la Société des Mines de Fer de Mékambo (So.Mi.Fer), qui exploita un temps un gisement au Gabon ; quel botaniste se souviendra longtemps de cette entreprise ? Mais l'arbre forestier conservera son nom. - *Englero - phyton* = plante de grande taille dédiée à Engler, illustre botaniste allemand (1844-1930) qui étudia, entre autres, la flore africaine ; le choix du nom de genre est parfaitement justifié.

Une autre étymologie peu apparente, celle d'*Aubregria*, genre dédié simultanément à deux

grands botanistes français qui travaillèrent ensemble dans la première moitié du XX^e siècle, Aubréville et Pellegrin.

Dans les ouvrages imprimés, les noms latins figurent dans une typographie italique, et toujours dans l'alphabet latin, quelle que soit la langue du texte au sein duquel ils prennent place.

2 — LA NOMENCLATURE BOTANIQUE

La nomenclature binominale de Linné rencontra le succès qu'elle méritait ; elle est seule utilisée, dans le monde entier, depuis près de deux siècles et demi. Bien que simple technique, elle a contribué à donner au concept d'espèce une forme simple et concise, et a facilité l'expression et la communication botaniques puisque un même binôme latin désigne à lui seul une espèce, et une seule.

Le Code de Nomenclature

A partir du système de Linné se sont peu à peu établies des pratiques visant à ne reconnaître pour chaque espèce qu'**un seul nom valable**, utilisé par tous les botanistes et dans le monde entier ; telle plante a pu, au cours du temps, recevoir d'autres noms, mais ceux-ci doivent être laissés de côté. Pour que le choix du nom valable soit universellement admis, il doit être guidé par une réglementation précise, permettant de le distinguer des autres noms et justifiant l'abandon des autres ; tout changement intempestif sera alors évité par la suite.

La nécessité de fixer les noms des plantes d'une façon satisfaisante aux points de vue pratique et scientifique, aussi bien que la grande complexité de la littérature botanique, vu l'ampleur de son objet, ont incité les botanistes à se concerter en Congrès Internationaux afin de définir les règles à suivre pour être sûr que chaque espèce soit effectivement et partout désignée par un seul nom. C'est ainsi que fut publié en 1867 le premier texte de ce type, appelé alors *Lois de la Nomenclature Botanique* ; l'édition parue à la suite du Congrès International de Vienne (Autriche) en 1904 prit pour la première fois le titre de *Code de la Nomenclature Botanique*.

Depuis 1947, ces Lois sont régulièrement révisées et rééditées sous la forme d'un ouvrage appelé, depuis 1952, *International Code of Botanical Nomenclature* ; sa mise à jour a lieu approximativement tous les cinq ans, lors de chaque Congrès International de Botanique, et sa publication est mise au point par l'*International Association for Plant Taxonomy*. Longtemps publié en trois langues (Anglais-Français-Allemand), c'est un véritable code juridique qui essaie d'envisager tous les cas de problèmes nomenclaturaux possibles et indique, pour chacun, le mode de règlement souhaitable. L'édition de 1988, faisant suite au Congrès International de Berlin, est la première publiée exclusivement en anglais (fig. 6).

Binôme et nom de son auteur

Pour être valablement nommée, chaque espèce a dû faire l'objet d'une **publication** (effectivement distribuée et mise à la disposition de quiconque en ayant besoin, actuellement et dans le futur) où apparaissent :

International Code
of
Botanical Nomenclature
Adopted by the Fourteenth International Botanical
Congress, Berlin, July–August 1987

Prepared and edited by
W. GREUTER, Chairman
H. M. BURDET, W. G. CHALONER, V. DEMOULIN, R. GROLLE, D. L. HAWKS-
WORTH, D. H. NICOLSON, P. C. SILVA, F. A. STAFLEU, E. G. VOSS, Members
J. MCNEILL, Secretary
of the Editorial Committee

1988
Koeltz Scientific Books
D-6240 Königstein, Federal Republic of Germany

Fig. 6 - Page de titre du Code International de Nomenclature Botanique, édition de 1988, tenant compte des travaux du quatorzième Congrès International de Botanique réuni à Berlin. Le Code est mis à jour et réédité à la suite de chaque

Congrès International de Botanique ; les précédents s'étaient réunis à Sydney, Leningrad, Tokyo, Édimbourg... L'édition de 1988 est la première à ne comporter qu'un texte anglais, les précédentes étaient trilingues (anglais, français, allemand). Les articles du Code, rigoureux et arides, réglementent l'appellation scientifique des plantes afin qu'à chaque espèce soit attribué un nom et un seul.

- le **binôme** choisi, comprenant une épithète non encore utilisée comme nom d'espèce dans le genre considéré ; à dater de cette publication, cette épithète ne pourra jamais plus être appliquée à une autre espèce du même genre ; le nom de l'auteur de la publication (et/ou celui du botaniste responsable du nom de la plante s'il est différent) doit figurer ;
- une **description** de la plante **en latin**, langue universelle traditionnelle qui dispense de privilégier une langue nationale et qui est toujours employée, dans ce cas et par les botanistes du monde entier, dans les travaux modernes ;
- la citation d'un **échantillon-type**, plante étudiée par l'auteur du nom et conservée (à l'état sec ou dans un liquide conservateur comme l'alcool) dans un grand herbier officiellement répertorié, de préférence international ; cet échantillon constitue la référence matérielle à laquelle doit s'appliquer le nom, et, permet de vérifier ultérieurement la description de la plante (voir le chapitre 3, 1).

Avant de nommer une plante, il est nécessaire de s'assurer, par tous les moyens possibles, qu'aucun nom valable ne peut s'y appliquer.

L'espèce ainsi décrite et nommée sera alors désignée par le binôme qui est désormais le sien, suivi du **nom de l'auteur** responsable de la publication.

C'est ainsi qu'on écrit :

- *Thymus serpyllum* L.
- *Geranium lanuginosum* Lam.
- *Knautia foreziensis* Chassagne et Szabo

On abrège Linné en L., Lamarck en Lam., mais tous les noms d'auteurs ne sont pas nécessairement abrégés ; les auteurs responsables d'un grand nombre de noms sont désignés par une abréviation, sauf si leur nom est bref, à condition qu'elle ne soit pas source de confusion.

Bertoloni est abrégé en Bertol., mais Bertero ne s'abrège pas.

La façon d'abrégé les noms est rigoureusement définie, ni l'improvisation ni la fantaisie ne sont tolérées.

Lamarck fut autrefois abrégé en Lmk. par certains auteurs ; cette forme est désormais bannie, on doit utiliser Lam.

Les prénoms ne sont cités que pour distinguer deux botanistes portant le même nom : Antoine-Laurent de Jussieu s'abrège en Juss., sans prénom ; son fils Adrien, en Adr. Juss.

Une abréviation porte toujours un point final, même si elle comporte la dernière lettre du nom ; ce point permet de savoir si le nom est abrégé ou non.

Si beaucoup de plantes à fleurs ont été ainsi nommées au cours des deux derniers siècles, ce travail n'est pas terminé : il n'est pas rare de découvrir, surtout dans les pays tropicaux, des espèces qui n'ont encore jamais été ni étudiées ni nommées, et il se décrit, dans le monde, des centaines de ces inconnues chaque année.

Depuis 1945, on décrit chaque année en moyenne 350 espèces nouvelles pour le seul continent africain. Ce rythme ne marque encore aucun signe de fléchissement après bientôt 50 ans.

Depuis l'époque de Linné, les conditions de publication d'un nom d'espèce nouvelle n'ont pas toujours été aussi strictement définies que maintenant ; l'interprétation des ouvrages anciens, même en suivant rigoureusement l'esprit du Code, est souvent délicate.

Un nom n'est valable qu'à dater du jour où il a été publié, accompagné d'une description de l'espèce qu'il désigne. Cette

description doit être rédigée en latin pour les espèces publiées depuis 1935 ; avant cette date, la publication d'une description dans une langue quelconque suffisait.

Jusque dans les années 1930, beaucoup d'ouvrages de botanique étaient, au moins en partie, rédigés en latin ; de ce fait, peu de descriptions ont été publiées en d'autres langues.

Nécessité d'une description accompagnant la première publication d'un nom désignant une espèce jusque là innommée :

- en 1913, A. Chevalier publie le binôme *Rotala rotunda* pour une petite espèce amphibie encore inconnue, mais la publication ne comporte aucune description de la plante ; *R. rotunda* est ce qu'on appelle un *nomen nudum* («nom nu»), irivalide ; la plante reste innommée, ce nom n'est pas utilisable ;
- en 1967, A. Raynal publie pour la même espèce le nom *R. pterocalyx*, accompagné d'une description latine.

Malgré l'antériorité du nom de Chevalier, la plante doit s'appeler *R. pterocalyx*.

La notion de type d'une espèce

Avec la publication du nom, la citation d'un échantillon de référence, appelé **type nomenclatural de l'espèce**, est actuellement nécessaire. Il s'agit d'un échantillon d'herbier aussi représentatif que possible, conservé dans une grande collection officielle (voir le chapitre 3, 1) et auquel se rattache indissolublement le nom créé ; il a évidemment été étudié par l'auteur du nom lors de sa création.

Il ne faut pas considérer le type nomenclatural comme un représentant de la moyenne idéale de l'espèce considérée : sa signification n'est pas systématique, mais seulement nomenclaturale ; il n'est pas représentatif de l'entité biologique qu'est l'espèce, il est le support du nom que porte cette entité à laquelle il appartient. Cette nuance peut être

analysée comme suit (**fig. 7**) : si l'on considère les individus génétiques constituant une espèce, ils varient dans la plupart de leurs caractères et, comme dans tout groupe vivant, on ne peut trouver deux individus identiques. Si l'on porte ces variations, après les avoir chiffrées, sur un diagramme où chaque point figure un individu, on obtient un nuage de points : l'ensemble des individus s'aggrave en une unité plus ou moins diffuse qui représente l'espèce, unité caractérisée, entre autres critères, par l'ampleur de ses variations. Certains individus seulement sont très proches de la moyenne statistique qui peut n'être représentée par aucun individu réel ; l'individu dont tous les caractères ont une valeur exactement moyenne n'est souvent qu'un concept, mais il définit statistiquement les normes de l'espèce.

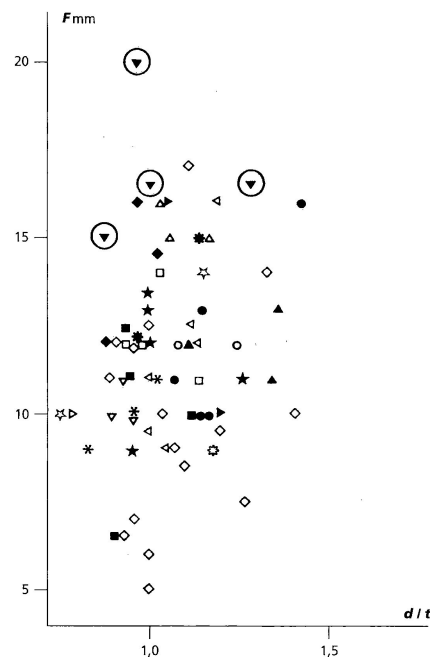


Fig. 7 - Situation du type dans la variabilité d'une espèce.

Le type d'une espèce est un échantillon de plante ; il est le support physique auquel est rattaché le nom que porte l'espèce. Ce spécimen entre clairement dans la définition de l'espèce, mais il n'est pas nécessairement représentatif d'une «norme idéale» de l'espèce ; il fixe le nom de l'espèce, mais non pas sa délimitation scientifique.

*Dans cet exemple, on analyse la variation de quelques caractères floraux chez *Voyria primuloides* (rare petite Gentianacée saprophyte sans chlorophylle de la forêt*

équatoriale africaine). Chaque fleur étudiée est portée sur le diagramme ; toutes les fleurs d'un même échantillon d'herbier sont représentées par un même figuré.

En abscisses, rapport longueur des dents du calice/longueur de son tube ; en ordonnées, diamètre de la corolle.

Les quatre fleurs du type (entourées) se situent au bord supérieur du nuage de points : elles sont donc éloignées (en ce qui concerne les caractères considérés) de la moyenne de l'espèce (le type est l'échantillon Soyaux 166, récolté au Gabon) (Repris de A. R.-R., *Adansonia*, 1967).

Le type nomenclatural, au contraire, n'est pas de nature conceptuelle, c'est la référence matérielle à laquelle se rattache le nom. Il appartient au nuage de points, mais n'est pas nécessairement proche de la moyenne des caractéristiques observables et chiffrables. Il donne au nom une base physique, réétudiable et contrôlable, qui s'oppose à ce que le nom de cette espèce soit appliqué, après un éventuel remaniement systématique, à une autre espèce.

Priorité et synonymes

Au cours de la période linnéenne (c'est-à-dire depuis les premières publications de Linné) bon nombre d'espèces ont reçu chacune plusieurs noms ; cette anomalie peut avoir plusieurs raisons :

— *raison nomenclaturale* ; l'isolement des botanistes, surtout autrefois, pouvait les amener à décrire une plante en ignorant qu'un lointain collègue avait déjà nommé la même espèce ;

Une petite espèce des sols humides, récoltée au Mexique, fut nommée *Rotala mexicana* en 1830 ;

— en 1856, la même espèce, récoltée à Madagascar, fut nommée *R. pusilla* ;

— en 1862, récoltée en Australie, elle fut nommée *R. apetala* ;

— en 1867, elle fut nommée *R. spruceana* d'après une récolte du Brésil et

R. pygmæa d'après une récolte d'Inde ;

— plusieurs autres noms lui furent encore donnés par la suite, par des auteurs tous différents qui ignoraient que la plante avait déjà été nommée. On doit bien sûr utiliser le nom le plus ancien, *R. mexicana*.

— *raison systématique* ; l'espèce peut être conçue comme un grand groupe variable, ou, par d'autres auteurs, comme plusieurs «petites espèces» proches les unes des autres. Les noms donnés aux «petites espèces» deviendront inutiles lorsqu'un autre auteur les réunira en une seule «espèce large» et polymorphe. Ces différences conceptuelles ne dépendent des caprices des botanistes que pour une faible part ; la prise en considération des résultats d'investigations technologiquement nouvelles, une plus grande rigueur dans l'appréciation des caractères sur lesquels reposent les distinctions d'espèces, l'intégration de données écologiques ou géographiques, sont autant de facteurs pouvant entraîner des modifications dans la conception des espèces.

Le genre *Ruppia* (Ruppiacées), herbe aquatique presque cosmopolite, est constitué, pour certains auteurs, d'une seule espèce largement répartie et variable, *R. maritima*.

D'autres auteurs en distinguent plusieurs dans le genre, certains y voyant jusqu'à sept espèces.

Parmi les différents noms s'appliquant à une espèce, un seul est valable sans contestation possible : il doit être utilisé à l'exclusion des autres. La **règle de priorité** veut que le binôme valablement publié le plus ancien soit retenu.

Mais, par souci de stabilité, il n'est pas question d'exhumer des noms fort anciens, ayant figuré occasionnellement dans de vieux grimoires : on a fixé un **point de départ** de la nomenclature, avant lequel les noms, même sous forme de binômes, ne sont pas utilisables ; on a choisi pour cela la date de publication de la première édition du *Species Plantarum* de Linné, attribuée au **1^{er} mai 1753** (voir [fig. 8](#)).

On sait que le premier volume de l'ouvrage est paru au cours du mois de mai 1753 et le second, au cours du mois d'août de la même année ; les dates exactes de publication ne sont pas connues de façon plus précise.

Le nom d'une espèce est donc le plus ancien qui lui ait été attribué à partir du 1^{er} mai 1753. Les noms qu'elle a pu recevoir postérieurement à celui-ci en sont synonymes. Les noms qu'elle a pu recevoir avant cette date sont dits prélinnéens et considérés comme non existants.

Certains noms ont été régulièrement utilisés jusqu'à ce que l'antériorité d'un autre nom ait été établie : on utilisera désormais cet autre nom, plus ancien mais demeuré longtemps dans l'oubli, conformément à la règle ; le nom usuel, qu'on avait l'habitude d'employer, doit être abandonné, il n'est plus qu'un synonyme du nom correct.

Le nom *Hepatica triloba* a été utilisé pendant plus d'un siècle pour désigner la petite Renonculacée à fleurs bleues ; on l'a abandonné depuis peu, le nom valable, antérieur, étant *Hepatica nobilis*.

Les épithètes des noms spécifiques tombés en synonymie, et donc inemployés, ne peuvent être reprises pour nommer d'autres espèces dans le même genre ; le nom synonyme conserve son existence, l'échantillon-type qui s'y rattache conserve son statut.

Même si un nom est traditionnellement employé, même s'il est d'usage courant pour un grand nombre de personnes, il ne doit pas être maintenu s'il est montré qu'un autre, désignant la même espèce, est plus ancien. Les habitudes ne peuvent rien contre la règle de priorité ; un tel changement de nom perturbe les habitudes des utilisateurs dans la période où il se produit, mais ils devront se plier à l'emploi du nom valable qui leur paraît nouveau.

Cette situation est fréquente à notre époque : les révisions effectuées, en particulier dans la flore européenne, ont amené la mise à jour de noms antérieurs pour nombre d'espèces communes. Leurs noms, désormais tombés en synonymie,

nous étaient pourtant familiers. Les ouvrages, un peu anciens, auxquels on se réfère continuellement, portent encore ces noms aujourd'hui périmés, et des auteurs, ignorants des règles et des progrès récents, peuvent encore les utiliser, par routine, dans des ouvrages modernes. Une certaine négligence s'observe malheureusement à cet égard ; certains auteurs se bornent souvent à employer les noms cités par les auteurs précédents, sans se préoccuper des remaniements nomenclaturaux intervenus entre-temps. Cet état de choses est regrettable et déprécie les publications dans lesquelles on ne respecte pas la nomenclature correcte. On constate au contraire, dans les pays où la botanique est particulièrement active, un grand souci d'exactitude de la nomenclature. Parfois, des jugements très sévères sont portés à l'encontre de travaux, par ailleurs dignes d'intérêt, mais dont la nomenclature est périmée ; les détracteurs croient y déceler l'indice d'un manque de rigueur et de vérifications.

Le nom du bouleau : cet arbre commun dans nos bois fut longtemps appelé *Betula alba* L., nom publié par Linné en 1753 et sous lequel cet auteur confondait au moins deux espèces ; les recherches faites sur le type de ce nom (l'Herbier Linné, vieux de plus de deux siècles, est conservé à la *Linnean Society*, à Londres) ont confirmé que ce nom ne peut pas être rattaché à une espèce plus qu'à une autre : le type, en effet, est constitué de fragments mêlés appartenant à des espèces différentes. Bien que *Betula alba* L., 1753, soit le nom le plus ancien donné à l'espèce, il doit être abandonné puisque son type est confus. Le nom du bouleau doit donc changer pour une raison scientifique.

L'arbre portera le deuxième nom qui lui a été attribué dans la séquence chronologique, s'il existe. Il a effectivement reçu d'autres noms :

- *Betula verrucosa* Ehrhart, publié dans un ouvrage en sept volumes dont le premier tome parut en 1787 ;
- *Betula pendula* Roth, publié dans un ouvrage en trois volumes dont le premier tome parut en

1788.

Se basant sur les dates de publication du premier volume de chacun de ces ouvrages, on a, depuis un demi-siècle, appelé notre bouleau le plus commun *Betula verrucosa* Ehrh., nom qu'on retrouve dans la plupart des ouvrages classiques. Mais des travaux datant d'une trentaine d'années ont montré que la publication des sept volumes d'Ehrhart s'échelonna de 1787 à 1792 ; *Betula verrucosa*, figurant dans le volume 5, n'était apparu qu'en 1790, tandis que *Betula pendula*, contenu dans le premier volume de l'ouvrage de Roth, datait effectivement de 1788.

Le bouleau doit donc s'appeler ***Betula pendula* Roth, 1788** ; c'est en effet le nom utilisé dans les ouvrages fiables et modernes, tels que *Flora Europæa* (vol. 1, 1964) ou la *Grande Flore* de Bonnier (vol. 4, éd. 2, 1990).

Synonymes à ne pas employer : *Betula alba* L., 1753 et *Betula verrucosa* Ehrh., 1790.

Exceptions à la règle de priorité : **les noms conservés.**

La stricte application des règles de nomenclature entraîne des changements de noms qui, dans le cas de plantes très connues et utilisées, souvent citées hors des travaux de botanique pure, créent une gêne pour les utilisateurs. C'est pourquoi le Code de Nomenclature prévoit qu'on puisse «conserver» des noms qui, dès lors, prévaudront sur leurs synonymes antérieurs ; la conservation doit être proposée et argumentée devant le Comité Général de Nomenclature qui juge de son bien-fondé, puis entérinée lors d'un Congrès International ; leur liste est publiée dans chaque édition du Code. Les noms conservés ne peuvent pas être remis en question.

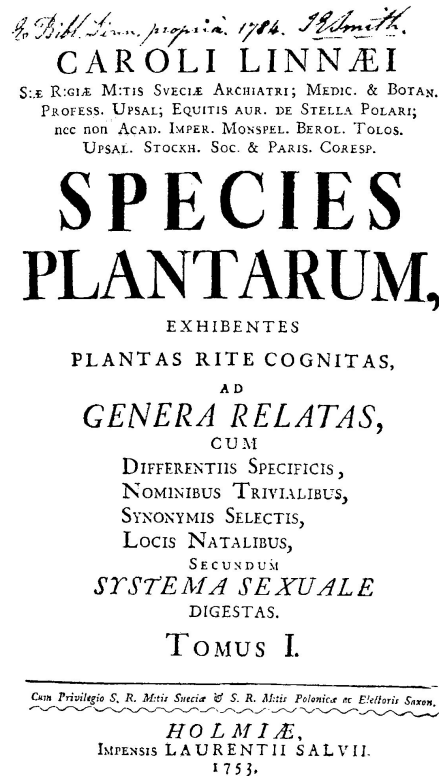


Fig. 8 - Page de titre de l'ouvrage de Linné dont la date de publication constitue le «point de départ de la nomenclature binominale» ou «nomenclature linnéenne» ; cette date n'étant pas connue avec précision, on l'attribue au 1^{er} mai 1753.

Chaque espèce doit porter le nom le plus ancien qui lui a été valablement attribué à partir de cette date ; les noms antérieurs, même s'ils ont une forme linnéenne (binômes), ne sont pas utilisables.

De nombreux noms de familles et de genres sont conservés.

Le nom de genre *Armeria*, publié par Willdenow en 1809, est conservé contre *Statice*, publié par Linné en 1753 et donc antérieur, mais qui fut appliqué à diverses plantes.

La conservation n'affecte que quelques noms d'espèces qui présentent une importance économique exceptionnelle.

Le nom de la tomate, *Lycopersicon esculentum*, est conservé.

Évolution de la conception de genre - Combinaisons

Les documents et observations nouveaux ont amené souvent les botanistes à modifier la définition des genres : un matériel plus riche, donc plus diversifié, peut permettre de distinguer deux genres là où, sur un matériel plus fragmentaire, on n'en voyait qu'un (**fig. 9**).

De nombreuses espèces étaient placées sous le nom de *Geranium* ; au XII^e siècle déjà, Hildegarde de Bingen en parlait, bien avant l'émergence du concept de genre. Linné, en 1753, confirma leur appartenance au genre. En 1789, L'Héritier révisa le groupe en fonction des récoltes récemment rapportées, entre autres, du Proche-Orient et d'Afrique australe. L'ensemble du matériel, plus varié que celui dont Linné disposait, lui parut hétérogène, et L'Héritier restreignit le genre *Geranium* à une partie seulement de l'ensemble ; il créa pour le reste d'autres genres, dont *Erodium* (qui groupe des espèces essentiellement péri-méditerranéennes) et *Pelargonium* (sud-africain).

C'est ainsi que le «bec-de-grue» (*Geranium cicutarium* de Linné) et le «géranium-lierre» de nos balcons (*Geranium peltatum* de Linné) furent respectivement transférés par L'Héritier, ainsi que de nombreuses autres espèces, de l'ancien genre *Geranium* aux genres *Erodium* et *Pelargonium*. Le genre *Geranium*, bien que fort ancien, est attribué à Linné, au point de départ de la nomenclature botanique, soit 1753 (on ne tient pas compte des auteurs prélinnéens) ; les genres *Erodium* et *Pelargonium* ont L'Héritier pour auteur.

Le transfert d'une espèce d'un genre à un autre, démarche systématique, se traduit, dans la nomenclature, par ce qu'on appelle une **combinaison** : l'épithète originelle est reprise, et accolée au nouveau nom de genre. Malgré la nouveauté du binôme ainsi constitué, on garde la trace du fait que l'espèce était connue antérieurement ; à la suite du binôme, on fait figurer, entre parenthèses, le nom de l'auteur qui appliqua pour la première fois l'épithète à cette espèce, mais dans un genre

différent, puis on fait suivre le nom de l'auteur de la combinaison.

Ainsi, le nom du bec-de-grue devient : ***Erodium cicutarium* (L.) L'Hér.**

celui du géranium-lierre devient : ***Pelargonium peltatum* (L.) L'Hér.**

(L.) = Linné, responsable d'avoir nommé l'espèce *cicutarium*, mais dans un autre genre (ici, *Geranium*) ; L'Hér. = L'Héritier, responsable d'avoir placé l'espèce *cicutarium* dans le genre *Erodium*.

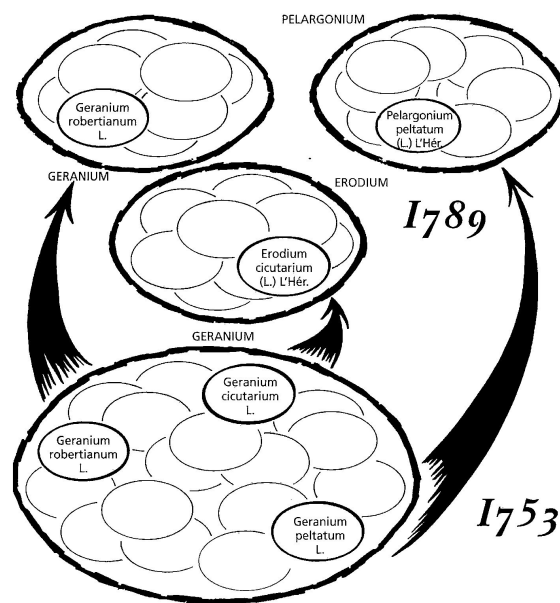


Fig. 9 - Histoire de noms : Geranium des botanistes et géraniums des balcons. Le nom scientifique d'une plante est suivi du/des noms du/des auteurs qui ont contribué à l'établir. Cette citation complète conserve la trace de l'histoire de ce nom et de l'évolution de la conception scientifique que l'on a eue de l'espèce. On voit ici comment se sont établis les noms de l'herbe-à-Robert (*Geranium robertianum* L.), du bec-de-grue (*Erodium cicutarium* (L.) L'Hér.) et du géranium-lierre (*Pelargonium peltatum* (L.) L'Hér.). Ils furent d'abord réunis dans un grand genre *Geranium* par Linné en 1753 ; il les nomma respectivement *Geranium robertianum* L., *Geranium cicutarium* L. et *Geranium peltatum* L. - Cette première responsabilité de Linné dans la distinction des espèces est rappelée par L., abréviation de son nom. Puis, se basant sur des critères scientifiques, L'Héritier, en 1789, fragmente ce

grand ensemble en plusieurs genres plus restreints et plus naturels ; les espèces sont conservées mais transférées dans de nouvelles unités génériques pour lesquelles il crée des noms (Erodium et Pelargonium en ce qui nous concerne ici) ; corrélativement, les noms des espèces sont modifiés et deviennent Erodium cicutarium (L.) L'Hér. et Pelargonium peltatum (L.) L'Hér., tandis que Geranium robertianum L., demeuré dans un genre Geranium restreint et mieux circonscrit, ne change pas. - L'abréviation L'Hér. rappelle l'auteur de ces remaniements. La conception de L'Héritier, admise d'emblée par ses contemporains, est toujours suivie de nos jours par les botanistes. Mais le langage commun conserve le nom (passé dans la langue courante) de «géranium» pour les Pelargonium : c'est une réminiscence de la botanique de Linné.

L'étude de matériaux nouveaux, selon des critères plus nombreux et plus variés, permet une définition plus précise des genres étudiés : chacun d'eux tend à prendre une valeur d'unité homogène et naturelle, c'est-à-dire qu'il n'est formé que d'espèces réellement affines les unes des autres, et que toutes les espèces affines sont réunies en son sein. Le progrès dans la compréhension des rapports entre espèces, clef-de-voûte de la compréhension du monde végétal, entraîne de nombreux remaniements qui se traduisent par le transfert d'espèces d'un genre à un autre : pratiquement, cette évolution de la pensée scientifique transparaît dans la citation des noms latins suivis du ou des noms d'auteurs qui y ont contribué.

A la recherche d'une stabilité de la nomenclature

Les règles de la nomenclature et leur stricte application aux termes du Code peuvent paraître, pour le profane, d'une complexité juridique telle que seuls quelques archivistes dénués de sens pratique puissent s'y intéresser ; ce jugement est complètement inexact : leur seul but, strictement utilitaire, est que chaque espèce soit désignée par un nom, et un seul.

Les binômes utilisés dans les ouvrages actuellement classiques ne sont pas toujours les mêmes pour désigner une espèce

donnée : la correspondance entre ces noms différents n'est pas évidente ; des synonymes sont encore, faute d'information, régulièrement employés. Ce tableau donne l'image d'une jungle nomenclaturale dans laquelle le non-spécialiste risque de se perdre. Il est donc impératif de stabiliser la nomenclature botanique.

Pour parvenir à ce but, les botanistes s'imposent des règles que nul, dans l'avenir, ne pourra remettre en question, afin que devienne juridiquement impossible toute nouvelle déstabilisation de la nomenclature. C'est pourquoi le choix arbitraire d'un nom (et l'élimination injustifiée d'autres noms donnés à la même espèce) est à proscrire car il pourrait, tout aussi arbitrairement, être discuté par la suite. Il faut donc désigner comme seul valable le nom répondant à un critère indiscutable. C'est la raison d'être de la *Règle de Priorité*.

En effet, les noms donnés aux plantes depuis le 1^{er} mai 1753 sont en nombre fini. Quand ils auront été tous recensés et datés avec précision, et que l'espèce à laquelle ils s'appliquent sera connue, l'application de la Règle de Priorité permettra une nomenclature indiscutablement stable. Les progrès dans ce sens sont actuellement importants, de nombreux travaux récents apportant chacun une précieuse contribution. Cependant, le trop faible nombre total de botanistes dans le monde, étant donnée la grande diversité des formes qu'ils étudient, s'oppose à ce qu'on atteigne rapidement un niveau de stabilisation des noms satisfaisant.

Nous sommes en effet dans une période de mutation à l'issue de laquelle l'apparente confusion nomenclaturale aura disparu.

Espérons que cette période de mutation soit brève. Cela ne dépend pas uniquement de la difficile progression des travaux scientifiques. Les utilisateurs des noms, quels qu'ils soient, doivent y contribuer en employant le nom valable dès qu'une recherche l'a révélé, même si cela les oblige à abandonner le nom qu'ils pratiquaient depuis l'enfance et qui est désormais «tombé en synonymie». La persistance «par habitude» de noms périmés entretient un état de confusion dont nul ne peut se satisfaire.

La stabilisation de la nomenclature est certes l'affaire des spécialistes, mais aussi de tous ceux qui utilisent les noms des plantes. S'ils les utilisent, c'est dans l'espoir que chacun comprendra de quoi ils veulent parler, sans risque d'erreur ; c'est pourquoi il faut un nom et un seul pour désigner chaque espèce, et cela dans le monde entier.

La limite de la stabilité des noms

L'application rigoureuse de la règle de priorité aboutit à attribuer à chaque espèce un nom immuable.

Mais ce nom exprime également l'appartenance de l'espèce à un genre, c'est-à-dire sa position systématique ; certains genres n'admettent pas une définition exacte : les limites entre genres voisins sont alors fluctuantes, et peuvent dépendre de la façon dont chaque botaniste peut apprécier les critères distinctifs.

Les renoncules aquatiques à feuilles submergées finement divisées constituent pour certains un genre distinct, le genre *Batrachium*, séparé des renoncules terrestres (réunies alors dans le genre *Ranunculus*, *sensu stricto*). Pour d'autres auteurs, les renoncules aquatiques sont placées, avec les terrestres, dans le grand genre *Ranunculus*.

Pour les premiers, un appareil végétatif particulier, adapté à un mode de vie aquatique, justifie l'isolement d'un genre, bien que les fleurs soient semblables. Pour les autres, cette différence, pourtant spectaculaire, n'est pas suffisante. Dans un tel cas, une position ne pourra prévaloir que si un travail particulièrement approfondi apporte des arguments de poids en faveur de l'une des conceptions (les travaux récents semblent plaider en faveur du genre *Batrachium*).

Autre exemple : les vergerettes, herbes introduites accidentellement d'Amérique depuis plusieurs siècles en Europe, ont été placées dans le genre *Erigeron* ; on distinguait *Erigeron canadensis* et

Erigeron bonariensis. De nombreuses espèces voisines de ces deux-là habitent le continent américain, où on a été amené à les placer dans le genre *Conyza* ; les deux genres, objectivement, ne diffèrent que par des caractères mineurs, et sont très proches, mais tout de même distincts ; on peut les séparer, mais on pourrait admettre de ne pas le faire. Le maintien, en Amérique, de ces espèces dans le genre *Conyza* relève autant d'un jugement scientifique que d'une tradition. Etant donnée l'origine américaine de nos deux vergerettes, il est convenable de les appeler en Europe comme on les appelle en Amérique, et donc de les nommer *Conyza canadensis* et *Conyza bonariensis*.

Ces deux exemples montrent que, si la définition scientifique du genre n'est pas parfaitement claire et admise, le nom des espèces peut toujours être remis en question à la faveur de nouveaux travaux.

Les noms ne peuvent être immuables que dans la mesure où ils s'appliquent à des espèces dont la définition scientifique et la position dans la classification sont elles-mêmes immuables. Pour atteindre un tel résultat, bien des progrès dans la connaissance et la compréhension des plantes sont encore à faire.

3 — NÉCESSITÉ DE LA CONTRAINTE DES NOMS

Nous avons déjà remarqué que certains auteurs, devant citer des noms de plantes, négligent de consulter les travaux modernes, où apparaissent des binômes dont la validité est bien établie, et se bornent à reprendre les noms cités dans les ouvrages antérieurs, sans chercher à savoir s'ils sont nomenclaturalement corrects. Ils perpétuent ainsi l'usage de noms périmés alors que les noms valables sont connus et accessibles ; par cette négligence, ils maintiennent et font inutilement durer le marasme nomenclatural.

Cela a plusieurs conséquences possibles ; reprenons le cas du bouleau (voir plus haut, p. 54) :

- certains peuvent croire que *Betula verrucosa* et *Betula pendula* sont deux espèces différentes, ce qui est faux ;
- d'autres peuvent penser que tous ces noms, *B. verrucosa*, *B. pendula*, *B. alba*, *B. pubescens*, recouvrent une seule espèce, et qu'on ne trouve en France qu'une seule sorte d'arbre à tronc blanc, le bouleau ; c'est encore faux, il y a deux bouleaux blancs, *Betula pendula* et *Betula pubescens* (et un troisième, un rare petit arbuste à rameaux gris qui vit dans les tourbières, *Betula nana*).

La situation nomenclaturale de l'aubépine est comparable à celle du bouleau.

Linné reconnaissait une aubépine, *Crataegus oxyacantha* L., nom sous lequel il confondait deux plantes.

Dans un second temps, on a distingué les deux espèces : *Crataegus monogyna* Jacq., arbre à feuilles profondément incisées dont la fleur n'a qu'un seul style, et *C. oxyacantha* L., arbuste à feuilles peu incisées dont la fleur a plusieurs styles.

Le nom *Crataegus oxyacantha* L. fut ensuite reconnu ambigu et dut être abandonné. Les deux espèces durent alors s'appeler *Crataegus monogyna* et *C. laevigata* (Poir.) DC. Cette nomenclature figure dans *Flora Europæa*, ouvrage de référence et d'usage courant, vol. 2, paru en 1968.

Cependant, certains ouvrages plus récents, et par ailleurs excellents, semblent ne reconnaître qu'une aubépine, comme au temps de Linné. D'autres distinguent bien deux espèces, mais les nomment encore *C. oxyacantha* et *C. monogyna*, longtemps après la publication de *Flora Europæa*.

Le confusionnisme nomenclatural entretenu par certains utilisateurs des noms entraîne une coupure entre leur nomenclature périmée et hétérogène et celle pratiquée à

l'échelle internationale par les botanistes et les utilisateurs de certains pays ; l'incompréhension risque de s'installer et de devenir de plus en plus profonde au fur et à mesure des progrès de la stabilisation nomenclaturale dont les botanistes tiennent compte.

Les utilisateurs ont besoin des noms précis des plantes, ils doivent faire l'effort de se tenir à jour et d'adopter les noms valables, même s'ils choquent les habitudes, même si les raisons du changement leur paraissent obscures. L'exploitation moderne et scientifique des ressources végétales ne peut paraître fiable que si la nature de la plante (= l'identification de l'espèce à laquelle elle appartient) est objectivement établie et si le véhicule transmettant cette information de base (= le nom qui la désigne) est stable et reconnu par tous.

Le souci d'appliquer le nom correct (c'est une préoccupation nomenclaturale) procède de la même rigueur intellectuelle que l'identification exacte d'une plante à l'espèce à laquelle elle appartient (ce qui est une préoccupation taxonomique). Le nom d'une plante est le moyen le plus court et le plus sûr de transmettre un lot d'informations ; ce vecteur perd de son efficacité lorsqu'il est remplacé par un nom périmé car il oblige à des recherches pour savoir de quelle plante il est question.

Confusion due à une nomenclature périmée : le dompte-venin est encore appelé *Vincetoxicum officinale* dans des ouvrages très récents, traitant des plantes médicinales ou toxiques, bien que son nom correct, *Vincetoxicum hirundinaria*, soit employé dans les ouvrages de standard international depuis des années (*Flora Europæa*, vol. 4, 1972). L'utilisateur saura-t-il reconnaître que ces deux noms désignent la même espèce ?

Confusion due à une erreur taxonomique : le nom latin désigne une espèce précise et nulle autre. Appliquer le nom d'une espèce à une autre est une erreur susceptible d'entraîner de graves conséquences car les caractéristiques (chimiques ou

pharmacodynamiques par exemple) varient d'une espèce à l'autre. Exemple de confusion taxonomique : le texte d'un ouvrage usuel ⁴ traite de l'ancolie, *Aquilegia vulgaris*, mais la photographie correspondante figure *Aquilegia canadensis*, espèce bien différente ; comment les lecteurs pourront-ils reconnaître *Aquilegia vulgaris* ?

Il a été suffisamment montré combien les noms en langues vulgaires présentent d'ambiguïtés, et peuvent entraîner des confusions dont les conséquences seraient alors gravissimes (voir l'exemple des lauriers). Leur caractère local et fluctuant montre assez, à une époque où les hommes voyagent et où les plantes s'expédient à travers le monde, que les noms vernaculaires doivent être relégués au langage courant et familier, et qu'il faut se garder de les employer dans des circonstances publiques, commerciales et internationales.

Si l'on trouve normal aujourd'hui de parler de karité, de jojoba ou de ginseng, il est commun de trouver aux noms latins une consonance étrange, qui pourtant ne l'est pas plus que celle de ces noms d'origine lointaine. Mais malgré leur appartenance à une langue morte, et peut-être grâce à elle, ils sont seuls à prétendre être uniques pour chaque espèce, stables et véhiculaires à l'échelle planétaire. C'est la seule raison du maintien de la langue latine par les botanistes, mais c'est une raison de taille lorsqu'on connaît l'activité des botanistes chinois ou japonais, pour ne citer qu'eux.

4 — UNE VARIANTE, LA NOMENCLATURE HORTICOLE

La nomenclature horticole régit la façon de nommer les catégories de plantes obtenues, sélectionnées ou maintenues par les soins de l'homme dans le but de les cultiver.

Bien que les plantes cultivées soient toutes issues d'espèces botaniques, il n'est pas toujours possible de leur attribuer des noms scientifiques régis par les règles de la nomenclature botanique que nous venons de voir. Les unités systématiques cultivées que l'on reconnaît et que l'on doit désigner n'ont généralement pas la même valeur ni la même signification que

celles que l'on distingue dans les plantes naturelles. Parmi ces unités horticoles, se trouvent des hybrides (entre espèces différentes ou même entre genres différents) résultant de croisements impossibles dans des conditions naturelles ; des clones que l'on ne peut multiplier que par voie végétative (voir chapitre 9, 1) ; des chimères, monstruosités dues à un accident survenu lors d'une greffe ; des tératologies aboutissant à des formes bizarres, à des formes castrées bien que produisant fleurs et parfois même fruits stériles, à des formes non viables sans les soins du jardinier...

Ce sont des plantes dites «améliorées» en vue de mieux servir les intérêts de l'homme : elles sont plus rentables, meilleures, plus belles, mieux adaptées aux exigences de la société humaine et forment des populations homogènes d'individus tous semblables ; ces «qualités» orientées par le jugement humain ont pour corollaire une perte de leur efficacité biologique qui rend très aléatoires leur possibilités de survie dans des conditions naturelles (cette remarque est à rapprocher du sujet traité au chapitre 9, 1).

Ces catégories de plantes ont, depuis que l'homme est cultivateur, toujours été distinguées par des noms. La nécessité de désigner chacune par un nom unique et reconnu internationalement a justifié l'établissement de **règles de nomenclature spéciales aux plantes cultivées** ; elles constituent un complément aux règles de la nomenclature botanique auxquelles elles ne se substituent pas. La dernière mise à jour de ces règles a été effectuée par la Commission Internationale pour la Nomenclature des Plantes Cultivées, réunie à Utrecht en 1980.

Les plantes d'origine hybride sont signalées par le signe x précédant leur nom, quel que soit le rang taxonomique qu'on leur attribue.

Le croisement entre deux espèces appartenant à des genres différents produit un genre hybride ; exemple : le genre x *Crataegomespilus* résulte du croisement entre *Crataegus monogyna* et *Mespilus germanica*.

Le croisement entre deux espèces appartenant au même genre produit une espèce hybride ; exemple : *Prunus* x *schmittii* résulte du croisement, réalisé dans un jardin où les deux espèces étaient cultivées côte à côte, de *Prunus avium* et *P. canescens* ; il s'agit là d'un hybride horticole. Certains croisements s'effectuent spontanément, dans la nature ; il faut pour cela que les parents coexistent et aient le même rythme de floraison ; exemple : *Sorbus* x *vagensis* (croisement entre *Sorbus aria* et *S. torminalis*).

Les chimères sont signalées par le signe + précédant leur nom.

Le +*Laburnocytisus adamii* est une chimère résultant de la juxtaposition et de l'interpénétration de tissus (et de génotypes) appartenant à *Laburnum anagyroides* et à *Cytisus purpureus*. C'est donc une chimère de genres différents.

On appelle **cultivars** les formes variantes des plantes cultivées. Ce mot s'applique uniformément à des entités de natures diverses qui ont cependant toutes en commun d'être obtenues par l'homme en vue de culture et de constituer des subdivisions d'espèces (ou des unités de rang taxonomique douteux, assimilé à l'espèce). Un cultivar peut être une «variété horticole», un «sport» (plante résultant d'une mutation brusque), un clone, un hybride issu de croisements multiples et/ou inconnus... Ces différentes sortes de cultivars ne sont pas hiérarchisées, contrairement aux unités taxonomiques distinguées à l'intérieur de l'espèce chez les plantes spontanées (voir le chapitre 3, 2).

Les cultivars n'étant pas homologues d'unités taxonomiques reconnues chez les plantes naturelles, leurs noms doivent se démarquer immédiatement de ceux de ces dernières ; les règles de nomenclature propres aux plantes cultivées garantissent cette distinction.

Les noms de cultivars se reconnaissent aux signes suivants :

- Depuis le 1^{er} janvier 1959, les cultivars reçoivent obligatoirement des noms tirés de langues vivantes et non

du latin ; cependant, les noms horticoles latins attribués avant cette date demeurent valables.

- Le nom d'un cultivar s'écrit toujours avec une initiale capitale.
- Il est signalé par des guillemets simples “.
- Il ne s'écrit pas en caractères italiques, contrairement aux noms scientifiques latins des plantes spontanées.

Exemples de cultivars qui sont des variants à l'intérieur d'une espèce : *Sorbus aria* 'Magnifica' ; *Prunus incisa* 'February Pink' ; *Allium porrum* 'Monstrueux de Carentan' ; *Rhododendron kœmpferi* 'Mikado'.

Dans bien des cas, le cultivar ne peut pas être attribué à une espèce précise, son origine étant trop complexe et/ou obscure ; le nom du cultivar suit alors directement le nom de genre : *Rhododendron* 'Lady Chamberlain' ; *Rosa* 'Cuisse de Nymphé' ; *Narcissus* 'Ultimus'.

CHAPITRE 3

Systématique et hiérarchie taxonomique



La **systématique** est l'étude de la diversité du monde vivant ; elle envisage les variations qui permettent de distinguer des catégories d'individus, mais aussi les causes et les conséquences de ces variations. Son but est de définir, discriminer et classer des groupes d'individus.

Classiquement, la **taxonomie** était restreinte à l'étude, l'établissement et l'amélioration de la classification ; mais l'usage courant a élargi son acception, et actuellement les mots taxonomie et systématique sont usités à peu près comme des synonymes.

Le sens du mot-clé de taxon se dégagera peu à peu par la signification du contexte, jusqu'à ce que nous puissions définir le concept même de taxon.

1 — LES BASES DE LA SYSTÉMATIQUE

Réalité des groupes systématiques

Le monde vivant est constitué d'individus tous différents les uns des autres puisque tous issus du remaniement génétique qui caractérise le processus sexuel. Cependant, le degré de différence (ou, inversement, de ressemblance) entre deux individus varie considérablement selon les cas.

Réunissons quelques êtres vivants : un chat, un cocotier, une holothurie⁵, un faucon, une violette, une sargasse⁶, un cèdre, un escargot, une rose-trémière, une fougère-aigle... et vous.

Ce sont des individus, évidemment très différents les uns des autres, mais leur dissemblance ne doit pas nous faire oublier qu'ils ont beaucoup en commun, et entre autres :

- ils sont formés de cellules dont l'organisation et le fonctionnement sont sensiblement les mêmes chez tous ;
- tous respirent ;
- tous ont un génotype porté par des chromosomes, et en fait inscrit sur environ un mètre d'ADN contenu dans chacune de leurs cellules ;
- leurs cellules se divisent par mitoses au cours desquelles les chromosomes se dupliquent ;
- tous, à certains moments de leur vie, sont le siège d'une méiose où le génotype se scinde en deux moitiés (chacune d'elles représente un génome) ;
- et tous pratiquent, avec des modalités variées, la même sexualité au terme de laquelle deux quelconques de ces génomes se recombineront pour donner un génotype entier et neuf porté par un nouvel individu, imprévisiblement différent, toujours original par rapport à la population préexistante (importance biologique de la sexualité : voir aussi aux chapitres 9, 1 et 9, 2).

Deux individus qui se ressemblent (deux chats ou deux cèdres) ont en commun l'essentiel de leur ADN. La fraction d'ADN commune à un chat et un cèdre est au contraire moins étendue.

Les dissemblances plus ou moins profondes que l'on remarque entre individus résultent de la proportion plus ou moins grande de génome commun entre eux.

Le génome des plantes supérieures comprend trois composantes au lieu de deux chez les animaux et les champignons. Les deux premières se trouvent chez tous les êtres cellulaires.

La composante principale se trouve, à une nuance près, chez les animaux et les végétaux ; c'est le

génome porté par les chromosomes, c'est-à-dire par le mètre d'ADN contenu dans chaque cellule. Il se transmet principalement par hérédité mendélienne, lors de la reproduction sexuée. Les séquences nucléotidiques de cet ADN nucléaire sont présentes en une ou quelques copies («séquences uniques»), en nombreuses copies (entre 10 et 10 000 copies, «séquences moyennement répétées») ou en très nombreuses copies (entre 10 000 et 10^6 copies, «séquences hautement répétées»). Les plantes supérieures possèdent un pourcentage de séquences moyennement et hautement répétées plus élevé que les animaux.

La composante mitochondriale existe également chez les animaux et les végétaux. Chaque mitochondrie contient un certain nombre de molécules d'ADN, longues de 60 à 600 μm , identiques entre elles, dont l'organisation est beaucoup plus complexe chez les végétaux que chez les animaux. Étant donné le nombre de mitochondries, chaque cellule contient des milliers de copies qui constituent le génome mitochondrial ; il se transmet généralement par voie maternelle.

La troisième composante, propre aux végétaux supérieurs, correspond à l'ADN chloroplastique ; chaque chloroplaste contient quelques dizaines de molécules d'ADN circulaire, mesurant une cinquantaine de μm ; elles sont identiques entre elles à l'intérieur d'un même individu. Étant donné le nombre de chloroplastes contenus dans chaque cellule chlorophyllienne, ce sont des milliers d'exemplaires de cet ADN qu'elles contiennent. La transmission de l'ADN chloroplastique s'effectue généralement par voie maternelle.

La systématique se propose de grouper des individus ayant en commun une partie de leur génome ; c'est-à-dire des individus ayant en commun des caractères plus ou moins nombreux, donc des individus présentant un taux de ressemblance plus ou moins élevé.

Pratique de la systématique

Pratiquement, le systématicien exploite les informations données non par le génotype lui-même, mais par ses résultantes : il étudie les variations de chaque caractère observable, variations qui expriment des différences génomiques entre individus ou catégories d'individus (fig. 10 et 11).

On appelle caractère (ou critère) distinctif (ou discriminatoire, ou taxonomique) un attribut (une caractéristique ou une donnée) qui varie entre deux catégories d'individus.

C'est en étudiant la variation des caractères qu'on appréhende le degré de différence qui sépare deux individus ou catégories d'individus.

Presque tous les caractères d'un être vivant sont susceptibles de varier plus ou moins. L'ampleur et la nature de ces variations sont limitées par des impossibilités biologiques (lorsqu'elles entraînent un état léthal) ou par une efficacité biologique insuffisante dans le cadre de l'écologie normale de l'être (elle entraîne alors l'élimination naturelle des variants).

Le nombre de caractères variables susceptibles d'être employés pour distinguer des groupes d'individus semble pratiquement infini. Mais en fait, les caractères dont la variation est observable sont en nombre limité. Parmi ceux-ci, seuls sont utilisables en systématique les caractères génétiquement fixés : leurs variations sont génotypiques. Les variations des caractères non héréditaires, phénotypiques, ne se transmettent pas dans la descendance et ne peuvent donc pas servir à distinguer des groupes systématiques.

Si les plantes ont été autrefois surtout distinguées sur la variation de critères de forme (caractères morphologiques), le systématicien utilise désormais des caractères de natures très diverses, parmi lesquels les critères morphologiques gardent une place importante en raison de la facilité de leur observation.

Caractères anatomiques (relatifs aux divers tissus constituant les organes) : l'anatomie des feuilles est utilisée dans la distinction des fétuques, des joncs.

Caractères palynologiques : la forme, la structure et l'ornementation des grains de pollen sont des caractères taxonomiques dans de nombreuses familles (Acanthacées, Composées par exemple).

Caractères cytologiques : dans la pratique, on ne retient parmi eux que ceux qui ont trait aux chromosomes (nombre, forme, comportement...) ; depuis trois-quarts de siècle, ils ont été très utilisés, et le demeurent. Dans le genre *Crepis*, les chromosomes (forme et nombre) permettent de caractériser des unités taxonomiques (appelées espèces) qu'il est souvent bien difficile de reconnaître par d'autres moyens. Caractères physiologiques : peu ont été étudiés dans un but systématique, mais certains ont un intérêt évident. Les divers modes de photosynthèse, cycles en C_3 et en C_4 et métabolisme CAM, caractérisent des grands groupes de plantes ; dans des familles comme des Graminées, les genres en C_4 (*Oryza*, *Andropogon*, *Sorghum*...) sont d'affinités tropicales, au contraire des genres en C_3 (*Poa*, *Festuca*, *Bromus*...). La photosynthèse de type CAM caractérise plusieurs familles de plantes grasses (Crassulacées, Aizoacées).

CARACTERES ÉTUDIÉS	VALEURS EXPRIMÉES
1 - APEX FOLIAIRE	+ longuement atténué — en coin
2 - BRACTÉES	+ perfoliées — non

	perfoliées
3 - TIGE ET SÉPALES	+ scabres — non scabres
4 - RAPPORT LONGUEUR DU CALICE / LONGUEUR DE LA FLEUR	+ > 2/3 + < 3/5
5 - TEXTURE DES SÉPALES	+ entièrement scarieux — charnus, à marge scarieuse
6 - FORME DES SÉPALES	+ suborbiculaires acuminés — étroitement triangulaires- lancéolés
7 - GLANDES A LA BASE DU CALICE	+ absentes — présentes
8 - TUBE STAMINAL ADNÉ A LA COROLLE	+ entièrement — partiellement libre
9 - LONGUEUR DE L'APEX STAMINAL	+ égale à la moitié de l'anthère — inférieure au quart de l'anthère

10 - DIAMÈTRE DE LA GRAINE	+ > 0,9 mm — < 0,5 mm
UNITÉS TAXONOMIQUES	VALEURS DES CARACTÈRES
	10 2 5 7 8 1 9 3 4 6
<i>E. elizabethæ</i>	+ + + + + + + - - -
<i>E. verticillatum</i>	- - - - - + + + + -
<i>E. axillare</i>	
subsp. <i>littorale</i>	- - - - - + - - -
subsp. <i>latilobum</i>	- - - - - - - - +
subsp. <i>axillare</i>	- - - - - - - - -

Fig. 10 - Techniques de la taxonomie, distinction des taxons — I. Distinction d'unités taxonomiques à l'intérieur du genre *Enicostema* (Gentianacées tropicales).

Dix caractères morphologiques ont été observés sur tous les échantillons disponibles appartenant au genre et conservés dans les principaux Herbiers mondiaux ; chacun de ces caractères peut prendre deux valeurs, représentées sur le tableau récapitulatif par + ou par - (en termes de génétique, on pourrait dire que ces deux valeurs sont les allèles d'un même caractère). Le nombre de différences (dans le cadre des caractères envisagés) entre les unités taxonomiques, comparées deux à deux, apparaît immédiatement : *E. elizabethæ*, *E. verticillatum* et *E. axillare* se distinguent chacun des autres par un bon nombre de caractères corrélés.

Mais *E. axillare* est hétérogène, on y reconnaît trois unités infraspécifiques qui ne diffèrent chacune des autres que par un seul caractère. (D'après A. R.-R., Adanson, 1969, modifié).

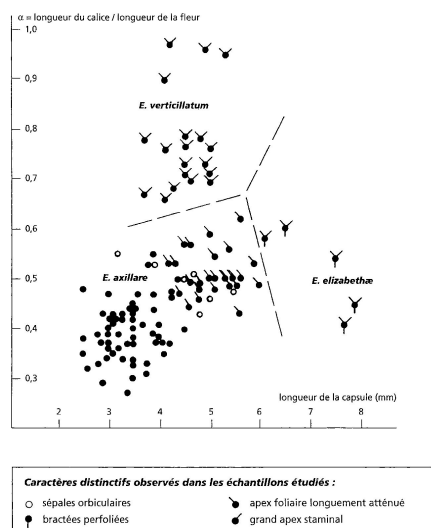


Fig. 11 - Techniques de la taxonomie, distinction des taxons — II. Autre façon de traiter les caractères discriminatifs exposés à la fig. 10. On distribue les échantillons étudiés sur un diagramme en fonction de la longueur de la capsule (en abscisses) et du rapport longueur du calice/longueur de la fleur (en ordonnées) ; des figurés représentent en outre quelques autres caractères observés. La distribution des caractères sur le diagramme exprime la variation de caractères corrélés.

On constate que les échantillons se regroupent en trois nuages distincts, sans recouvrements : on peut les séparer par des lignes. Chacun d'eux correspond à une espèce. L'une de ces espèces (qui contient le type d'*Enicostema axillare* et doit donc porter ce nom) apparaît hétérogène : elle contient trois unités qui se recouvrent partiellement de proche en proche.

On attribue le rang de sous-espèces à ces trois unités faiblement différentes les unes des autres, mais dont les répartitions géographiques sont distinctes (*E. axillare* subsp. *axillare* : Afrique du Sud et Orientale, Arabie, Inde, Viet-Nam — subsp. *latilobum* : Afrique

Oriente — subsp. *littorale* : Indonésie).
(D'après A. R.-R., *Adansonia*, 1969, modifié).

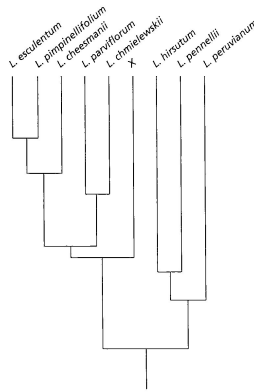


Fig. 12 - Relations entre taxons plus ou moins différents les uns des autres — I. Dendrogramme exprimant les relations entre quelques espèces de *Lycopersicon* (*L. esculentum* : la tomate). (D'après Miller & Tanksley, *Theoretical and applied Genetics*, 1990).

Le système de ramifications se déploie de bas en haut selon une échelle de similarité mathématiquement calculée : les groupes divergent deux à deux au niveau de lignes horizontales ; la hauteur où se situent ces traits horizontaux représente le taux de similarité entre ces groupes.

Plus la ligne unissant deux groupes de plantes est proche de la base, plus ces groupes sont dissemblables. L'établissement d'un dendrogramme permet d'édifier une hiérarchie taxonomique : la hauteur où se situent les lignes de similarité permet de définir le rang des unités taxonomiques constituant les deux branches.

Caractères écologiques : ils correspondent à l'aptitude à se développer dans des milieux différents. *Aster tripolium* pousse sur les vases salées, au contraire des autres espèces du genre.

Caractères chimiques : de nombreuses substances ne sont synthétisées que par un groupe limité de plantes. La présence soit de substances précises, soit de composés appartenant à une même famille chimique,

constitue un argument de grand intérêt dans l'établissement des relations entre groupes de plantes (voir la répartition taxonomique de certains composés [fig. 17, B](#)). Les hétérosides cardiotoniques recherchés dans la digitale ne se trouvent que dans les espèces du genre *Digitalis*.

Caractères fournis par la biologie moléculaire : l'étude comparée de l'ADN de divers groupes d'individus permet d'approcher le degré de communauté existant entre leurs génotypes. Ces techniques sont appelées à un emploi plus général dans l'avenir. C'est ainsi qu'on a établi que *Lycopersicon esculentum* (la tomate cultivée) est une espèce proche de *Lycopersicon pimpinellifolium* tandis qu'elle est nettement différente de *Lycopersicon peruvianum*, *L. hirsutum* et *L. pennellii*, trois espèces proches entre elles ([fig. 12](#)).

Caractères morphologiques : ils concernent les organes des plantes, observés à faible grossissement : forme, nombre, architecture, disposition, texture, ornementation, couleur... Ce sont les caractères qui ont toujours servi à distinguer les catégories d'êtres vivants. Dès l'aube de l'humanité, le bouleau a été distingué des autres arbres par son tronc blanc, ses rameaux fins et flexibles, ses feuilles pointues, ses petits chatons pendants... Si les autres types de caractères sont venus s'adjoindre à eux, ceux-là n'ont rien perdu de leur valeur pratique. Leur observation ne demande pas la mise en œuvre de techniques sophistiquées, délicates et onéreuses ; elle peut généralement s'effectuer sur des échantillons d'herbier desséchés aussi bien (ou presque) que sur les plantes vivantes ; elle est rapide et les résultats qu'elle fournit peuvent se comparer aux descriptions données dans les livres.

En raison du poids des techniques qu'elles mettent en œuvre, les diverses catégories de caractères, à l'exception de la morphologie, ne sont utilisées que lors de l'établissement d'une classification (on cherche alors à faire intervenir le plus

grand nombre possible de caractères), ou dans des cas particuliers.

Des feuilles seules, des plantes hachées en petits fragments, des plantules très jeunes, ne sont pas déterminables par les techniques morphologiques habituelles. On ne pourra les nommer que grâce à des techniques plus complexes, plus onéreuses et plus longues.

Un tel travail d'identification ne se justifie qu'en cas de nécessité, par exemple lorsqu'il faut vérifier la nature de plantes médicinales déjà séchées et coupées finement ; ou lorsqu'il faut déterminer des fragments végétaux soupçonnés d'être responsables d'une intoxication et prélevés dans un contenu stomacal.

Dans la pratique, l'identification des plantes se fait généralement d'après les caractères morphologiques ; ceci ne signifie pas qu'ils soient considérés comme plus « importants » que les autres, mais ils sont plus accessibles à l'observation. Le travail se fait alors rapidement et avec une relative facilité. En effet, les distinctions entre taxons sont maintenant basées sur des **corrélations de caractères** (certains d'entre eux pouvant être plus ou moins privilégiés par rapport aux autres) ; les caractères morphologiques, corrélés à d'autres plus difficiles à évaluer, servent alors d'indicateurs ou de repères.

Les glucides sont stockés sous forme d'amidon dans la plupart des plantes, sauf chez les représentants de quelques familles (chez les Composées, Campanulacées, Lobéliacées, Goodéniacées, Stylidiacées et Brunoniacées) où ils le sont sous forme d'inuline, sucre présentant un intérêt dans le régime alimentaire des diabétiques. Ce caractère n'est pas observable immédiatement. Mais il est corrélé à un certain nombre de caractères floraux, et en particulier à l'union des anthères en une colonne ; ces critères, eux, sont faciles à voir. L'observation de la fleur permet de reconnaître indirectement la nature chimique des glucides de réserve.

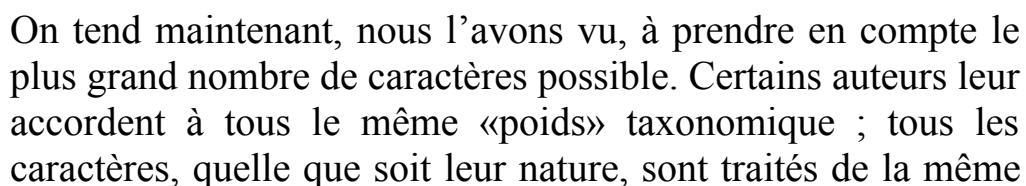
Si deux taxons de même rang sont séparés par un petit nombre de caractères distinctifs corrélés, ces taxons sont proches les uns des autres et situés vers le bas de la hiérarchie taxonomique ; ce sont, par exemple, des espèces. Plus le nombre de différences entre taxons est grand, plus ces taxons se situent haut dans la hiérarchie taxonomique.

Les **méthodes de la systématique** reposent sur des principes simples, mais leur mise en œuvre est longue et délicate en raison de la nécessité préalable de rassembler les données concernant les caractères taxonomiques ; il faut repérer et tester les caractères, les observer, évaluer, chiffrer pour un grand nombre d'individus.

Pendant longtemps, les unités taxonomiques ont été distinguées sur un très petit nombre de caractères distinctifs ; on accordait une prépondérance à certains, considérés, pour des raisons souvent subjectives, comme «meilleurs» que d'autres.

C'est ainsi que les caractères de l'appareil végétatif de la plante furent souvent considérés comme mineurs comparés à ceux de l'appareil reproducteur.

Cette attitude s'explique par la variabilité manifestée par certains caractères végétatifs en fonction de variations écologiques (la taille des feuilles varie largement avec l'humidité du milieu par exemple) ; mais l'ampleur de ces variations, expérimentalement contrôlée, est une potentialité propre à la plante considérée ; cette variabilité la caractérise au même titre que la forme de ses pétales par exemple.



façon, sans aucune prépondérance. D'autres auteurs jugent préférable de «pondérer» les caractères : certains se voient attribuer un poids taxonomique plus grand que d'autres ; la pondération peut être un résultat mathématique. Qu'ils soient pondérés ou non, les caractères sont traités en tant que données, indépendamment de leur nature.

Dans tous les cas, l'objectivité préside, avec autant de rigueur que possible, à ces opérations.

On fait apparaître les corrélations de caractères : chaque faisceau de caractères corrélés correspond à une unité taxonomique (voir **fig.10** et **11**).

On évalue le nombre de différences entre ces unités taxonomiques de façon à définir les «distances taxonomiques» (**fig. 13**) qui les séparent deux à deux, et on classe ces unités taxonomiques les unes par rapport aux autres. Les unités séparées par de faibles distances sont dites taxonomiquement proches les unes des autres. La proximité taxonomique autorise à réunir les unités concernées en une unité d'ordre supérieur.

L'étude d'un grand nombre d'individus (ou de populations) permet de mettre en évidence des *espèces*, chacune étant définie par une corrélation de caractères. Les espèces les plus proches les unes des autres seront réunies en un *genre*.

Traditionnellement, ce travail s'effectue sans intervention d'un appareil mathématique lourd ; il fait alors intervenir un peu plus de subjectivité, qui correspond en fait à l'intuition nourrie d'expérience de l'opérateur.

Mais l'ensemble du traitement des caractères peut aussi être effectué de façon mathématique, par une opération de classification automatique. Des indices de similarité sont établis, les distances taxonomiques sont calculées. Le résultat se présente sous la forme d'un dendrogramme (**fig. 12**), diagramme où apparaissent les coefficients de corrélation entre les individus étudiés. Les ramifications extrêmes correspondent aux individus étudiés ; elles sont réunies en groupes eux-mêmes assemblés en plusieurs niveaux de

groupes superposés ; les groupes hiérarchisée ainsi obtenus peuvent correspondre aux divers niveaux de la hiérarchie taxonomique que l'on souhaite établir.

Les deux méthodes aboutissent, généralement, à des résultats très voisins lorsqu'il s'agit de définir des unités du rang de l'espèce ou de rangs supérieurs. La classification automatique implique un lourd appareil mathématique et informatique, et n'est pas nécessairement plus objective que la méthode traditionnelle puisque le choix et l'interprétation des caractères interviennent à divers niveaux de l'opération. Cependant, cette technique est irremplaçable dans l'étude systématique des unités de rang inférieur, au sein de l'espèce (sous-espèces, variétés...).

L'herbier, support physique de la systématique

Le mot herbier désigne deux choses, d'une part une collection de plantes séchées ; d'autre part un établissement où l'on conserve une telle collection, de grande ampleur dans ce cas.

Il faut distinguer :

- les herbiers privés, rassemblés et conservés par une seule personne en général ;
- les grands herbiers, instituts de recherche internationalement inventoriés et répertoriés, où les chercheurs viennent étudier des matériaux et des documents sur lesquels reposent leurs travaux : les progrès de la systématique résultent toujours de recherches dont une part au moins est nécessairement effectuée dans ces établissements.

La collection est constituée d'un grand nombre d'échantillons d'herbier (on estime à 8 millions le nombre d'échantillons conservés dans l'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, numériquement le plus important du monde).

Chaque échantillon représente un individu (ou une petite population), récolté en un lieu donné, à une date donnée ; il est

constitué d'une plante séchée et d'une étiquette ; ces deux éléments sont aussi importants l'un que l'autre (fig. 14).

L'élément végétal est une plante entière, ou quelques plantes si elles sont très petites, ou un rameau de grande plante ; il comprend nécessairement les organes sur lesquels s'observent les principaux caractères morphologiques de la plante, c'est-à-dire des feuilles, des fleurs et/ou des fruits insérés sur les tiges. L'étiquette porte le nom du récolteur de l'échantillon et, généralement, un numéro d'ordre dans la série des récoltes de ce botaniste (série numérique continue, du début à la fin de sa carrière de collecteur) ; l'échantillon se désigne alors par le nom du récolteur suivi de ce numéro de récolte. Elle porte également mention du lieu géographique précis et de la date de la récolte ; du milieu écologique ; du port, de la taille de la plante si elle est grande ; des caractères de couleur et de volume appelés à disparaître lors du séchage à plat de la plante ; et de toutes observations permettant d'améliorer la connaissance de l'espèce.

Les herbiers et les botanistes-collecteurs sont répertoriés, et la citation des échantillons, codifiée. La localisation des échantillons d'herbier est ainsi précisément connue.

L'*Index Herbariorum*, ouvrage régulièrement réédité et tenu à jour, est un répertoire géographique des institutions conservant un herbier. Un code en une, deux ou trois lettres est attribué à chaque herbier ; on doit l'utiliser pour citer sans ambiguïté l'établissement conservant tel ou tel échantillon.

La seconde partie de l'*Index Herbariorum* est une liste alphabétique des botanistes-collecteurs (anciens et actuels) dont les récoltes sont conservées dans les herbiers énumérés dans la première partie.

Exemple, citation de quelques échantillons d'*Enicostema verticillatum*, Gentianacée des Antilles :

- *BÉLANGER 414*, P (lire : 414^e échantillon récolté par Monsieur Bélanger, conservé à Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle) ;
- *LLOYD 610*, K (lire : 610^e échantillon récolté par Monsieur Lloyd, conservé à Kew, près de Londres, dans l'herbier des *Royal Botanic Gardens*) ;
- *HOWARD 11319*, BM (lire : 11319^e échantillon récolté par Monsieur Howard, conservé à Londres, au *British Museum, Natural History*).

Les collections conservées dans chacun de ces établissements sont tenues à la disposition des botanistes du monde entier. Une part des collections peut être envoyée en prêt d'un établissement à l'autre afin que les chercheurs puissent les étudier ; les collections les plus précieuses ne voyagent pas, mais les botanistes se déplacent : les chercheurs vont les étudier dans l'institution où elles sont conservées, à l'autre bout du monde s'il le faut.

A titre d'exemple, l'Herbier du Muséum de Paris envoie annuellement environ 8 000 échantillons d'herbier en prêt, à destination d'instituts étrangers. Il reçoit annuellement environ 130 chercheurs étrangers, pour des séjours variant de quelques jours à quelques mois (au total, ces chercheurs étrangers travaillent 3 000 jours par an dans l'Herbier du Muséum).

Dans un herbier institutionnel se trouvent accumulées les plantes récoltées par de nombreux botanistes, dans les régions les plus diverses. Les quelques plus grands herbiers mondiaux ont en collection la plupart des espèces connues au niveau planétaire. Chacune de ces espèces est représentée par un nombre plus ou moins grand d'échantillons.

Les collections de ce type rassemblent, juxtaposées, des récoltes successivement effectuées depuis deux à trois siècles ou davantage ; elles continuent à s'accroître par des récoltes actuelles.

Le plus vieil herbier conservé dans les collections du Muséum de Paris date de 1558 ; c'est un petit volume relié contenant 313 plantes qui furent récoltées par Jehan Girault, médecin lyonnais. Elles sont dans l'ensemble très bien conservées et demeurent étudiables.

Les plantes séchées se conservent indéfiniment à condition d'être à l'abri des chocs, de l'humidité et des moisissures, ainsi que des insectes phytophages et xylophages ; la principale cause de mutilation des échantillons d'herbier est leur utilisation par le botaniste... malgré toutes les précautions prises.

Les échantillons sont classés de façon simple, selon la hiérarchie taxonomique (voir le chapitre 3, 2) :

- toutes les récoltes représentant une même espèce sont rassemblées ; on a ainsi côte à côte des échantillons de la même plante mais récoltés dans des régions (ou parfois des continents) différentes, dans des milieux écologiques différents et à des époques différentes (parfois à des dates situées à des siècles les unes des autres) ;
- toutes les espèces d'un même genre sont rassemblées ; les représentants américains du genre *Carex*, par exemple, voisinent avec les représentants européens, asiatiques ou néo-zélandais ... ;
- enfin, tous les genres d'une même famille sont rassemblés.

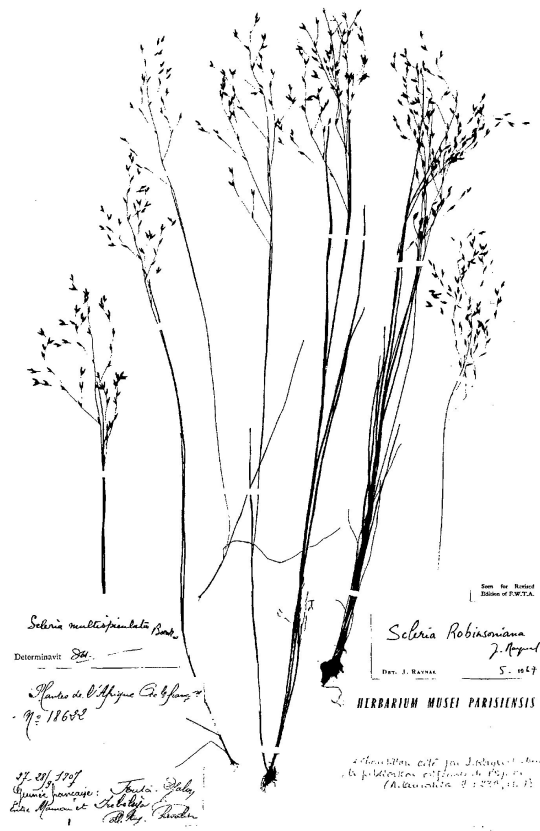


Fig. 14 - Un échantillon d'herbier comprend une plante fleurie et/ou fructifiée, séchée à plat sous légère pression (mais non écrasée) et une étiquette sans laquelle la plante sèche n'a aucun intérêt. L'étiquette en bas à gauche, rédigée par le collecteur de l'échantillon, porte les indications de base concernant le collecteur, le lieu et la date de récolte [la plante a été récoltée par Auguste Chevalier, sous le numéro 18622, le 27 ou le 28 novembre 1907, en Guinée (alors Guinée française), dans le massif du Fouta-Djalon, entre les villages de Mamou et Irébéléya ; en tête de l'étiquette : «Plantes de l'Afrique Occidentale Française»]. Les étiquettes des récoltes modernes portent en outre - quelques observations concernant éventuellement l'écologie et la biologie de la plante ; - la mention de certains caractères du végétal qui n'apparaîtront pas sur l'échantillon (taille de l'arbre, couleur des fleurs par exemple). L'association nom du collecteur + numéro d'ordre de la récolte constitue la référence qui identifie l'échantillon de manière immuable, indépendamment du nom de l'espèce dans laquelle on le classe.

Une seconde étiquette lui est adjointe, elle porte mention de l'institution à laquelle appartient l'échantillon [ici, Herbar du

Museum National d'Histoire Naturelle de Paris] et demeure vierge plus ou moins longtemps. On y inscrit éventuellement les déterminations, les changements de noms et les observations effectuées par les chercheurs qui ont étudié l'échantillon. Les petites étiquettes portant les noms latins ont été apposées successivement par des chercheurs qui, chacun à son époque, ont étudié et nommé (ou re-nommé) la plante («determinavit» = a déterminé, a nommé). L'étiquette en haut à gauche porte l'écriture et le paraphe de J. Hutchinson qui a déterminé l'échantillon dans les années 1930, alors qu'il travaillait à la préparation de la première édition de la *Flora of West Tropical Africa*, dont il est l'auteur et dont le volume 3 parut en 1936 ; l'espèce y figure sous le nom de *Sc/eria multispiculata*.

L'autre petite étiquette, en haut à droite, fut écrite par J. Raynal en mai 1967. Il place l'échantillon dans une nouvelle espèce qu'il crée, *Scleria robinsoniana* ; cet échantillon figure parmi les échantillons étudiés par cet auteur et sur lesquels il a basé la définition de cette nouvelle espèce, mais il n'en est pas le type.

C'est sous ce nom de *Scleria robinsoniana* J. Rayn. que la plante figure dans la seconde édition de la *Flora of West Tropical Africa* publiée en 1972, ainsi que l'indique la minuscule étiquette en haut à droite.

L'échantillon A. Chevalier 18622 fut successivement cité sous deux noms scientifiques dans des ouvrages publiés ; le nom de l'espèce à laquelle on attribue un échantillon est susceptible de varier en fonction des progrès de la connaissance.

Tous les herbiers constitués à des fins scientifiques sont montés sur des papiers de format normalisé internationalement, leurs dimensions sont proches de 30 x 45 cm.

Les herbiers, pourquoi ?

Avant de montrer l'utilité des herbiers, rappelons quelques préalables essentiels.

- Un échantillon d'herbier est un être végétal desséché et non pas une image de cet être ; c'est une **réalité biologique objective**.

- Malgré la dessiccation, la plupart de ses caractéristiques morphologiques se maintiennent : c'est une conséquence de l'organisation de la cellule végétale (voir le chapitre 7, 3) dont les parois celluloses conservent à peu près leur forme dans ces conditions ; l'espèce à laquelle appartient un échantillon d'herbier est déterminable (sauf s'il est «incomplet», s'il lui manque des organes essentiels).

- La détermination impliquant l'étude de la fleur, celle-ci s'opère facilement après une ré-humidification de l'appareil floral : la fleur retrouve un aspect assez proche de celui qu'elle avait à l'état vivant, ses organes s'observent et se dissèquent comme on le ferait sur une fleur fraîche.

- A partir d'un tel matériel, traité afin de lui redonner une certaine apparence de turgescence, les tissus végétaux, le pollen, l'épiderme et les stomates... demeurent étudiables bien que le contenu cellulaire ne le soit plus ; on peut encore identifier des caractères chimiques. Les surfaces sont souvent observables, même en microscopie électronique à balayage. Parce qu'il est une unité biologique, l'échantillon d'herbier peut être utilisé à de multiples fins, certaines mettant en oeuvre des techniques modernes : il pourra se prêter dans l'avenir à des études encore insoupçonnables actuellement.

- Le fonctionnement «en pool» des herbiers permet à chaque chercheur de disposer à peu près de **tous les échantillons conservés dans le monde** concernant les plantes sur lesquelles il travaille : il peut réunir sur sa table de multiples échantillons représentant une même espèce, échantillons récoltés dans toute l'aire géographique occupée par l'espèce ; dans la plupart des cas, il lui serait matériellement impossible d'aller étudier autant de populations vivantes réparties de cette manière, dans une aire aussi vaste.

L'étude d'un grand nombre d'échantillons de provenances variées permet de donner de l'espèce à laquelle ils appartiennent une définition objective et statistique tenant

compte de la variabilité de ses caractères. Cette variabilité peut parfois être corrélée à l'origine géographique des échantillons ou à l'écologie des milieux d'où ils proviennent.

Les herbiers sont des outils taxonomiques. Les échantillons qu'ils renferment, étudiés par des spécialistes et donc nommés de façon fiable, peuvent être comparés à d'autres échantillons qui seront ainsi nommés à leur tour. La vérification par comparaison est souvent nécessaire lors de la détermination d'une plante.

L'établissement d'une classification, c'est-à-dire la distinction et la hiérarchisation des unités taxonomiques, implique une étude de chacune d'elles ; l'étude comprend, dans les meilleures conditions, deux approches : d'une part, celle des plantes vivantes dans les conditions naturelles ; d'autre part, celle du plus grand nombre possible d'échantillons d'herbier. Ces deux approches sont complémentaires et aussi fructueuses l'une que l'autre.

L'herbier permet de définir l'espèce en fonction de sa variabilité, que seule révèle le grand nombre d'échantillons provenant de toutes les régions où elle existe. Les unités taxonomiques sont distinguées les unes des autres non pas d'après leurs «normales» mais d'après leur variabilité (et donc, inversement, d'après la constance plus ou moins grande de leurs caractéristiques) ; grâce aux herbiers, ces distinctions acquièrent une valeur générale qu'une étude, aussi approfondie soit-elle, d'un nombre restreint de populations localisées ne peut leur conférer.

Les herbiers sont des outils biologiques. Beaucoup de caractéristiques biologiques et écologiques des espèces se dégagent de l'étude des plantes en herbier. Voici quelques voies de recherche régulièrement exploitées.

Les cartes de répartition des espèces se dressent d'après les localités de récolte mentionnées sur les étiquettes des échantillons. De telles cartes matérialisent l'extension géographique de conditions bioclimatologiques souvent très précises, dont la connaissance est nécessaire à l'exploitation

rationnelle des ressources naturelles et culturelles, immédiates ou potentielles, du globe.

Les périodes de floraison se déduisent des dates figurant sur les étiquettes des échantillons ; on peut observer par exemple

- des corrélations entre période de floraison et phénomènes saisonniers (pluies, température, feux de savanes, période d'activité de certains insectes ...)
- des variations des périodes de floraison en fonction de la situation géographique ou de l'altitude du lieu de récolte.

Les herbiers sont des outils nomenclaturaux. Nous avons vu (chapitre 2, 2) l'importance des types nomenclaturaux, échantillons auxquels se réfèrent les noms scientifiques des plantes. Ces échantillons, conservés dans les grands herbiers, constituent la base indiscutable des noms ; leur valeur fondamentale et leur caractère irremplaçable justifient qu'ils soient particulièrement protégés dans les collections.

Les herbiers sont des conservatoires d'échantillons de référence. Un échantillon conservé en herbier est unique, identifiable par son étiquette, et ré-étudiable. Lorsqu'on effectue un travail quelconque sur des plantes (chimique, physiologique, morphologique ou autre) il est vivement conseillé de prélever un spécimen représentatif (fleuri) du matériel étudié, le dessécher, l'étiqueter et déposer l'échantillon ainsi préparé dans un herbier officiel ; les références de cet échantillon et de l'herbier qui le conserve sont alors citées dans le travail. On a ainsi une preuve objective de la nature du matériel d'étude utilisé ; en particulier, le nom attribué à ce matériel demeure vérifiable et le travail effectué est réellement reproductible. La conservation d'un échantillon de référence s'intègre dans le protocole caractéristique des démarches scientifiques ; elle est malheureusement trop souvent négligée actuellement.

Les herbiers sont des témoins de l'évolution récente de la planète. Les plantes aujourd'hui disparues ou refoulées dans

des biotopes relictuels ont été récoltées autrefois en des localités où on ne soupçonnerait pas qu'elles aient pu exister (*Botrychium lunaria*, actuellement rare petite fougère des montagnes, fut récolté, au XVIII^e siècle, aux Champs-Élysées à Paris) ; les échantillons conservés témoignent de la dégradation écologique. On conserve en herbier quelques échantillons d'espèces aujourd'hui disparues : ce sont les seuls vestiges de plantes qui furent totalement détruites après que les botanistes les aient découvertes.

Certaines espèces introduites dans des régions où elles n'existaient pas s'y installent et se répandent ; les échantillons d'herbier permettent de suivre la chronologie de leur extension géographique.

Le concept de taxon

Le systématicien édifie des groupes au sein desquels l'essentiel du génotype est commun à tous les individus de chacun de ces groupes. Ensuite, ces groupes sont rassemblés en groupes de niveau supérieur, en fonction du taux de ressemblances qu'ils présentent entre eux.

On reconnaît donc des entités qui s'emboîtent les unes dans les autres ;

- elles se définissent en fonction de critères de ressemblance-dissemblance entre les éléments qui les constituent,
- et elles correspondent à des niveaux différents de communauté de l'ADN entre ces éléments.

Chaque groupe délimité, distingué des groupes voisins, constitue un **taxon** (pluriel, *taxons* en français, *taxa* en anglais), c'est-à-dire un groupe unitaire (un «groupe taxonomique») trouvant sa place, **à un niveau quelconque**, dans l'édifice hiérarchisé de la taxonomie.

Les taxons de niveau supérieur contiennent des éléments ayant un taux restreint de ressemblance (éléments qui ont donc une partie restreinte de leur génome en commun). Ils rassemblent des groupes (taxons de niveau inférieur) dont les éléments ont,

entre eux, un taux de ressemblance plus important (et une plus grande part de leur génome en commun). Eux-mêmes réunissent des groupes (taxons de niveau encore plus inférieur) dont les constituants sont encore plus ressemblants entre eux...

L'édifice conceptuel formé par ces groupes emboîtés est la classification systématique, constituée d'unités de même rang que l'on rassemble en unités de rang immédiatement supérieur, et ainsi de suite.

L'espèce, catégorie conceptuelle, est un taxon dont la perception sensible est peut-être la plus immédiatement accessible ; malgré cela, des générations de chercheurs ont tenté, en vain, de donner de l'espèce une définition simple et objective (voir ci-dessous).

Les espèces qui ont le plus de ressemblances en commun constituent une unité d'ordre supérieur appelée **genre** ; le genre est également un taxon. Les genres les plus voisins constituent une **famille**, taxon de rang supérieur au genre, etc.

Les taxons s'ordonnent de façon à donner une image du monde végétal qui respecte, autant que possible, les relations naturelles entre les taxons de tous rangs⁷.

2 — LA HIÉRARCHIE TAXONOMIQUE

La notion d'espèce

On considère que près de 350 000 espèces végétales vivent actuellement sur le globe, occupant les terres émergées et les eaux (jusqu'à une profondeur de 30 à 50 m en général). Ces espèces sont des unités que l'on distingue d'après des critères de ressemblance entre individus : bien qu'il n'existe pas deux individus identiques, on perçoit des groupes d'êtres profondément ressemblants entre eux ; on perçoit l'existence d'espèces.

Il faut admettre que l'espèce échappe en grande partie à une définition objective, rigoureuse et générale. Cependant, le

monde vivant est constitué d'espèces dont la réalité s'impose, même si elles se dérobent à une telle définition.

Le coquelicot des bords de champs et bords de routes (*Papaver rhœas*) peut être grand ou petit, ses fleurs larges ou petites, rouge vif ou rouge pâle, ses feuilles assez larges ou très étroites... mais on reconnaît presque intuitivement l'espèce en question tant les individus, malgré leurs dissemblances apparentes, se ressemblent ; dans une approche superficielle, les critères de ressemblance sont si nombreux et si essentiels qu'ils échappent facilement à l'analyse, mais constituent un tout sensible qui n'échappe à personne.

Il faut admettre que l'on utilise, dans la vie courante comme dans la démarche scientifique, un concept spécifique reposant, pour une part, sur une appréciation subjective et intuitive.

Quand on appelle un chat un chat, on l'identifie, sans aucun souci scientifique, à l'espèce *Felis cattus*.

On donne volontiers de l'espèce une définition lapidaire, et à ce titre insatisfaisante, qui s'applique d'ailleurs à toutes les catégories taxonomiques de rangs divers. On dit que l'espèce réunit tous les individus qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à d'autres. *A contrario*, cela peut s'exprimer en disant qu'elle réunit tous les individus qui se distinguent suffisamment des autres pour qu'on puisse les considérer comme formant un groupe défini.

Si l'on prend cette définition au pied de la lettre, pourra-t-on reconnaître le chou (espèce *Brassica oleracea*) dans toutes les variétés horticoles si dissemblables qui pourtant appartiennent toutes à cette espèce ? (voir cet exemple au début du chapitre 3, 3)

On reconnaît habituellement quatre critères permettant de caractériser l'espèce. Mais aucun d'entre eux n'est constant ; ils s'observent «souvent», «généralement», ou «dans les cas favorables»...

Ces critères sont :

1. Les individus constituant une espèce se ressemblent suffisamment pour qu'on puisse facilement reconnaître leur appartenance à l'espèce.
2. Le spectre de variation d'une espèce est séparé de ceux des autres espèces voisines par des discontinuités. L'absence de telles discontinuités peut justifier (pas obligatoirement) la réunion de deux ou plusieurs groupes en une seule espèce à large variabilité.
3. Chaque espèce a une aire géographique naturelle et définie, quelle que soit son étendue ; elle est manifestement bien adaptée aux conditions écologiques qui y règnent. Il faut noter toutefois que la plupart des espèces n'occupent pas toute l'étendue des régions qui leur sont écologiquement favorables.
4. Tous les individus d'une même espèce sont susceptibles de se croiser, sans perte sensible de fertilité (ou avec une perte faible). Au contraire, leur croisement avec des individus appartenant à d'autres espèces entraînera une perte de fertilité (ou de compétitivité) plus importante.

L'inconstance et la relativité de la définition de l'espèce ne doivent pas inciter à mettre en doute sa réalité objective. On peut plutôt considérer que chaque espèce a une définition qui lui est propre ; une définition qui n'est rigoureuse et absolue qu'à un moment donné de l'histoire de la vie ; et qui ne s'applique exactement à aucune autre espèce. Ainsi conçue, l'espèce apparaît comme une unité biologique, avec ses critères propres et son fonctionnement qui entraîne un remaniement perpétuel.

L'espèce et les catégories supérieures (fig. 15)

Un **genre** est constitué par des espèces plus proches entre elles qu'elles ne le sont des espèces des genres voisins ; cette notion de proximité est un concept de nature mathématique et dépend

des caractères différentiels entre espèces ; elle aboutit, dans les meilleurs cas, à exprimer de façon formelle l'étroitesse des liens naturels qui rattachent les espèces entre elles. Le genre se définit selon des critères parallèles à ceux qui définissent l'espèce à ceci près : l'espèce est constituée de populations (ou d'individus) qui ne sont pas des taxons, tandis que le genre est constitué d'espèces, qui sont des taxons. Tous les membres d'un même genre ont en commun un grand nombre de caractères, dont la plupart ne sont pas analysés consciemment par l'observateur ; ce taux élevé de similitude est probablement responsable de la compréhension souvent intuitive du concept de genre.

Le non-botaniste distingue sans erreur les ronces (genre *Rubus*) des genres voisins, même s'ils sont également épineux (églantiers, genre *Rosa* par exemple).

Les espèces d'un même genre, bien que nettement distinctes les unes des autres, ont entre elles des affinités génétiques suffisantes pour que l'hybridation soit souvent possible.

L'espèce, nous l'avons vu, est typifiée par un spécimen (individu ou petit échantillon de population).

Le genre est typifié par le type d'une espèce qu'il contient, spécialement désignée comme type du genre (il est donc lui aussi typifié par un spécimen).

Une famille réunit les genres proches les uns des autres ; le nom d'une famille dérive normalement de celui du genre qui généralement lui sert de type, et se termine en *-aceæ* (en français, -acées).

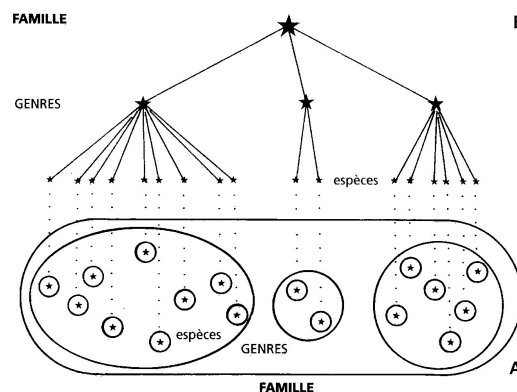


Fig. 15 - Deux figurations schématiques de la hiérarchie taxonomique, de l'espèce à la famille. A - Image projetée sur un plan. B - Image en élévation.

Le nom des *Rosaceæ* (en français Rosacées) dérive de celui du genre *Rosa* qui regroupe toutes les espèces de rosiers ; mais la famille comprend plus de 100 genres, parmi lesquels les pruniers et cerisiers (*Prunus*), pommiers (*Malus*), fraisiers (*Fragaria*).

Les *Rubiaceæ* (Rubiacées) sont constituées des genres *Galium* (gaillet), *Asperula*, *Sherardia*, *Coffea* (caféier), *Cinchona* (quinquina), *Gardenia*, de très nombreux autres genres d'arbres et arbustes tropicaux, et en particulier du genre *Rubia* (la garance, plante tinctoriale méditerranéenne) qui a donné son nom à cette énorme famille.

Huit familles portent des noms descriptifs dont le Code de Nomenclature tolère l'utilisation, par respect des traditions ; mais ces familles ont reçu des noms alternatifs, dérivés de noms de genres, que l'on peut employer si on le préfère ; ce sont :

Compositæ (Composées) = *Asteraceæ* (Astéracées), d'après le genre *Aster*.

Cruciferæ (Crucifères) = *Brassicaceæ* (Brassicacées), d'après le genre *Brassica* (le chou).

Gramineæ (Graminées) = *Poaceæ* (Poacées), d'après le genre *Poa* (les pâturins).

Guttiferæ (Guttifères) = *Clusiaceæ* (Clusiacées), d'après le genre *Clusia*.

Labiataæ (Labiées) = *Lamiaceæ* (Lamiacées), d'après le genre *Lanium* (*Laniunz album*, l'ortie blanche).

Palmæ (Palmiers) = *Areceæ* (Arécacées), d'après le genre *Areca* (arec).

Umbelliferæ (Ombellifères) = *Apiaceæ* (Apiacées), d'après le genre *Apium* (*Apium graveolens*, le céleri).

Leguminosæ (Légumineuses) = *Fabaceae* (Fabacées), d'après le genre *Faba* (la fève) ; selon les auteurs, ce groupe est regardé comme une seule famille, ou comme trois familles distinctes. Dans ce second cas, les familles constituantes se nomment :

Papilionaceæ (Papilionacées) = *Fabaceae* (Fabacées), d'après le genre *Faba* (la fève) ;
Cæsalpiniaceæ (Césalpiniacées), d'après le genre *Cæsalpinia* ;

Mimosaceæ (Mimosacées), d'après le genre *Mimosa* (*Mimosa pudica*, la sensitive) ; le mimosa des fleuristes appartient aussi à cette famille, mais il se classe dans le genre *Acacia* et non *Mimosa*⁸.

Ces exceptions se trouvent dans la littérature botanique sous l'un ou l'autre nom de famille ; nous préférons utiliser ici les noms traditionnels même s'ils ne sont pas construits comme tous les autres noms de familles : il est intéressant de se souvenir que les *Graminées* produisent du grain, que les *Crucifères* ont une fleur à quatre pétales en croix, que les *Ombellifères* ont des ombelles de fleurs, que les *Labiées* ont des fleurs à deux lèvres, que les *Composées* ont des capitules de fleurs groupées, que les *Légumineuses* portent des gousses dont le vrai nom est légume, que les *Papilionacées* ont des fleurs à deux ailes, que les *Guttifères* laissent couler des gouttes de latex à la moindre blessure.

Les familles proches les unes des autres sont groupées en un **Ordre** dont le nom dérive de celui d'une famille qu'il contient, et se termine en *-ales*. On reconnaît parfois un rang taxonomique intermédiaire entre la famille et l'ordre, c'est le **Sous-ordre** ; son nom est basé sur le même nom de genre que celui de la famille typique de l'ordre, et se termine en *-ineæ* (-inées en français).

Les ordres proches les uns des autres sont groupés en **Classes**. Si on reconnaît un rang taxonomique intermédiaire entre ordre et classe, les auteurs l'appellent soit **Sous-Classe**, soit **Super-Ordre**.

Ces grandes divisions sont elles-mêmes assemblées en **Divisions** (appelées parfois **Phylums**).

L'ensemble des divisions constitue le **Règne** végétal.

Comment une plante se place-t-elle dans la hiérarchie taxonomique ?

Un exemple, la place de la Gentiane jaune dans la classification de A. Cronquist, 1981 :

Règne : *Végétal*

Division : *Angiospermæ* (ou *Magnoliophyta*)

Classe : *Dicotyledonæ* (ou *Magnoliopsida*)

Sous-classe : *Asteridæ*

Ordre : *Gentianales*

Famille : *Gentianaceæ* (Gentianacées)

Genre : *Gentiana* (gentiane)

Espèce : *lutea* (jaune)

Les noms des taxons supérieurs au genre, emboîtés les uns dans les autres, se terminent par des désinences (terminaisons) codifiées qui indiquent le rang de chacun de ces taxons.

Quelques notions se dégagent ;

- l'espèce occupe une position privilégiée dans la mesure où c'est le taxon que nous appréhendons visuellement et intellectuellement le plus facilement ;
- la classification établie dans le cadre hiérarchisé de la taxonomie est très largement reconnue et admise par tous : les unités taxonomiques emboîtées les unes dans les autres ont, en gros, les mêmes définitions dans les différentes classifications ;
- les noms des catégories taxonomiques supérieures, généralement au-dessus de l'ordre, et des taxons qu'elles recouvrent, peuvent parfois être un peu différents ; (le plus souvent, les différences entre les classifications coexistantes affectent plus leur présentation que leur conception de base) ;
- les catégories taxonomiques inférieures, de l'espèce à l'ordre, sont reconnues et nommées de la même façon par tous les auteurs (sauf en ce qui concerne quelques

- groupes de plantes encore insuffisamment connues). La classification des plantes à fleurs compte
- deux classes, les Monocotylédones et les Dicotylédones, subdivisées en
 - 11 sous-classes environ⁹, comprenant :
 - 83 ordres, dans lesquels se placent :
 - près de 400 familles.

Une hiérarchie taxonomique à l'intérieur de l'espèce

Beaucoup d'espèces contiennent des entités génétiquement distinctes les unes des autres, bien que toutes interfertiles ; ces distinctions sont peu importantes, elles n'affectent généralement qu'un très petit nombre de caractères (un ou deux par exemple). Si ces entités se trouvent isolées des autres pour des raisons géographiques (on les qualifie alors d'allopatriques) ou écologiques, on leur accorde généralement rang de **sousespèces** (on les désigne par la mention *subsp.*, abrégée du latin *subspecies*) (voir [fig. 10](#) et [11](#), au chapitre 3,1).

Le karité des savanes africaines se trouve sous deux aspects : l'arbre produit des fleurs plus grandes en Afrique orientale qu'en Afrique occidentale ; hors ce seul caractère, les feuilles, les fruits, les utilisations de la graine oléagineuse sont semblables. On distingue deux sous-espèces, séparation basée sur cette variation morphologique légère mais constante, et sur des répartitions géographiques différentes : c'est un exemple de sous-espèces vicariantes :

Butyrospermum paradoxum subsp. *paradoxum* (du Soudan à l'Ouganda) ;

Butyrospermum paradoxum subsp. *parkii* (du Sénégal à la Républ. Centrafricaine). Les deux sous-espèces ne coexistent nulle part.

L'espèce *Linum perenne* est subdivisée en sous-espèces dont trois sont inféodées à des massifs montagneux distincts ; elles ne peuvent cohabiter,

pour des raisons géographiques et d'altitude ; on distingue :

Linum perenne subsp. *perenne*, dans toute l'Europe centrale et orientale, aux basses altitudes ;

Linum perenne subsp. *anglicum*, Iles britanniques ;

Linum perenne subsp. *alpinum*, Pyrénées, Alpes, Apennins, Oural ;

Linum perenne subsp. *montanum*, Jura et Alpes du nord ;

Linum perenne subsp. *extraaxillare*, Carpathes et montagnes des Balkans.

Si, dans les conditions naturelles, elles peuvent croître ensemble (ce sont alors des entités sympatriques), on leur accordera plutôt rang de **variétés** (on les désigne par *var.*, abrégé du latin *varietas*). Le taux de dissemblance entre deux variétés est plus faible que celui séparant deux sous-espèces ; en effet, les caractères morphologiques sont aussi peu nombreux dans les deux cas, mais l'exclusion géographique (ou écologique) constitue un caractère distinctif supplémentaire en faveur des sous-espèces.

La grande herbe tropicale *Leonotis nepetifolia* (Labiées) est connue sous deux aspects ; l'un, que l'on rencontre dans tous les pays tropicaux, se caractérise par des fleurs orangées ; l'autre a des fleurs blanc-crème et ne se trouve qu'en Afrique tropicale ; hors la couleur des fleurs, les plantes ne diffèrent pas ; les deux sortes peuvent se trouver dans les mêmes régions d'Afrique. On distingue donc *Leonotis nepetifolia* var. *nepetifolia* (à fleurs orangées) de *Leonotis nepetifolia* var. *africana* (à fleurs crème).

En dehors de la distinction formelle de ces taxons infraspécifiques, on peut reconnaître, au sein d'une espèce, des **populations** juxtaposées, dans lesquelles se maintiennent des caractéristiques légèrement différentes de celles des populations environnantes de la même espèce ; ces

caractéristiques s'interpénètrent dans la zone de contact entre populations, dans laquelle on peut observer un gradient ou une variabilité affectant les caractères considérés.

C'est ainsi que la teneur en certaines substances chimiques peut fluctuer plus ou moins d'une population à une autre, sous la dépendance de facteurs génétiques, mais sans que cette variation soit corrélée à un caractère morphologique.

Chez une liane des savanes africaines, *Strophanthus sarmentosus*, certaines populations seulement sont riches en strophanthine (hétéroside à action cardiaque qui fut très recherché dans les années 1930).

Le thym (*Thymus vulgaris*) constitue, dans les garrigues méditerranéennes, des populations qui ne diffèrent entre elles que par la nature chimique de leurs huiles essentielles ; leurs odeurs et leurs propriétés sont différentes.

Des variations dépendant de l'écologie, c'est-à-dire liées aux conditions de l'environnement des plantes, peuvent également s'observer entre populations. Elles sont, ou non, génétiquement fixées et reflètent les conditions écologiques qui ont présidé à l'édification de l'organisme observé ; ce sont des écotypes.

Une forme naine et trapue de l'*Aster linosyris* se trouve sur quelques falaises rocheuses maritimes battues par les vents, en Bretagne ; le port de la plante exprime son adaptation à un biotope où l'*A. linosyris* typique ne pourrait survivre. Elle semble génétiquement fixée et a reçu le nom d'*Aster armoricanus*.

3 — PRINCIPES DE LA CLASSIFICATION

Le fait d'établir et d'utiliser une classification des êtres vivants ne résulte pas d'un progrès scientifique moderne. L'homme a dû développer des sortes de classifications dès l'éclosion du langage, dès qu'il a eu à transmettre son expérience des plantes, sa connaissance de leurs vertus et de leurs dangers ;

car il lui a alors fallu les désigner de noms cohérents avec leur réalité physique et leurs propriétés.

Actuellement, toutes les sociétés humaines, et pas seulement celles qui sont restées près de la nature, utilisent des «classifications vernaculaires» dont le degré de précision est directement lié au nombre de noms de plantes usités. Les unités constituant ces classifications ne correspondent pas toujours à des taxons scientifiques.

En français, on appelle *herbes* toutes les plantes à feuilles étroitement allongées, ce qui recouvre les familles des Graminées, Cypéracées et Juncacées. Mais *herbe aux femmes battues* ne désigne que l'espèce *Tamus communis*, qui n'appartient à aucune de ces familles.

Les plantes utiles, traditionnellement bien connues, sont classées en divisions parfois beaucoup plus fines que celles des botanistes. Les *choux*, *choux—fleur*, *choux-de-Bruxelles*, *broccolis*, *choux-raves*, *choux frisés*, *choux moelliers*, *choux cavaliers*, sont des catégories horticoles reconnues dans la classification populaire ; mais toutes se classent dans la même espèce botanique, *Brassica oleracea*.

Émergence des classifications

C'est au philosophe grec Théophraste (environ 370-285 av. J.-C.) que l'on doit la première classification connue établie selon des principes comparables à ceux que nous respectons encore.

Il classa 480 espèces en catégories définies par des associations de caractères morphologiques tels que le port (arbre, arbuste, herbe), les pétales unis ou séparés, la position de l'ovaire par rapport aux pièces florales (ovaire infère ou supère) ...

Trois siècles plus tard, le médecin grec de Sicile Dioscoride ne fit pas si bien, mais c'est pourtant son œuvre qui fut utilisée pendant quinze siècles.

La classification de l'italien Césalpin (1519-1603) fait figure d'innovation, bien qu'elle n'apporte guère plus que celle, oubliée alors, de Théophraste. Il accordait une prééminence aux caractères floraux. Le travail des deux frères suisses Bauhin (1541-1631 et 1560-1624) préfigure celui des premiers grands classificateurs.

Les notions de genre et d'espèce, conçus comme des unités taxonomiques, se dégagent dans l'œuvre des Bauhin ; on y trouve aussi une volonté de clarifier la nomenclature qui s'accompagne d'un essai de nomenclature binominale.

A l'aurore du XVIII^e siècle paraissent les premières classifications scientifiques, œuvres du français Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) et de l'anglais John Ray (1627-1705).

Le concept de genre est parfaitement défini chez Tournefort ; il classe près de 9 000 espèces en 698 genres, eux-mêmes groupés en vingt-deux «classes». La hiérarchie taxonomique est établie, bien que les caractères choisis aboutissent parfois à des rassemblements disparates. Mais le système est facile à utiliser, la classification fonctionne.

C'est près de 18 000 espèces que Ray va organiser en une classification confuse et peu utilisable. L'originalité de son œuvre réside dans le choix des caractères taxonomiques utilisés ; il prend en compte **le plus grand nombre possible de caractères**, concernant l'appareil floral, les fruits, mais aussi l'appareil végétatif ; il considèrerait, comme nous le faisons actuellement le plus souvent, que tous les caractères présentés par les plantes peuvent intervenir dans la classification.

Les grands principes étaient posés. Le XVIII^e siècle a vu naître de nombreuses classifications, dont celle du suédois Linné, le «Système sexuel» ; très artificielle, elle n'apporta guère à la connaissance des unités taxonomiques, mais son mérite réside dans le progrès définitif qu'elle apporta à la nomenclature.

Le **concept de famille**, tel que nous l'utilisons encore, se dégagait au moment de la transition entre les XVIII^e et XIX^e siècles, dans les œuvres de trois français, Michel Adanson (1727-1806), Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836) et Jean-Baptiste Monet de Lamarck (1744-1829). Les classifications se veulent «naturelles». On tente de constituer des taxons dont tous les constituants présentent des ressemblances objectives. Les nombreuses classifications parues au cours du XIX^e siècle se rapprochent de plus en plus des classifications modernes, certaines étant même, à l'insu de leurs auteurs, peu différentes de classifications évolutives.

La classification de Auguste-Pyrame de Candolle (1778-1841) place les Renonculacées à la base des Dicotylédones ; cette famille, actuellement considérée comme très primitive, a retrouvé approximativement cette place.

Les premières **classifications phylogénétiques**¹⁰ furent l'œuvre de botanistes allemands ; elles visaient à classer les végétaux actuels dans un ordre retraçant l'histoire évolutive des végétaux. Haeckel publia les premiers «arbres généalogiques» de quelques groupes de plantes en 1866, puis la classification d'Eichler parut en 1883.

L'ordre suivi par Eichler, repris ensuite par Engler, était fort éloigné des conceptions phylogénétiques modernes. Il semble basé sur une appréciation subjective d'«ancienneté» des caractères usuels.

Ces premières classifications phylogénétiques reposaient sur un postulat aujourd'hui abandonné : les plantes présentant des caractères «primitifs» étaient considérées comme les ancêtres des autres.

Pendant longtemps, ces essais évolutifs furent monophylétiques : on concevait l'ensemble du monde végétal comme dérivant, par un jeu de diversifications multiples, d'un ancêtre unique.

Les classifications modernes

Au cours des cinquante dernières années, plusieurs grandes classifications ont vu le jour ; on peut citer : A.L. Takhtajan (1943, révisée en 1966 puis 1987), A. Cronquist (1957, révisée en 1981), Thorne (1968, révisée en 1983), R. Dahlgren (1975, révisée en 1983). Les classifications préexistantes sont modifiées en fonction de progrès de la connaissance permettant de proposer de nouvelles hypothèses évolutives.

Il est désormais admis que très peu de formes actuellement vivantes sont réellement primitives. On tente d'évaluer le taux de caractères primitifs présentés par les plantes pour les placer à un niveau plus ou moins élevé d'évolution. Une grande part de subjectivité persiste dans ces évaluations car un même caractère peut signifier une plus ou moins grande ancienneté selon les groupes de plantes chez lesquelles on l'observe.

Pour tenter d'éviter cet obstacle, on a mis au point des «indices d'avancement» permettant de chiffrer le taux de caractères primitifs dans chaque famille.

Plusieurs de ces indices ont été mis au point ; quelle que soit la méthode utilisée, parmi les Dicotylédones, la famille des Magnoliacées se place toujours parmi les plus primitives, et les Composées, Valérianacées et autres familles voisines, parmi les plus évoluées.

Outre le niveau d'évolution, les classifications se veulent «naturelles», c'est-à-dire qu'elles doivent exprimer les relations de ressemblance-dissemblance entre les groupes par le moyen du concept de proximité taxonomique. Plus nombreux sont les caractères communs à deux groupes, plus ils sont semblables entre eux, et plus on doit les traiter à proximité l'un de l'autre. Chaque groupe a des relations de proximité avec divers autres groupes qui n'ont pas nécessairement ce type de relations entre eux. Il est techniquement difficile d'exprimer l'ensemble de ces relations (qui, en fait, ne pourraient apparaître toutes, avec leurs vraies valeurs, que dans un espace multidimensionnel) ; dans la pratique, l'auteur choisit d'exposer certaines de ces relations et sacrifie les autres.

La présentation des classifications modernes est très variée

dans la mesure où elles tentent d'exprimer à la fois les relations de ressemblance-dissimilitude entre groupes (proximité taxonomique) et les relations phylogénétiques. Les auteurs proposent des figures de plus en plus explicites.

L'arbuste phylogénétique de Takhtajan (1966) ([fig. 16](#)).

L'ensemble des plantes à fleurs apparaît dispersé le long des branches ramifiées d'un arbuste dont les quelques tiges partent d'une souche commune représentée par les Magnoliales, considérées comme le groupe ancestral ; les tiges s'élèvent, portant des groupes de plus en plus évolués, les plus grandes d'entre elles se terminant, tout en haut, par les Graminées, les Orchidées, les Composées. Ce schéma, très classique, a l'avantage d'être lisible et facile d'accès ; mais il s'appuie sur le double postulat qui veut :

- que toutes les plantes à fleurs aient une origine commune et,
- que les plantes à faible «indice d'avancement» soient réellement primitives et anciennes, qu'elles soient les ancêtres de groupes plus avancés avec lesquels elles coexistent dans la végétation actuelle. Par ailleurs, il ne se développe qu'en deux dimensions, et certaines relations de proximité taxonomique entre groupes ont pu être masquées.

L'arbuste phylogénétique de Dahlgren (1975) (voir [fig. 17](#) p. 92 et 93).

Il part du principe que très peu de groupes actuellement vivants peuvent être effectivement les ancêtres d'autres groupes contemporains ; il ne figure donc aucune relation linéaire entre deux groupes actuels. Cet arbuste imaginaire est figuré en perspective, ce qui lui donne trois dimensions. Il se déploie vers le haut en se ramifiant progressivement, à partir d'un tronc unique, et s'interrompt

Ces classifications tiennent compte de nombreux caractères rarement utilisés en systématique.

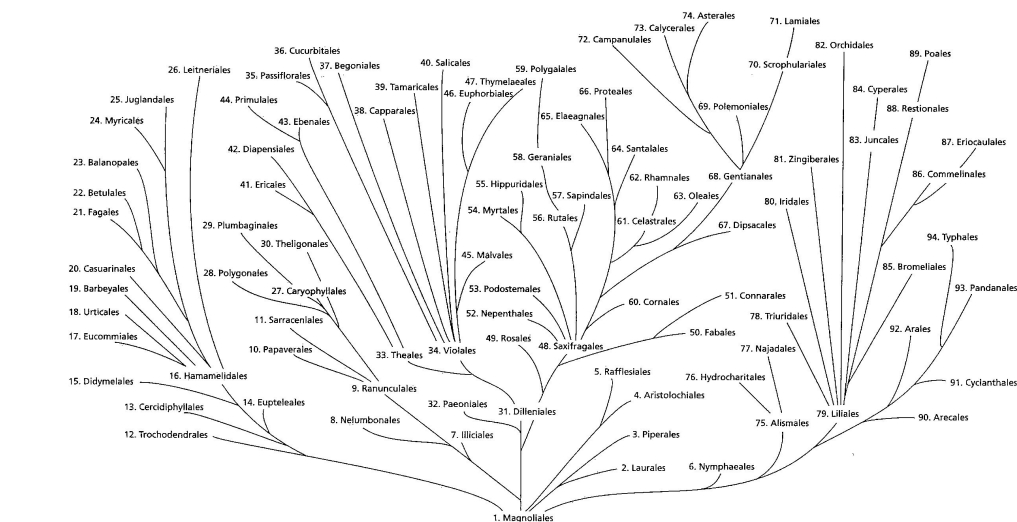


Fig. 16 - L'arbuste phylogénétique de Takhtajan (1966). Les relations phylogénétiques supposées entre les grands groupes taxonomiques sont exprimées sous la forme d'un arbuste ramifié dans un plan. C'est un mode d'expression très classique, utilisé depuis plus d'un siècle.

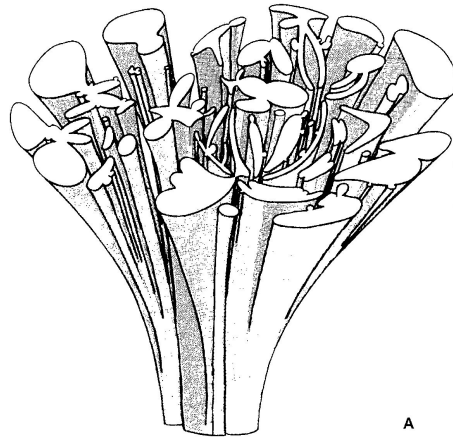


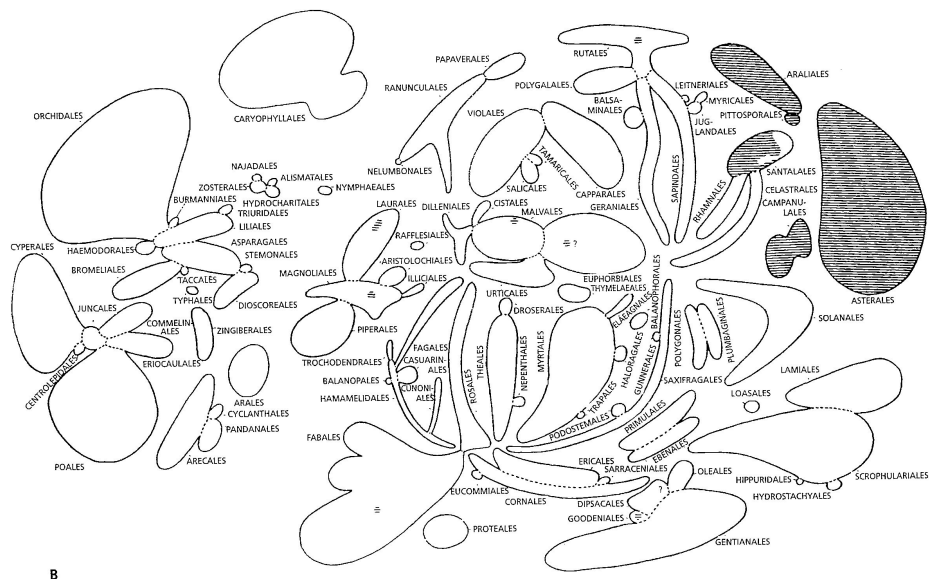
Fig. 17 - *L'arbuste phylogénétique de Dahlgren (1975) : la classification des plantes actuelles. Il explicite les relations entre les groupes de plantes d'une façon didactique : il tend à rendre immédiatement sensible la perception évolutive de la classification conçue par l'auteur.*

A - L'ensemble du monde végétal est conçu comme un arbuste qui se ramifie et se diversifie au fur et à mesure qu'il s'éloigne de sa souche ; sur le graphique, tridimensionnel, la diversification des plantes s'inscrit dans les deux coordonnées horizontales ; la coordonnée verticale exprime le temps.

L'arbuste est tronqué par un plan horizontal situé au temps actuel. L'apparition progressive d'une ramification le long d'une branche représente la différenciation progressive d'un groupe taxonomique à partir d'un autre, préexistant, dont il s'isole de plus en plus. Cet isolement est corrélatif de l'augmentation graduelle des différences entre les deux groupes.

B - *La section de l'arbuste dans le plan horizontal correspondant au temps actuel est une expression graphique de la classification des plantes actuelles. Chaque groupe taxonomique individualisé apparaît comme une section plus ou moins arrondie ou elliptique. Ces unités sont d'autant plus proches les unes des autres qu'elles se ressemblent et, corrélativement, qu'elles se sont individualisées depuis peu de temps, à partir d'une souche commune. Sur cet exemple, les groupes contenant des polyacétylènes dérivés d'acides gras sont en grisé. On voit que ce caractère chimique est*

Certaines de ces sections portent une déformation, comparable à un bourgeonnement ; cette figuration signifie que l'unité taxonomique est hétérogène, qu'une part d'elle-même tend à se différencier de plus en plus, en un mot qu'une nouvelle unité taxonomique est en voie d'en émerger : sur un plan horizontal recoupant l'arbuste plus haut, dans un temps futur, deux groupes individualisés apparaîtraient en prolongement de l'unité initiale.



Nous avons vu que la notion de classification des êtres est liée à la nécessité d'échanger des informations les concernant. On peut dire que la systématique est la démarche intellectuelle qui permet la normalisation et la **communication** d'un savoir.

Pour avoir accès au savoir concernant une plante, il faut pouvoir la **nommer**. Pour cela, on identifie l'échantillon inconnu à un échantillon nommé, en appréciant leur «identité taxonomique» (en comparant la valeur de bon nombre de leurs caractères, on les constate semblables). Cela revient à classer la plante inconnue dans un lot connu avec lequel elle se confond taxonomiquement, selon un processus typiquement systématique. Dans la pratique, on ne compare pas nécessairement la plante inconnue à d'autres plantes dans leur

réalité physique ; on la compare à la description du taxon donnée dans une Flore, description synthétique d'une entité conceptuelle établie par l'étude d'individus physiques. Le principe de comparaison demeure le même.

La classification étant le reflet de corrélations de caractères, elle définit des taxons dont tous les représentants partagent certaines caractéristiques. La classification est donc prédictive dans la mesure où il suffit de savoir qu'une plante appartient à telle famille pour en déduire qu'elle possède tous les caractères de cette famille.

Soit une plante dont on ne connaît rien, sauf qu'elle appartient à la famille des Solanacées ; on peut immédiatement en donner une description de la fleur, du fruit, et signaler qu'elle contient des alcaloïdes susceptibles d'être des toxiques majeurs.

La position systématique d'une plante est l'accès le plus rapide à la connaissance de ses principales caractéristiques ; elle ouvre une vaste banque de données immédiatement disponible dans les ouvrages de systématique.

CHAPITRE 4

Histoire des plantes et évolution



1 — CLASSIFICATION ÉVOLUTIVE

La genèse de la flore actuelle et la classification

A notre époque, les classifications des êtres vivants tentent d'exprimer à la fois les relations de ressemblance-dissemblance observées actuellement entre eux, et les relations dites «évolutives», basées sur leur généalogie supputée.

Ainsi la classification place-t-elle à proximité les uns des autres des êtres présentant des ressemblances nombreuses, et auxquels on attribue un ancêtre commun (hypothétique la plupart du temps) dont ils sont encore proches.

Chaque groupe différencié est alors intégré dans une histoire : il dérive d'un groupe antérieur dont il diffère plus ou moins, selon la «poussée» d'évolution qui s'y est manifestée ; s'il ne s'éteint pas complètement, il sera dans l'avenir représenté par un ou plusieurs autres groupes, d'autant plus différents de lui que leur constitution génétique aura plus profondément évolué.

Notre flore contemporaine comprend des plantes qui ne diffèrent pas beaucoup de leurs ancêtres (même fort éloignés dans le temps), et d'autres ayant acquis, au cours du temps, des caractéristiques profondément différentes. Nous ne trouvons plus trace de nombreux groupes, disparus sans descendance ; pour beaucoup d'entre eux, nous ne pouvons même pas soupçonner leur existence passée ; nous ne voyons

actuellement, plus ou moins nombreux, plus ou moins différenciés, que les descendants de groupes survivants, ayant traversé les ères géologiques.

Les Divisions du Règne végétal actuel

Les Divisions constituent des unités taxonomiques reconnues de longue date et bien différenciées. Certaines comprennent un grand nombre de formes variées, d'autres sont numériquement limitées et peu diversifiées ; ces différences traduisent les ressources adaptatives récentes de chacune. Certaines ont, en effet, vécu dans l'histoire de la Terre une période faste où elles ont foisonné, puis ont régressé, faute de suivre l'évolution des conditions régnant à la surface du globe ; d'autres, proches ou non de groupes anciens, présentent actuellement une riche diversité, témoin de leur adaptabilité aux différents cas de la situation récente.

Dans le tableau récapitulatif (fig. 18), 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 élaborées. Les Angiospermes¹¹, plantes «supérieures» par excellence, constituent, avec leurs 240 000 espèces, un vaste groupe homogène malgré sa diversité ; elles représentent, en nombre d'espèces, environ 70% du Règne Végétal (qui compte environ 350 000 espèces).

A titre de comparaison les animaux supérieurs, les Cordés¹², comptent moins de 50 000 espèces environ, tandis que les Métazoaires¹³ non cordés en comptent approximativement 1 000 000 et les Protozoaires, 30 000. Ces chiffres indiquent que les formes animales anciennes et primitives sont actuellement encore très nombreuses : parmi les Vertébrés, les Poissons sont le groupe à la fois le plus primitif et le plus riche en espèces contemporaines ; les Mollusques sont actuellement représentés par 70 000 espèces ; le contingent des formes modernes, en

nombre d'espèces, est loin d'être dominant chez les animaux comme il l'est chez les végétaux.

Présentation de la Classification Végétale

Division 1 : VIRUS. Les Virus sont des êtres strictement parasites, pathogènes ou non, ils se développent chez des bactéries, des animaux ou des plantes ; ils sont réduits au support de leur hérédité (ADN ou ARN) qui ne peut se dupliquer qu'à l'intérieur d'une cellule vivante-hôte. On tend à leur refuser le statut d'êtres vivants, bien que certains auteurs les placent, malgré tout, dans le Règne végétal. Ils ne figurent ici que pour mémoire.

PROCARYOTES	BACTÉRIES CYANOBACTÉRIES
EUCARYOTES	
Pas de chlorophylle - « champignons »	MYXOMYCÈTES OOMYCÈTES EUMYCÈTES
Chlorophylle a + pigments accessoires - « algues rouges », « algues brunes », etc.	PYRRHOPHYTES CHRYSOPHYTES BACILLARIOPHYTES PHÆOPHYTES RHODOPHYTES XANTHOPHYTES
Chlorophylle a + chlorophylle b	
Zygote sans protection - « algues vertes »	EUGLÉNOPHYTES CHLOROPHYTES
Zygote protégé par une coque dure (oogone)	CHAROPHYTES
Gamète femelle contenu dans un archégone	
Pas d'appareil vasculaire - « mousses » et « hépatiques »	BRYOPHYTES
Un appareil vasculaire	
Sexualité encore aquatique ; ni fleurs ni graines - Ptéridophytes, dont certaines sont les « fougères »	PSILOPHYTES LYCOPHYTES SPHÉNOPHYTES PTÉROPHYTES
Sexualité aérienne ; gamétophyte femelle enclos dans un ovule	
Ovules nus, appendus à des organes dans lesquels ils ne sont pas enfermés - « Gymnospermes »	CYCADOPHYTES GINKGOPHYTES CONIFEROPHYTES GNÉTOPHYTES
Ovules enfermés dans des carpelles clos, qui deviennent des graines enfermées dans des fruits ; plantes à fleurs vraies - « Angiospermes »	ANTHOPHYTES

Fig. 18 - Présentation synoptique du tableau des Divisions du Règne végétal actuel.

A¹ - Une organisation cellulaire élémentaire, mais pas de noyau différencié. **Procaryotes** :

Division 2 : BACTERIA. Bactéries ; environ 3 000 espèces ; quelques-unes pratiquent une photosynthèse anaérobie grâce à

leurs bactériochlorophylles.

Division 3 : CYANOBACTERIA. Cyanobactéries, ou Algues bleues ; environ 500 espèces ; toutes pratiquent une photosynthèse aérobie et contiennent de la chlorophylle a.

A² - *Une organisation cellulaire parfaite ; un noyau cellulaire organisé ;* la cellule présente toutes les caractéristiques de celle des êtres supérieurs. **Eucaryotes** : → voir **B¹**, **B²**, **B³** et **B⁴**.

B¹- *Pas de chlorophylle* : biologie hétérotrophe proche de celle des animaux. **Champignons** ; plus de 20 000 espèces connues :

Division 4 : MYXOMYCOTA. Myxomycètes ; champignons à plasmodes constitués d'une masse cytoplasmique à nombreux noyaux, sans cloisons ; mobilité par pseudopodes.

Division 5 : OOMYCOTA. Oomycètes ; filaments à parois cellulosiques ; de nombreuses moisissures se trouvent dans ce groupe.

Division 6 : EUMYCOTA. Eumycètes ; parois chitineuses ; c'est dans ce groupe que se placent les champignons comestibles et vénéneux, les levures, les ergots...

B² - **Plantes** résultant de *l'association d'un champignon* (le plus souvent un Eumycète appartenant à l'ordre des Lécánorales) *et d'une algue* (une Chlorophycée ou une Algue bleue). Souvent, ce groupe n'est pas individualisé dans la classification ; ses représentants sont classés parmi les champignons, en ne tenant compte que de cette seule composante, qui est responsable de la diversité du groupe ; les algues participant aux lichens sont peu nombreuses (une quinzaine d'espèces en tout) :

Division 7 : LICHENES. Lichens ; environ 16 500 espèces connues. Bien que leurs deux constituants, algue et champignon, soient seulement juxtaposés, les lichens sont des êtres présentant des formes caractéristiques et des fonctionnements, écologiques et biochimiques par exemple, très originaux.

B³ - *Plantes contenant de la chlorophylle a*, associée ou non à la *chlorophylle c* ; en outre, elles contiennent toujours des *pigments accessoires*. Ce sont les Algues, à l'exclusion des Algues vertes. Plus de 15 000 espèces connues :

Division 8 : PYRRHOPHYTA. Pyrrophytes ; cellules flagellées, généralement isolées ; ce sont essentiellement les algues du plancton marin ; pigments : chlorophylles a + c + péridinine.

Division 9 : CHRYSOPHYTA. Chrysophytes ; cellules flagellées généralement isolées ; pigments : chlorophylles a + c + fucoxanthine.

Division 10 : BACILLARIOPHYTA. Bacillariophytes ; plus connues sous le nom de **Diatomées** ; généralement unicellulaires, à coques cellulaires siliceuses ; pigments : chlorophylles a + c + fucoxanthine.

Division 11 : PHÆOPHYTA. Phéophytes ou Algues brunes ; elles peuvent atteindre de très grandes tailles et présentent un niveau d'organisation assez avancé ; pigments : chlorophylles a + c + d + fucoxanthine.

Division 12 : RHODOPHYTA. Rhodophytes ou Algues rouges ; organismes d'assez grande taille, souvent fins, plumeux, gluants ; pigments : chlorophylle a + c + d + phycobilines.

Division 13 : XANTHOPHYTA. Xanthophytes ; cellules flagellées, généralement isolées ; pigments : chlorophylles a + c + xanthophylle.

B⁴ - *Plantes contenant les chlorophylles a et b*. C'est dans ce groupe qu'une lignée, partant d'algues vertes, a évolué jusqu'aux plantes à fleurs :

→ voir **C¹** et **C²**

C¹ - *Le gamète femelle est une cellule nue*, démunie d'organe protecteur (ou parfois simplement entourée de filaments : → voir **D¹** et **D²**

D¹ - *Zygote sans protection*, ou à peu près ; ce sont les **Algues vertes**. Environ 8 000 espèces :

Division 14 : EUGLENOPHYTA. Euglénophytes ; algues unicellulaires flagellées ; les cellules sont parfois groupées, sans autre différenciation.

Division 15 : CHLOROPHYTA. Chlorophytes ou Algues vertes ; très variées ; souvent de taille assez grande.

D² - *Zygote protégé par une coque dure* formée de filaments enroulés ; c'est l'«oogone» qui, en quelque sorte, préfigure la graine. Environ 250 espèces :

Division 16 : CHAROPHYTA. Charophytes ; algues bien organisées, qui annoncent à la fois les mousses et les plantes à graines.

C² - *Le gamète femelle est inclus dans un archégone* produit par un petit organisme haploïde appelé gamétophyte (ces plantes ont été appelées «**Archégoniates**») ; c'est le premier stade de la progression vers une protection par une structure constante et organisée de l'embryon. Les spores s'élaborent dans un sporange dont la paroi est une assise cellulaire ; chez les plantes précédentes, elles s'élaborent dans un sporocyste dont la paroi est la membrane de la cellule-mère. Corrélativement, ces plantes sont munies de tiges feuillées et de racines (ou parfois de rhizoïdes) ; on les a appelées «**Cormophytes**» (= «plantes à tiges»), toutes les plantes des divisions précédentes formant les «Thallophytes». → voir **E¹** et **E²**

E¹ - *Pas d'appareil vasculaire* différencié servant à la circulation des sèves ; pas de racines vraies, des rhizoïdes ; mais la cellule et les tissus sont directement comparables à ceux des plantes classées ci-après. Environ 23 000 espèces :

Division 17 : BRYOPHYTA. Bryophytes ; ce sont les **Mousses** et les **Hépatiques** ; la sexualité est encore aquatique, comme chez les algues ; plantes de petite taille.

E² - *Un appareil vasculaire différencié* ; la sève peut circuler d'un organe à l'autre, et en particulier migrer depuis les racines jusqu'à des organes aériens éloignés ; la plante peut se développer hors de milieux humides et atteindre une grande

taille grâce à des tissus de soutien développés. Ce sont les **plantes vasculaires**. → voir F¹ et F¹

- *Pas de graine* ; la plante peut atteindre un grand développement, mais *la fécondation est encore aquatique* ; le végétal demeure donc lié à l'eau, malgré son organisation vasculaire. **Ptéridophytes**, Fougères au sens large. 11 200 espèces :

Division 18 : PSILOPHYTA. Psilophytes ; rares fougères tropicales très simples et primitives.

Division 19 : LYCOPHYTA. Lycophytes ; essentiellement, les lycopodes et sélaginelles ; actuellement petites plantes discrètes des zones plus ou moins humides, les Lycophytes furent, à l'ère Primaire, des arbres imposants, variés, qui formaient de grandes forêts.

Division 20 : SPHENOPHYTA. Sphénophytes ; représentés uniquement par les prêles, qui comptent 25 espèces dans le monde ; mais les Sphénophytes du Primaire étaient diversifiées en nombreuses formes arborescentes.

Division 21 : PTEROPHYTA. Ptérophytes ; ce sont les Fougères proprement dites, à feuilles bien développées, comparables à celles qu'on retrouvera chez les plantes à fleurs ; ces plantes sont les plus évoluées des végétaux sans fleurs.

F² - *La fécondation est aérienne* ; la sexualité s'opère en l'absence d'eau libre : les végétaux se libèrent enfin du milieu aquatique. Les spermatozoïdes sont produits par un petit organisme haploïde (gamétophyte mâle) inclus dans le grain de *pollen* ; le gamétophyte femelle qui produit l'archégone est inclus dans un *ovule tégmenté* : le futur embryon est doublement protégé par deux enveloppes superposées, l'archégone et l'ovule.

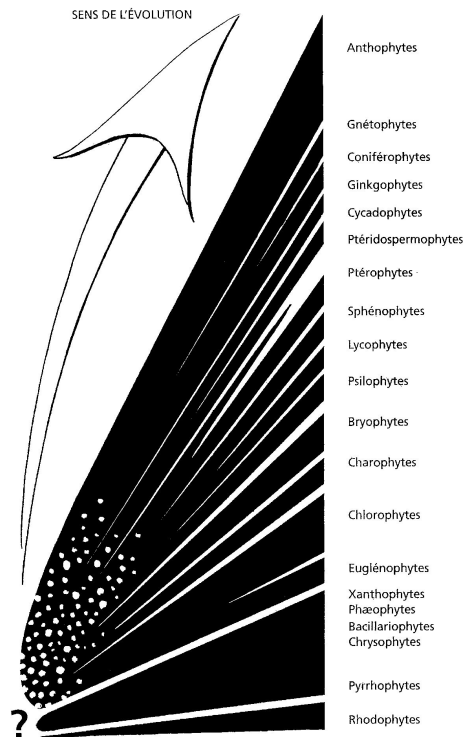


Fig. 19 - *L'évolution supposée des Eucaryotes chlorophylliens ; représentation schématique donnant une image très simplifiée de la dynamique évolutive qui préside à l'élaboration successive des groupes végétaux énumérés et caractérisés dans le tableau des Divisions du Règne végétal (groupes végétaux actuellement vivants).*

Pour mieux faire apparaître les étapes évolutives, la Division des Ptéridospermophytes («fougères à graines») a été ajoutée aux Divisions actuelles. En pointillés, les relations particulièrement hypothétiques.

Après fécondation du gamète femelle, les ovules deviendront des graines protégées par les téguments de l'ovule ; ces graines contiennent chacune un embryon. **«Spermatophytes», ou plantes à graines. → voir G¹ et G²**

G¹ - *Les graines ne sont pas enfermées dans un organe clos. Ce sont les **Gymnospermes** (étymologiquement = graines nues). La fleur n'est pas vraiment réalisée, les organes sexuels sont associés à de simples écailles groupées. Plus de 600 espèces actuelles :*

*Division 22 : **CYCADOPHYTA**. Cycadophytes ; petits arbres évoquant des palmiers ou des fougères arborescentes, vestiges*

des grands peuplements d'espèces variées que formaient les Cycadophytes au début de l'ère Secondaire.

Division 23 : GINKGOPHYTA. Ginkgophytes ; une seule espèce actuelle, qui existait probablement dès le Secondaire, le *Ginkgo biloba*.

Division 24 : CONIFEROPHYTA. Coniférophytes ; ce sont nos conifères, pins, sapins, cèdres, les ifs, les cyprès, etc.

Division 25 : GNETOPHYTA. Gnétophytes ; petites plantes ou lianes incontestablement encore gymnospermes, mais qui présentent déjà quelques caractères typiques des Angiospermes.

G² - *Les graines sont contenues dans un fruit fermé.* L'édification complète du fruit marque le troisième stade dans la progression de la protection de l'embryon. Les organes sexuels sont entourés d'organes spécialisés constituant des fleurs dont l'organisation est complexe ; elles sont souvent voyantes et colorées. **Angiospermes** (étymologiquement «graines internes»), dites communément «plantes supérieures» ou «plantes à fleurs». Environ 240 000 espèces : c'est le groupe le plus nombreux, celui qui domine la flore actuelle de la planète :

Division 26 : ANTHOPHYTA. Anthophytes ou plantes à fleurs ; en expansion actuellement ; on y trouve les herbes du gazon et le peuplier, les orchidées et la cannelle, le maïs et le baobab, le chêne et le roseau ...

2 - L'HISTOIRE DES PLANTES DANS L'HISTOIRE DE LA TERRE

L'ordre adopté dans l'énumération des Divisions du Règne végétal actuel fait apparaître :

- une complexité croissante dans l'organisation et le fonctionnement des plantes (**fig. 19**) ;
- la conquête progressive de la planète, y compris l'essentiel des terres émergées, par les végétaux ;

- la succession de peuplements végétaux de natures différentes, qui se sont remplacés au cours de l'histoire géologique de la Terre.

Il est intéressant de replacer les grandes lignes de l'histoire des végétaux dans le cadre de notre histoire géologique : la Terre est en perpétuel remaniement, aucune condition n'est stable ni définitive ; elle évolue au rythme de bouleversements successifs, mais ces phénomènes ne nous sont pas toujours évidents, car ils se déroulent dans un temps dont l'échelle est incompatible avec celle de la brève existence humaine.

La Terre en perpétuel remaniement

Au cours des presque cinq milliards¹⁴ d'années qu'on lui attribue, la Terre n'a pas cessé de se remodeler ; des changements graduels sont intervenus sur des durées immenses, et des transformations comparativement abruptes se sont réalisées en peu de millions d'années.

Les reliefs subissent l'érosion en permanence ; la pluie, le gel, le vent, les usent ; les matériaux ainsi arrachés sont entraînés (par les eaux courantes, les vents, la pesanteur) vers les zones déprimées où ils s'accumulent. Les torrents de montagne montrent bien la brutalité et l'efficacité de ces phénomènes. L'érosion tend à aplanir les reliefs et combler les dépressions.

Parallèlement, la vie modifie la physionomie de la planète. Ainsi, l'épaisseur de certaines couches de calcaire, comme la craie, peut-elle dépasser 1000 m, couvrant de grandes régions. Ces roches résultent du dépôt de coccolithes (tests calcaires d'algues unicellulaires) sur le fond marin, au cours de l'ère secondaire.

Plus généralement, la surface du globe terrestre, dans sa presque totalité, est couverte de sols modelés, édifiés par les êtres vivants. Et ce sont des végétaux qui sont responsables, presque seuls, de ces actions majeures ; sans eux, il n'y aurait pas de sols arables mais seulement de la poussière de roche. Ils attaquent chimiquement des minéraux ; ils apportent au sol stérile leurs cadavres en décomposition (c'est l'humus) qui nourriront d'autres végétaux. L'édification des sols est avec

l'accumulation d'oxygène atmosphérique, l'un des facteurs principaux qui ont permis le développement de la vie animale ; et tous deux sont dus aux plantes.

Mais dans le même temps, la croûte terrestre est perpétuellement en mouvement (voir [fig. 20](#)) : elle est constituée de plaques rigides qui glissent lentement sur un substrat visqueux. Un pincement entre plaques entraîne la surrection de montagnes : les Andes, soumises à des poussées latérales, sont en cours d'exhaussement ; et pourtant l'érosion y ronge les sommets, y ravine les pentes. Des fractures apparaissent, jalonnées de volcans, là où des plaques s'écartent.

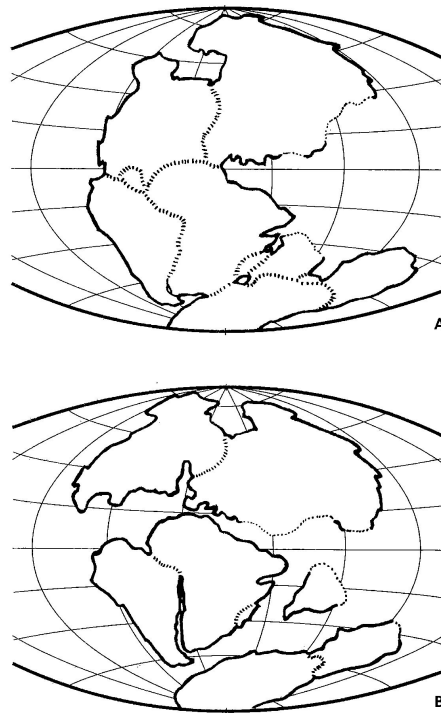


Fig. 20 - *Les continents en perpétuel changement. La physionomie de la Terre est en constante transformation ; les migrations des masses continentales jouent un rôle important dans cette évolution. Ces deux aspects de la planète montrent la dislocation du continent primordial.*

A - *Au début du Secondaire (- 225 millions d'années) : les terres émergées constituent un unique continent.*

B - *Avant la fin du Secondaire (- 135 millions, vers le début du Crétacé) : le continent initial se disloque en éléments*

*correspondant à nos continents actuels ; ils divergeront de plus en plus au cours du Tertiaire et poursuivent actuellement leur mouvement. (Schématique, d'après *Organisms and Continents through time*, 1973).*

Nos continents actuels, dont la physionomie extérieure ne cesse de changer, suivent bien sûr les plaques auxquelles ils sont associés : ils subissent une migration constante à la vitesse de quelques centimètres par an. Au début de l'ère secondaire, ils formaient une masse unique appelée la Pangée ; la future Europe occidentale y était incluse entre l'Afrique et l'Amérique du Nord, et se situait près de l'équateur. Puis la Pangée s'est fissurée, de vastes ensembles se sont séparés, s'écartant de plus en plus les uns des autres.

Au début de l'ère tertiaire, l'Amérique du Sud était déjà éloignée de l'Afrique. L'Amérique du Nord, dans un mouvement rotatif, avait depuis longtemps quitté les côtes nord-ouest de l'Afrique et sud-ouest de l'Europe, mais elle était encore jointe à la côte scandinave. L'Australie était liée à l'Antarctique et le Deccan errait dans l'Océan Indien.

Dans ce monde mouvant, le niveau des océans varie sans cesse, lui aussi. Il monte ou s'abaisse, en lentes oscillations, consécutivement aux mouvements continentaux et aux changements climatiques. Alternativement, des continents sont émergés ou submergés.

Ce phénomène est lisible lorsqu'on étudie la succession des couches géologiques dans le Bassin parisien, par exemple ; pendant les périodes où il était recouvert par la mer, des sédiments marins s'y sont déposés, qui sont devenus, entre autres, la craie (qui recèle parfois des oursins fossiles), ou le calcaire lutétien, ou les sables calcaires stampiens (tous deux par endroits bourrés de coquillages marins). Puis cette région connaît des périodes d'émersion, accompagnées parfois de climats extrêmes : les sables de Fontainebleau sont des sédiments stampiens remodelés en dunes lors d'une période sèche et venteuse postérieure à leur émersion.

L'Afrique tropicale fut longtemps limitée au Nord par une mer peu profonde dont il ne reste que des vestiges lacustres en cours d'assèchement, le «delta central» du Niger, le lac Tchad

et les «Sudd» du Nil ; l'essentiel de cette mer est devenu le Sahara qui était, voici 3 à 4 mille ans, encore humide et verdoyant.

Le climat varie constamment, à petite échelle et à grande échelle. L'Europe a subi une succession de «périodes glaciaires» au cours du dernier million d'années ; chacune a entraîné une augmentation plus ou moins importante de la masse des glaciers et des calottes glaciaires polaires, et corrélativement une baisse du niveau des océans. Voici environ 10 000 ans, se terminait la dernière grande période glaciaire, qui a vu les glaciers alpins dépasser Lyon ; à Paris, le paysage était sibérien, et l'on passait le Pas-de-Calais à pied sec. Au début du XVII^e siècle, une petite période glaciaire s'est manifestée par un accroissement limité des glaciers alpins et, en plaine, par une série d'années de disette : le blé ne mûrissait pas, faute de chaleur, comme l'attestent les livres de comptes qui nous sont parvenus, où sont consignées les récoltes effectuées dans les grands domaines terriens.

Les débuts de la vie

La croûte terrestre s'est refroidie et solidifiée voici environ 4,5 milliards d'années ; la vapeur d'eau, contenue en abondance dans l'atmosphère originelle, s'est condensée ; il y eut dès lors, très probablement, des terres et des mers. L'atmosphère, résultant essentiellement de l'activité volcanique, comprenait vraisemblablement de l'azote, du dioxyde de carbone, mais aussi de l'hydrogène, du méthane, de l'ammoniac, du monoxyde de carbone, et à *peu près pas d'oxygène* ; elle en contenait des traces : moins de un millionième de la teneur actuelle.

C'est dans ces conditions que, probablement peu après la constitution de la croûte terrestre, apparut la vie.

Les roches anciennes ont généralement subi des pressions considérables, des élévations de température, qui ont accompagné des modifications de leur structure et parfois même de leur composition chimique : il est exceptionnel d'y retrouver des traces d'êtres vivants reconnaissables et étudiables. Les

dates d'apparition des formes anciennes restent ignorées, on ne connaît que l'âge attribué aux fossiles connus.

Les premiers êtres vivants furent microscopiques et unicellulaires, aquatiques et anaérobies ; n'oublions pas que l'oxygène manquait ; c'étaient des bactéries et des algues bleues¹⁵. Les plus anciens fossiles connus sont vieux de 3,2 milliards d'années, ils ont été découverts en Afrique du Sud.

Très tôt, certains de ces êtres pratiquèrent la photosynthèse. Les roches en conservent l'évidence ; le carbone du dioxyde de carbone atmosphérique est présent sous forme de deux isotopes naturels, C_{12} et C_{13} , qui ne sont pas utilisés de façon égale dans la photosynthèse ; les plantes emploient proportionnellement plus de C_{12} que de C_{13} . Le taux relatif des deux isotopes contenus dans les restes d'hydrates de carbones emprisonnés dans les roches indique clairement leur origine photosynthétique. On connaît des algues bleues vieilles de deux milliards d'années, provenant d'un gisement nord-américain. A cette époque, la quantité d'oxygène dans l'atmosphère commence à croître de façon sensible. L'existence de végétaux autotrophes, malgré leur petite taille initiale, devait changer la face du monde : grâce à leurs chlorophylles (ou protochlorophylles), ils synthétisent leurs glucides directement à partir du dioxyde de carbone, bien plus abondant qu'aujourd'hui dans l'atmosphère primitive, et rejettent un sous-produit précieux, l'oxygène.

Sans ces végétaux modestes, l'atmosphère serait restée réductrice et la vie animale (strictement aérobie et jamais autotrophe) aurait été impossible. Pendant plus de deux milliards d'années, la vie fut limitée à des êtres minuscules, tous Procaryotes, qui se nourrissaient, pour une grande part, de dioxyde de carbone : doucement, ils enrichissaient l'atmosphère en oxygène. Ils vivaient dans l'eau sans pouvoir en sortir, ni même s'approcher de la surface : ils étaient cantonnés aux zones où l'épaisseur d'eau était suffisante pour arrêter la pénétration des radiations ultraviolettes. Parmi eux, certains utilisaient l'azote atmosphérique pour en faire des protéines, que les autres pouvaient ré-employer : les substrats

s'enrichissaient de composés organiques assimilables par d'autres formes de vie. La teneur de l'atmosphère en oxygène, pratiquement nulle à l'origine, a régulièrement augmenté au cours des âges, en fonction de l'expansion des végétaux.

Cette progression, ininterrompue depuis plus de 2 milliards d'années, s'est inversée voici quelques années seulement en raison du développement des activités industrielles humaines, surconsommatrices d'oxygène, et de la destruction (par abattage de forêts et destruction des algues par la pollution des mers) d'une partie importante des populations végétales productrices.

La cellule et le démarrage de l'évolution

A l'issue de cette énorme période appelée Antécambrien commençait, voici un milliard d'années, une longue transition dite Précambrien. A cette époque, l'atmosphère contenait déjà environ 1% de la teneur actuelle en oxygène. Encore faible, ce taux permettait toutefois déjà la formation de l'ozone ; l'écran d'ozone commence à s'accumuler dans la haute atmosphère entre -1,5 et 1 milliard d'années.

Vers -1 milliard, l'ozone filtre suffisamment les rayons nuisibles pour que la protection d'une certaine épaisseur d'eau ne soit plus nécessaire : la vie peut s'approcher de la surface et, bientôt, émerger. C'est à cette époque qu'apparaît la cellule organisée.

Des fossiles datant de cette époque ont été découverts en Australie, et se sont révélés bien différents des Procaryotes connus antérieurement : ce sont des algues vertes et des champignons, à cellule semblable à celle des êtres vivants modernes ; déjà le groupe des Eucaryotes est représenté.

La nouveauté était de taille, elle représente un événement peut-être aussi important que l'apparition de la vie elle-même car la cellule a révolutionné le cours de l'histoire de la vie.

L'originalité de ces êtres est d'être constitués de cellules typiques, dont l'organisation n'a plus grand chose à voir avec

celle des bactéries et des algues bleues (Procaryotes) ; apparaissent alors simultanément :

- la structure cellulaire, c'est-à-dire : l'ADN ; le noyau organisé typique ; le reticulum endoplasmique ; les mitochondries, ribosomes, chloroplastes ;
- la reproduction sexuée, universellement pratiquée chez les Eucaryotes, c'est-à-dire : la réduction du nombre de chromosomes, préalable à la formation des gamètes ; suivie de la recombinaison chromosomique lors de la fusion des gamètes en une cellule unique, à l'origine du nouvel organisme. Il a donc fallu deux milliards d'années pour que la vie initiale s'organise en cellules comparables à celles de tous les êtres supérieurs actuels ; mais à partir de l'apparition de la cellule vraie, un seul milliard d'années a suffi pour que se différencient, à partir de simples cellules qui proliféraient isolément, les plantes à fleurs et les mammifères placentaires (voir [fig. 21](#)). Au début de l'ère primaire, voici environ 600 millions d'années, régnait un climat chaud ; le taux d'oxygène atteignait 3 à 5% du taux actuel. Les algues, nombreuses et diversifiées, existaient déjà semblables à celles que nous connaissons, ainsi que des animaux métazoaires.

La sortie de l'eau et la protection des jeunes

Vers le milieu du Primaire, au Silurien puis au Dévonien, survinrent de grandes glaciations. C'est dans cette période relativement courte, au climat instable, située vers -400 millions d'années, qu'apparurent simultanément (ou presque, étant donné le recul que nous avons) différents types d'organisation végétale ([fig. 21](#)).

La teneur de l'atmosphère en oxygène atteignait alors 10% du taux actuel. Les algues pullulaient dans les eaux, accompagnées désormais de Charophytes ; certaines tentent la vie émergée, sur sol mouillé, en compagnie de Bryophytes.

Mais la grande nouveauté du moment, c'est l'apparition de plusieurs groupes dotés d'un *appareil vasculaire* ; l'eau, véhicule des éléments nutritionnels et hormonaux, peut enfin

migrer dans la plante, à partir de racines absorbantes, pour aller alimenter des organes aériens : la vie d'organismes de grande taille devient possible sur la terre ferme.

Mais la sexualité ne s'opère encore que dans l'eau.

Les Psilophytes, Lycophytes, Sphénophytes, s'assemblent en forêts denses, très humides, où se mêlent arbres, arbustes, herbes. Les fougères vraies, à grandes feuilles découpées, ne tardent pas à apparaître dans ces forêts.

Avant la fin du Dévonien, existent des fougères portant des *graine* : ces organes protègent spécifiquement le jeune embryon. Ces plantes disparurent assez rapidement, mais certaines d'entre elles furent à l'origine d'un autre groupe qui, lui, produira des graines contenant un embryon issu d'une fécondation aérienne.

En effet, les premières Gymnospermes, arbres dont les organes sexuels, aériens, préfigurent la fleur vraie, et dont la graine n'est pas encore enfermée dans un fruit, apparurent au Carbonifère. A cette époque, les «forêts de fougères» qui formèrent la houille contenaient déjà la promesse du monde fleuri, couvrant les terres émergées, que nous connaissons.

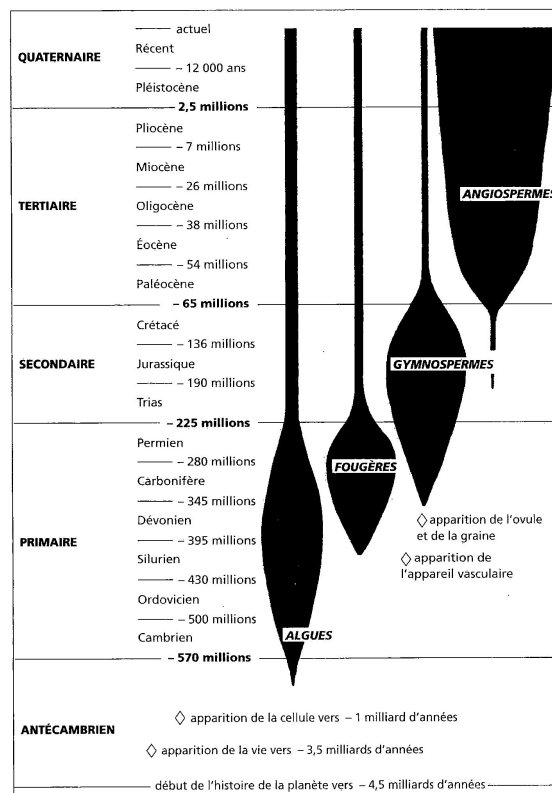


Fig. 21 - Quelques événements de l'histoire des végétaux, placés dans la chronologie historique de la Terre. L'importance des groupes végétaux qui ont donné à la planète sa physionomie est figurée schématiquement.

Puis survint le désastre, très progressivement à n'en pas douter. Au Permien, une période de glaciations et de désertifications drastiques entraîna fanéan\tissement des forêts et la disparition de nombreux groupes de plantes.

L'ère secondaire débute voici 225 millions d'années. Le Permien est terminé, les conditions de vie se restaurent, différentes de ce qu'elles étaient ; les plantes repartent à la conquête des terres.

Mais les nouvelles forêts n'ont plus grand-chose en commun avec les anciennes. Elles sont constituées de Gymnospermes (Coniférophytes, Cycadophytes, Ginkgophytes). Leur sexualité est aérienne. Peut-être, en outre, ces forêts recèlent-elles quelques petites plantes discrètes, dont les graines sont enfermées dans un *fruit clos* : les premières Angiospermes.

Au Crétacé, peu avant la fin du Secondaire, la vieille Pangée est disloquée en continents distincts, bien que différents des nôtres. Le climat se rafraîchit. L'oxygène atmosphérique est assez abondant pour que les animaux prolifèrent ; certains s'adaptent aux plantes dont ils ont besoin pour se nourrir, et réciproquement des plantes s'adaptent aux animaux qui assurent leur transport.

C'est alors qu'intervient une nouvelle révolution ; de nombreuses Gymnospermes s'éteignent, et les Angiospermes, avec leurs embryons doublement protégés dans la graine et le fruit, éclatent en formes nombreuses et variées qui colonisent même des milieux où les Gymnospermes n'avaient pas réussi à s'implanter.

Les Angiospermes se révèlent brutalement fonctionnelles (elles exploitent même les animaux en les nourrissant), adaptables (elles prennent les formes et les biologies les plus variées pour s'installer même dans les milieux inhospitaliers), variables (sujettes à muter, à se modifier, et donc riches de potentialités d'évolution).

Au début de l'ère tertiaire, voici 65 millions d'années, la flore commence à ressembler à la nôtre ; presque toutes les terres émergées sont couvertes d'un manteau végétal ; ce sont arbres et herbes couvrant le sol ; petites plantes adaptées aux rochers, aux montagnes, aux semi-déserts, résistantes aux vents, au soleil ou à la neige ; fleurs attirant spécifiquement certains insectes, certains oiseaux, qui les fécondent ; fruits attirant d'autres prédateurs, qui, en se nourrissant, dispersent leurs graines. Déployant des stratégies biologiques inimaginables auparavant, la plante exploite toutes les possibilités et va jusqu'à se servir de l'animal pour déjouer le piège de l'immobilité végétale.

Compétitives, efficaces, les Angiospermes occupent avec succès des milieux écologiques très divers dont les Gymnospermes survivantes se trouvent exclues ; ces dernières ne peuvent subsister que dans des milieux restreints et souvent moins favorables.

Le rythme de l'évolution

La fresque esquissée ci-dessus appelle quelques remarques. On note une accélération du processus évolutif au cours du temps. L'évolution des êtres vivants fut d'abord lente ; pendant deux milliards d'années, seuls existaient les groupes originels, très simples dans leurs structures. Pendant encore 600 millions d'années les Algues furent seules souveraines ; c'est alors qu'apparurent de grandes plantes, enfin munies d'un appareil vasculaire, qui pouvaient donc s'éloigner de l'eau.

Les plantes à fleurs et à fruits vrais (Angiospermes) n'ont affirmé leur supériorité biologique que voici moins de 65 millions d'années, durée bien faible compte tenu de la complexité de leurs structures et de leurs fonctionnements.

L'évolution ne se déroule ni à un rythme régulier, ni à un rythme régulièrement croissant. On observe des périodes fastes au cours desquelles apparaissent des formes nouvelles en grand nombre ; passée la crise évolutive, les formes se modifient graduellement, se mettent en place en fonction des possibilités écologiques qui leur sont offertes. Ces crises évolutives, au cours desquelles l'évolution fait éclater les

potentialités, sont comparables à des sauts séparés par des paliers relatifs.

Il semble établi que les crises évolutives sont liées à des bouleversements affectant les conditions qui règnent à la surface de la Terre. Inversement, il semble que les formes les plus primitives actuellement connues, comme les Crinoïdes ou le Coelacanth, aient été découvertes dans des milieux dont l'écologie est restée pratiquement stable tout au long des ères géologiques.

Au Permien destructeur de la flore à fougères de la houille, a succédé l'avènement d'une flore à Gymnospermes. Au Crétacé, les modifications continentales, climatiques et biologiques (les interactions animaux-végétaux deviennent alors majeures) s'accompagnent du déclin des Gymnospermes, et du développement explosif des Angiospermes. L'apparition des Eucaryotes (plantes à cellules typiques) avant le Primaire est-elle aussi liée à quelque cataclysme terrestre ? Les roches de cette époque, trop anciennes, ne nous ont pas encore renseignés.

Le rapprochement des grandes étapes de la colonisation des terres émergées par les plantes d'une part, par les animaux d'autre part, nous autorise, avec quelque malice, à une brève diversion.

La végétation dominante au Précambrien était aquatique : des Algues. Tous les groupes animaux inférieurs, bien représentés, étaient également aquatiques ; les Arthropodes, les premiers, semble-t-il, différencièrent des formes aériennes ; mais les poissons étaient les seuls vertébrés.

Bryophytes et Ptéridophytes furent sans conteste les premiers groupes végétaux qui se lancèrent dans la grande aventure de la conquête des terres émergées. Ils donnèrent sa physionomie à la planète au Primaire. L'appareil vasculaire, apparu *de novo* chez les Ptéridophytes, leur conférait l'autonomie nécessaire pour vivre loin de l'eau. Mais ces grandes plantes forestières ne pouvaient se reproduire qu'en présence d'eau libre dans laquelle leurs spermatozoïdes pouvaient nager ; leur extension sur les terres était de ce fait limitée. De nouveaux modes de reproduction furent tentés, par les fougères à graines par

exemple ; mais ces essais adaptatifs disparurent vite. A la même époque, les premiers vertébrés spécifiquement terrestres furent des Amphibiens, aptes à respirer dans l'air, à courir ou sauter, à se nourrir sur la terre ferme. Cependant leur ontogénie, comprenant une phase juvénile aquatique terminée par une métamorphose, les contraignait, de la même façon, à rester aux abords des eaux. Ptéridophytes et Amphibiens étaient sortis de l'eau, mais ne pouvaient s'en éloigner. Leur rôle prépondérant dans le peuplement de la planète ne put perdurer.

Grâce à leur sexualité aérienne, les Gymnospermes s'affranchirent de la contrainte de l'eau ; ils occupèrent une bonne part des terres émergées au Secondaire, période à laquelle ils dominèrent le monde végétal. Leur extension fut toutefois limitée par leur mode de vie (plantes de grande taille, à vie longue) qui n'était possible que dans certains milieux, et par leur fructification (dans laquelle les gamètes puis l'embryon sont en situation de fragilité). Dans le même temps, les Reptiles, enfin sortis de l'eau même pour leur reproduction, se répandaient sur les terres. Malgré leur abondance et leur diversité, certains évoluèrent vers le gigantisme sans pour autant faire preuve d'une grande adaptabilité aux modifications écologiques ; les jeunes étaient particulièrement vulnérables ; d'autres, comme les Reptiles mammaliens, victimes d'une adaptation incomplète, s'effacèrent vite, comme avaient disparu les fougères à graines. Gymnospermes et Reptiles avaient réussi à s'éloigner de l'eau originelle, mais on pourrait dire, de façon imagée, que leurs stratégies biologiques n'étaient pas encore au point. Ils disparurent, ensemble et pour des raisons assez comparables, à la fin du Secondaire. Seules quelques-unes de leurs formes subsistent encore.

C'est alors que la végétation devint angiospermienne. Le monde, au Tertiaire, se couvrit de plantes adaptables, arbres ou herbes, dont la reproduction fait intervenir des phénomènes complexes (tels que la double fécondation décrite plus loin) qui assurent une nutrition prolongée de l'embryon ; ces embryons sont non seulement nourris, mais encore protégés

dans des structures établies à partir des tissus maternels, dans les graines et les fruits. Dans le même temps, les Mammifères devenaient prééminents : animaux au comportement souple et adaptable, de taille le plus souvent modeste, dont les embryons sont protégés par une gestation interne (la protection maximum se trouvant chez les Mammifères placentaires) et dont les jeunes, nourris par la mère, sont l'objet de soins. C'est encore pour des raisons comparables que les Angiospermes et les Mammifères se développèrent, avec un semblable succès, pour donner au monde vivant la physionomie que nous lui connaissons.



DEUXÈME PARTIE

la diversité des plantes

On a coutume d'appeler *Phanérogames* (de *phaneros* = visible et *Gamos* = mariage) les plantes dont la sexualité s'opère à l'air libre, au sein d'un édifice spécialisé et voyant. Au contraire chez les *Cryptogames* (de *cryptos* = caché) la sexualité est réputée discrète. En fait, la sexualité elle-même n'est pas plus apparente chez les Phanérogames que chez les Cryptogames ; si on l'a crue plus évidente chez les premières, c'est qu'on l'a confondue avec le siège à la fois de la production des organes sexuels et de la fécondation, c'est-à-dire avec la fleur des Angiospermes.

D'un point de vue pratique, on réunit sous la dénomination de Cryptogames les plantes chez lesquelles la rencontre des sexes n'a lieu qu'en présence d'eau libre. Chez les Phanérogames, la rencontre des sexes est aérienne ; il y a production de pollen dans des étamines et production d'ovules destinés à devenir des graines. Les Phanérogames ne comprennent que les Gymnospermes et les Angiospermes. Tous les autres végétaux se placent dans les Cryptogames.

Ces deux catégories, Cryptogames et Phanérogames, nous l'avons vu, n'ont pas de place formelle dans la classification ; leur distinction a un intérêt pratique qui favorise l'exposé de leurs principales caractéristiques.

CHAPITRE 5

Les grandes lignes de l'évolution des Cryptogames



Les Cryptogames, c'est-à-dire les plantes sans fleurs, constituent non pas un groupe taxonomique, mais un ensemble très diversifié représentant les principales tendances évolutives du monde végétal. Dans le cadre précis d'une vie autotrophe et aérienne, il n'atteint pas le niveau évolutif ultime réalisé par les plantes supérieures ; mais les voies de spécialisation sont multiples chez les Cryptogames. Bien que les perfectionnements fonctionnels et structuraux manifestés dans les différents groupes de Cryptogames soient, par nature, incomparables entre eux, on peut y observer cependant des modes de vie attestant aussi d'un niveau évolutif élevé.

1 — LES CRYPTOGRAPHES DANS L'HISTOIRE DE LA TERRE

Bref rappel de la chronologie : le refroidissement de la croûte terrestre remonte à 4,5 milliards d'années, la vie est apparue il y a peut-être 3,5 milliards d'années (les plus anciens fossiles connus, bactéries et algues bleues, datent de 3,2 milliards d'années) ; les végétaux à cellules organisées (les Eucaryotes) ne sont apparus que voici un peu plus d'un milliard d'années environ. C'est peu avant le début de l'ère primaire (il y a environ 600 millions d'années) que les formes vivantes devinrent nombreuses et diversifiées ; les premières plantes munies d'un appareil vasculaire datent de 400 millions d'années environ, et les plantes supérieures apparurent voici 350 millions d'années (vers la fin du Dévonien).

Malgré la timide entrée en scène des Phanérogames, les Cryptogames dominèrent, en nombre et en diversité, le monde végétal jusqu'à la fin du Primaire (-225 millions d'années). Leur évolution s'est déroulée sur largement plus de trois milliards d'années, durée dix fois supérieure à celle qui a mené les plantes supérieures à la diversité et l'efficacité biologique que nous leur connaissons ; la multiplicité des formes et leur spécialisation résultent de remaniements génétiques intervenant lors de chaque reproduction sexuée, phénomène toujours répété pendant ces énormes durées, aboutissant à des structures génétiques toujours nouvelles (voir aussi les *chapitres 3, 1; 5, 4; 9, 1 et 9, 2*).

Les Cryptogames ont constitué à l'ère primaire un ensemble remarquablement diversifié, dont les représentants peuplaient les mers, les eaux douces et les terres émergées (à condition que l'humidité ne manque pas) ; les gisements de houille par exemple donnent une idée de la richesse floristique et de la taille des plantes qui constituaient les forêts du Carbonifère (-345 à -280 millions d'années). Seuls quelques groupes ont survécu, continuant leur évolution, jusqu'à la période actuelle.

2 - LES PRINCIPAUX GROUPES DE CRYPTOGRAPHES ET CERTAINES DE LEURS CARACTÉRISTIQUES

Procaryotes

Les Procaryotes sont cités ici pour mémoire, en raison de l'importance du rôle qu'ils jouent dans l'équilibre biologique du monde végétal.

Étymologie : *pro-* = avant, devant ; *Caryon* = noix, noyau.

Structure cellulaire très simple. Pas de noyau organisé. Pas de chloroplastes chez les formes photosynthétiques, les pigments intervenant dans la photosynthèse sont portés par la membrane plasmique. Ces êtres diffèrent des Eucaryotes à tous points de vue : cytologie, chimie, fonctionnement génétique et métabolique, fonctions écologiques.

Bactéries. De *Bacterion* = bâtonnet.

Environ 3 000 espèces connues.

Modes de vie variés, certaines sont parasites, d'autres sont saprophytes, d'autres encore, autotrophes.

Métabolismes divers : certaines Bactéries réalisent la photosynthèse ; elles contiennent des bactériochlorophylles ; *leur photosynthèse est anaérobie*, contrairement à celle des algues bleues et des Eucaryotes chlorophylliens qui s'accompagne d'un dégagement d'oxygène. Dans la majorité des bactéries, l'énergie nécessaire au métabolisme est fournie par des réactions d'oxydation ou de réduction de substances organiques. De nombreuses Bactéries sont susceptibles de synthétiser leurs composés organiques à partir d'éléments minéraux (tels que CO₂, H₂S, N₂, NO₃⁻, NO₂⁻, NH₄⁺). La classification des Bactéries est essentiellement basée sur les résultats de leurs métabolismes.

Ce groupe est d'une extrême importance :

- par ses aspects négatifs : les parasites sont souvent *pathogènes* ;
- et par ses aspects positifs : les *fermentations*, décomposition de la matière organique en éléments solubles que pourront réutiliser, en particulier, les plantes supérieures. *Fixation de l'azote atmosphérique* (c'est uniquement le fait de bactéries et certaines Cyanobactéries) : cette synthèse de composés organiques azotés à partir de l'azote gazeux est la seule voie permettant l'utilisation de ce gaz dans la nutrition des autres végétaux et, secondairement, des animaux. Il apparaît que la synthèse des acides aminés est pratiquement sous la dépendance de l'activité bactérienne qui, d'une part met à la disposition des plantes des composés azotés préexistants (la décomposition aboutit à rendre solubles et assimilables des composés qui ne l'étaient pas), et d'autre part leur fournit des composés synthétisés à partir de l'azote atmosphérique. Elles peuvent cependant entrer en compétition avec les plantes supérieures en ce qui concerne NO₃⁻ et NH₄⁺, deux sources d'azote exploitées concurremment par les Procaryotes et les plantes supérieures.

Cyanobactéries (Cyanophycées ou Algues bleues).

Étymologie : *cyaneo* = bleu foncé ; *Phycos* = algue.

Environ 3 000 espèces connues. Malgré les noms qu'elles portent, ce ne sont pas des Algues au sens strict (les Algues sont des Eucaryotes).

Toutes sont *autotrophes* ; elles contiennent de la *chlorophylle a* et divers pigments accessoires du groupe des phycobilines ; *leur photosynthèse, s'accompagne d'un dégagement d'oxygène*.

Beaucoup sont capables de fixer l'azote gazeux (elles ont une grande importance écologique et agronomique).

Certaines vivent en association symbiotique avec des champignons, constituant alors des lichens, ou avec d'autres végétaux.

Eucaryotes

Étymologie : *eu-* = bon, bien.

Ce sont les êtres dont le noyau cellulaire est différencié ; corrélativement, la cellule a une organisation complexe, même lorsqu'elle n'est pas séparée de ses voisines par une cloison. Des organites spécialisés, individualisés au sein du cytoplasme, sont le siège de la plupart des phénomènes métaboliques ; ces organites sont semblables, dans leurs structures et leur type de fonctionnement, à ceux observés dans la cellule animale : l'organisation fondamentale de la cellule est unique.

La *sexualité* intervient dans un *cycle biologique* dans lequel alternent des états haploïdes (le noyau cellulaire ne contient qu'un seul chromosome de chacune des paires qui constituent le stock génétique complet ; on le dit à n chromosomes) et diploïdes (à $2n$ chromosomes).

C'est ce qu'on appelle **l'alternance de générations** (fig. 22). Les individus successifs représentent alternativement une phase *gamétophytique* (individus haploïdes produisant les *gamètes*) et une phase *sporophytique* (individus diploïdes chez lesquels intervient la méiose, ou réduction chromatique, à l'issue de laquelle sont produites des *spores*).

Étymologies : haploïde et diploïde, *haploos* = simple, *diploos* = double ; *pleion* = nombreux. Méiose, de *melon* = moindre, moins nombreux. Gamétophyte et sporophyte, *Gametes* = époux, *Spora* = semence ; *Phyton* = plante.

D'une façon simpliste, ce phénomène d'*alternance de générations* peut s'exprimer ainsi :

- 1^{ère} génération : un individu diploïde (sporophyte) est le siège d'une méiose (réduction chromatique par séparation des deux chromosomes homologues de chaque paire) à l'issue de laquelle sont produites des spores haploïdes, qui sont dispersées.
- 2^e génération : l'individu issu d'une de ces spores est également haploïde ; c'est un gamétophyte. Les deux générations successives sont dissemblables : le plus souvent, sporophyte et gamétophyte n'ont aucun caractère morphologique en commun. Les gamètes se différencient sur le gamétophyte haploïde. Gamètes mâles et gamètes femelles sont souvent différents.
- 3^e génération : les gamètes s'unissent en un zygote (œuf) diploïde, qui se développe en un individu semblable à celui de la première génération.

Entre deux générations successives de même niveau de ploïdie s'intercale une génération intermédiaire, présentant l'autre niveau de ploïdie.

Cette alternance de générations s'observe chez tous les végétaux eucaryotes, avec des modalités nombreuses et variées, mais certains phénomènes apparaissent obligatoirement, et dans un ordre constant, au cours de leur *cycle biologique*. L'individu manifeste une *croissance* par multiplication cellulaire (mitoses). Quand intervient la *sexualité*, il produit des *gamètes* qui sont, par définition, haploïdes. Cet état haploïde résulte d'une *méiose*, réduction chromatique au cours de laquelle une cellule diploïde produit quatre spores haploïdes.

La méiose peut :

- ou bien avoir lieu juste avant la différenciation des gamètes, affectant quelques cellules au sein d'un individu diploïde ; c'est ce qu'on observe chez les animaux supérieurs ;
- ou bien précéder le développement végétatif de l'individu ; l'être qui grandit avant la différenciation des gamètes est alors entièrement

haploïde ; il succède à un être diploïde, parfois réduit à l'extrême, c'est le cas des *Chara* ou des mousses.

Deux gamètes de sexes opposés s'unissent lors de la *fécondation*, leur fusion donne un œuf (ou zygote) diploïde.

Cet œuf peut se diviser :

- ou bien par mitoses, donnant un individu diploïde, végétativement développé ; ce cas très fréquent se rencontre, par exemple, chez toutes les plantes vasculaires et chez de nombreuses Cryptogames, ainsi que chez les animaux.
- ou bien par méiose, donnant des cellules haploïdes (spores) ; elles seront à l'origine d'individus haploïdes qui croîtront végétativement dans cet état. Dans ce cas, l'état diploïde n'existe que pendant un temps très bref, et dans la seule cellule du zygote (voir le cycle biologique de la rouille du blé, [fig. 24](#)).

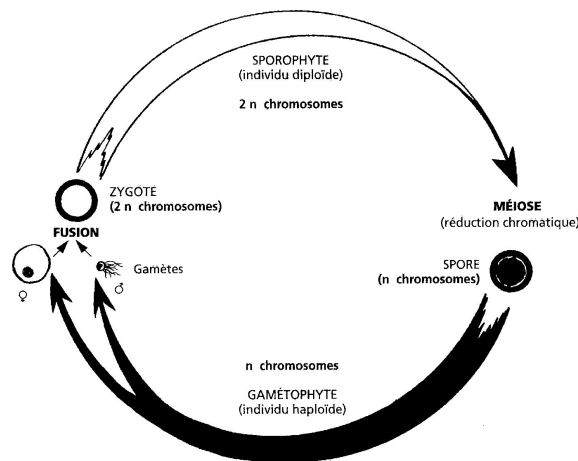


Fig. 22 - Le cycle biologique des végétaux, caractérisé par l'alternance de générations. Dans l'individu diploïde, intervient une méiose aboutissant à la formation de 4 cellules haploïdes qui, contrairement à ce qui se passe chez les animaux, ne se différencient pas en gamètes ; ces cellules haploïdes (spores) donnent naissance à des individus haploïdes bien différents de celui dont ils sont issus ; c'est sur ces individus haploïdes que se différencient les gamètes.

Génération 1 : l'individu à $2n$ chromosomes subit une méiose à l'issue de laquelle se différencient des spores haploïdes ; il ne produit pas les gamètes qui assureront sa reproduction par voie sexuée.

Génération 2 : la spore (à n chromosomes) donne naissance à un individu également haploïde qui, lui, produira les gamètes. Cet individu est généralement bien différent de celui de la génération précédente ; il passe souvent inaperçu (il atteint une taille appréciable chez certaines algues et chez les mousses ; il est très petit chez les autres plantes, et demeure même inclus dans l'organisme diploïde «maternel» (génération précédente) chez les Gymnospermes et les Angiospermes).

Génération 3 : elle est équivalente à la génération 1. De la fusion des gamètes résulte un zygote (œuf) qui se développe en un individu diploïde semblable à celui de la génération 1.

Remarques :

— L'individu diffère (par son nombre de chromosomes et souvent par sa morphologie) de celui dont il est directement issu.

— Une séquence sexuelle complète (depuis la réduction chromatique jusqu'à la constitution du zygote diploïde) s'échelonne sur deux générations d'individus.

N. B. : Dans toutes les représentations de cycles (pages suivantes), **la phase haploïde est figurée en noir, la phase diploïde est figurée en blanc.**

Le cycle biologique comprend donc, et de façon rigoureusement constante, la succession suivante (fig. 22) :

- formation des gamètes (haploïdes),
- fécondation, de laquelle résulte un œuf (diploïde),
- éventuellement, croissance végétative d'un individu diploïde (sporophyte),
- méiose aboutissant à des spores (haploïdes),
- éventuellement, croissance végétative d'un individu haploïde (gamétophyte),
- formation des gamètes, le cycle est bouclé.

Les seules variations possibles affectent le développement végétatif, plus ou moins grand et parfois nul, des sporophytes et des gamétophytes. On observe un grand nombre de cycles biologiques dont l'aspect diffère profondément, mais leur schéma de base reste le même.

Chez certaines Algues, sporophyte et gamétophyte sont semblables et ont des durées de vie comparables, malgré la différence du nombre chromosomique ; chez d'autres, l'une des phases est prépondérante, en taille et en durée ; chez d'autres encore, l'une des phases, réduite à un stade cellulaire transitoire, ne s'exprime pratiquement pas et la plante ne se rencontre qu'à l'état diploïde (sauf à l'état de gamètes), ou haploïde (sauf à l'état d'œuf) (comparer entre eux les cycles figurés sur les fig. 27 à 30).

Le gamétophyte des fougères est minuscule et éphémère (fig. 34 et 35). Chez les plantes à fleurs le gamétophyte mâle est réduit au grain de pollen, tandis que le gamétophyte femelle est inclus dans les tissus diploïdes du sporophyte dont il est issu.

Les Thallophytes

Étymologie : *Thallos* = pousse, ramification ; *Phyton* = plante.

Les cellules sont isolées, groupées, ou assemblées en tissus peu ou pas différenciés.

On ne reconnaît aucun organe de type racine, ni tige, ni feuille.

La cellule qui subit la méiose donne naissance à quatre spores ; elles restent jusqu'à leur maturité dans la membrane de la cellule-mère appelée sporocyste, portée par le sporophyte. La paroi des spores peut, ou non, être différenciée. De même, les gamètes se différencient à l'intérieur du gamétocyste, cellule qui leur a donné naissance et qui est portée par le gamétophyte.

Étymologies : *Spora* = semence ; *Cystis* = vésicule ; *Gamos* = mariage.

Les Champignons. Tous sont hétérotrophes : ils sont saprophytes, parasites, ou vivent en symbiose avec d'autres organismes végétaux. Parallèlement à cette diversité biologique, ils présentent des aspects extrêmement variés.

Exemples : les levures (unicellulaires) ; les moisissures ; les parasites qui développent leurs filaments dans les tissus de leurs hôtes, végétaux ou animaux ; les truffes, à filaments associés aux racines de chêne (symbiose) et fructifications souterraines ; et, pour mémoire, les amanites, bolets et rosés des prés, dont on connaît bien les fructifications, mais dont les filaments vivent végétativement, cachés, toute l'année.

Les Champignons, ou au moins certains d'entre eux, pourraient avoir de lointaines origines algales, aquatiques ; mais le groupe est assez ancien et hétérogène pour qu'on puisse supposer qu'une partie a pu apparaître avant les algues.

Ils ont évolué en groupes très différenciés. Certains pratiquent encore, comme bon nombre d'Algues, la zoïdogamie, avec interventions de gamètes flagellés et nus (zoïdes) qui circulent dans l'eau. Chez les autres, les spores et les gamètes ne sont ni flagellés ni mobiles ; ces éléments sont alors généralement protégés par une paroi épaissie.

Il existe des Champignons qui peuvent vivre et se multiplier sans qu'apparaisse une phase sexuée ; l'acquisition de la sexualité semble répondre à la présence d'hormones du groupe des stéroïdes (celles qui régissent l'apparition de la sexualité chez les animaux sont des stéroïdes).

Les organisations sont très variées. Les Myxomycètes (étymologie : *Myxa* = mucus, *Mykès* = champignon) édifient des *plasmodes mobiles* par mouvements amiboïdes, sans cellules individualisées (organisation syncytiale).

Les autres groupes édifient un *mycélium* (le «blanc de champignon» du langage courant) constitué de filaments plus ou moins densément enchevêtrés ; ces filaments peuvent être, selon les catégories systématiques, cloisonnés en cellules, ou non ; dans ce dernier cas, on les appelle des *siphons* contenant un cytoplasme continu et de nombreux noyaux (c'est encore un syncytium).

Chez les **Eumycètes**, on peut observer des filaments à cellules contenant deux noyaux (ces cellules binucléées sont dites *dicaryons*) ; cet état représente une phase intermédiaire, entre les deux étapes de la fécondation, qui s'effectue ici en deux temps (voir les [fig. 23](#) et 24) :

- rencontre des cellules tenant lieu de gamètes (généralement indifférenciées) et fusion de leurs cytoplasmes en une cellule binucléée ; cette cellule donne naissance à un organisme à dicaryons : les deux noyaux ne fusionnent pas et se divisent simultanément lors de chaque mitose au cours de la croissance du filament ;
- puis fusion des deux noyaux, selon des modalités d'une grande complexité (à la suite d'échanges de cellule à cellule au moyen d'anses caractéristiques, les noyaux qui fusionnent ne sont pas ceux qui étaient initialement ensemble) et constitution d'un zygote ; la méiose intervient rapidement (et souvent même immédiatement) après la fécondation, donnant des spores haploïdes.

Les Eumycètes ont des *parois cellulaires chitineuses*, comme celles des insectes.

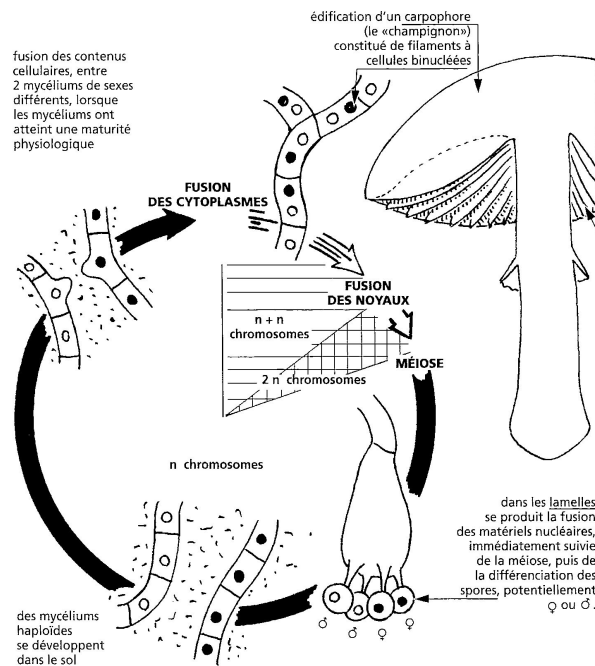


Fig. 23 - Cycle biologique du rosé des prés (*Agaricus campester*). Un organisme constitué d'hyphes à dicaryons produit le «champignon» bien connu et comestible («champignon de Paris») qui porte les fructifications sur les lamelles rosées, à la face inférieure du chapeau. La fusion des deux gamètes donne un œuf (zygote) diploïde qui subit immédiatement une méiose (réduction chromatique) : la phase diploïde au sens strict est réduite à un zygote éphémère.

Les deux noyaux destinés à s'unir proviennent de deux mycéliums différents, l'un potentiellement mâle, l'autre potentiellement femelle. Pour aider à la compréhension du phénomène, les deux mycéliums sont ici figurés l'un avec des noyaux blancs, l'autre avec des noyaux noirs ; évidemment, à l'observation, ils ne diffèrent que par leur comportement.

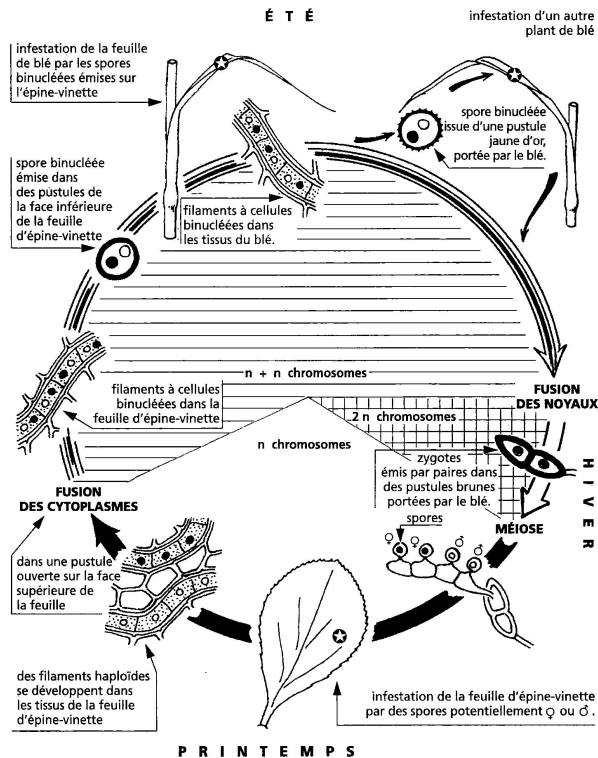


Fig. 24 - Cycle biologique de la rouille du blé (*Puccinia graminis*). La phase diploïde n'est représentée que par les zygotes entourés d'une paroi résistante : ils passent l'hiver à l'état dormant ; dès la reprise de leur activité, au printemps, leur première division est une méiose donnant naissance à des hyphes haploïdes.

Deux hôtes successifs sont obligatoires : l'épine-vinette (*Berberis vulgaris*) et le blé (*Triticum sativum*) ; en raison de l'importance des dégâts subis par les récoltes de blé, l'épine-vinette a été volontairement détruite en diverses régions de France il y a environ un siècle et le parasite est désormais rare.

Dans certains groupes, le mycélium produit un organe fructifère de grande taille et de forme spécifique (**fig. 23**), bien qu'il ne soit pas constitué de tissus proprement dits, mais d'un feutrage de filaments enchevêtrés. C'est le *carpophore* (de *Carpos* = fruit et *Phoros* = qui porte), le «champignon» du langage courant, dans lequel se produisent la fécondation (fusion des noyaux et constitution du zygote), puis la méiose qui intervient aussitôt après la fécondation, suivie de la différenciation des spores haploïdes (dispersées, elles permettront de nouvelles implantations de l'espèce).

La fructification chez les Champignons correspond à des phénomènes très divers ; tous permettent la dispersion de l'espèce, et sa survie aux conditions défavorables ; la fructification peut correspondre à :

- une multiplication végétative par production de spores qui propagent le mycélium au loin, grâce au vent (spores de début d'été de l'ergot de seigle, **fig. 25**, ou de la rouille du blé, **fig. 24**) ;
- la production de fragments de mycélium résistants, destinés à survivre à l'hiver (ergots de l'ergot de seigle, **fig. 25**) ;
- une sporulation consécutive à une méiose (chez l'agaric des prés, **fig. 23**) ;
- une formation de zygotes appelés à être dispersés ; quand les conditions seront favorables, ils donneront soit un organisme diploïde (chez les moisissures comme *Physarum*) soit des spores haploïdes après méiose (chez la rouille du blé, **fig. 24**).

La diversité des moyens de multiplication asexuée d'une part, la complexité des modalités des reproductions sexuées d'autre part, font des champignons un groupe très

différencié, original à bien des égards et sans équivalent dans tout le monde vivant ; il suffit pour s'en convaincre de se souvenir des individus à cellules binucléées.

Les particularismes des champignons justifient qu'on les classe actuellement dans un règne distinct qu'ils constituent à eux seuls (voir p. 164).

Les Algues. Toutes effectuent la photosynthèse. Elles présentent cependant une remarquable amplitude de variation.

- Leurs habitats sont variés, bien qu'elles soient toutes liées à une vie dont une part au moins se situe dans l'eau. Beaucoup sont aquatiques, mais d'autres vivent dans des milieux simplement humides, au moins temporairement, tels que troncs d'arbres, sol, surfaces de glaciers ; certaines vivent dans des sources chaudes ; d'autres, associées à des champignons, constituent des lichens.
- Leur morphologie est extrêmement diversifiée. Elles peuvent être unicellulaires, mobiles grâce à des cils ou des flagelles, ou non ; elles peuvent constituer des associations de cellules ; d'autres ont des tissus et des organes relativement différenciés (fig. 26).

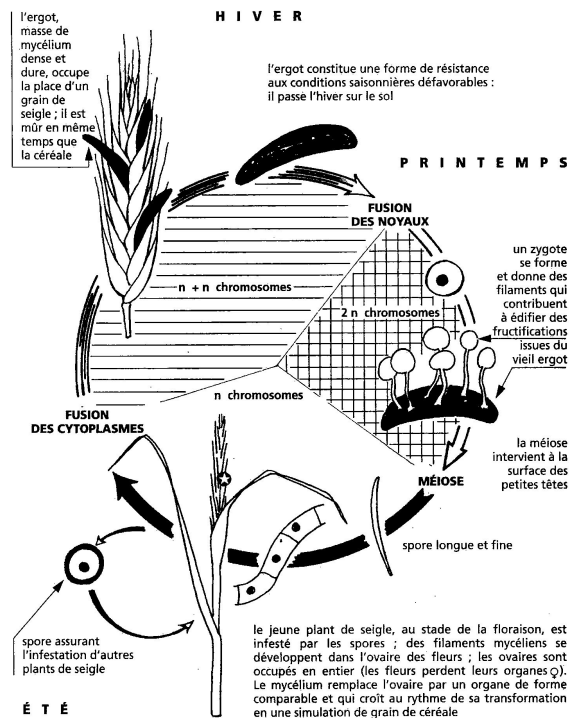


Fig. 25 - Cycle biologique de l'ergot de seigle (*Claviceps purpurea*). L'ergot est un sclérote, c'est-à-dire un organe induré protégeant des filaments mycéliens ; il assure la survie, au cours de l'hiver, de l'individu à cellules binucléées (dicaryons). L'adaptation du parasite à son hôte est telle que l'ergot mime le grain de seigle dont il occupe la place ; dans des conditions naturelles, il se trouve disséminé parmi les semences de son hôte : quand les graines germeront, le parasite sera sur place, dans la nouvelle population de seigle qu'il pourra infester. Dans des conditions de culture céréalière, les ergots sont récoltés avec le grain et broyés avec lui : ils communiquent leur toxicité à la farine. L'intoxication, fréquente au Moyen Age, entraîne des convulsions douloureuses et une gangrène mortelle, causées par des contractures musculaires. L'ergot de seigle a des applications pharmacologiques.

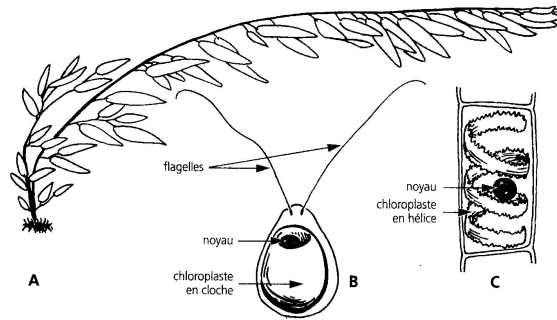


Fig. 26 - Diversité des algues : quelques exemples.

A - *Macrocystis*, l'un des plus grands végétaux actuels : sa longueur peut dépasser 100 m.

B - *Chlamydomonas*, algue unicellulaire flagellée : elle nage librement dans l'eau.

C - *Spirogyra*, algue à cellules assemblées en filaments. Chez *Chlamydomonas* et *Spirogyra*, chaque cellule ne contient qu'un seul chloroplaste, de grande taille et de forme spécifique.

- Les chloroplastes ont des formes variées (fig. 26) ; les végétaux chlorophylliens supérieurs, au contraire, n'ont qu'un type de chloroplastes (ce caractère intervient dans la distinction des Divisions). Les Algues présentent tous les types de chlorophylle connus. La diversité des formes de chloroplastes et de nature des chlorophylles souligne l'hétérogénéité du groupe des Algues.
- Les modalités de la sexualité sont multiples ; les Algues expriment toute une gamme de variations sur le thème de l'alternance de générations ; l'une des phases (haploïde ou diploïde) peut être réduite à l'extrême et ne pas apparaître ; les individus haploïdes ou diploïdes peuvent être morphologiquement semblables, ou non (voir fig. 27, 28 et 29).
- Chez certaines Algues, le gamète femelle, porté par l'organisme qui l'a produit, est entouré de filaments appartenant à cet organisme ; ils assureront une protection du zygote après la fécondation.

On considère que la souche ancestrale des algues vertes (**Chlorophytes** et **Euglénophytes**) est à l'origine des plantes chlorophylliennes dites supérieures.

Il faut noter que les Euglénophytes, bien que chlorophylliennes, ont des caractères de protozoaires (qui, eux, appartiennent au Règne Animal) : ce sont des être unicellulaires, flagellés, qui n'élaborent ni paroi cellulaire, ni amidon et nagent librement grâce à leurs flagelles.

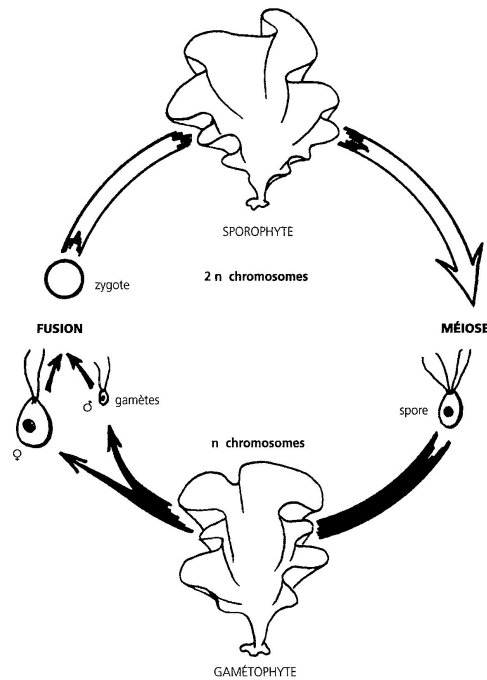


Fig. 27 - Cycle biologique d'une algue : *Ulva* («laitue de mer»). Sporophyte et gamétophyte sont de même importance et de même aspect. Dans une population d'individus apparemment semblables, certains sont haploïdes et d'autres, diploïdes.

Les Characées. Seule famille (elle ne comprend que six genres) représentant actuellement la Division des Charophytes ; on connaît cependant une dizaine de familles (totalisant 46 genres) fossiles, dont certaines existaient déjà au Silurien (voir [fig. 21](#)).

Leur organisation est plus complexe que celle d'aucune autre algue, ce qui justifie qu'on les traite à part. Les *Chara* sont des plantes aquatiques toujours submergées, constituées d'un axe évoquant une tige, qui porte des verticilles de ramifications régulièrement répartis ; ces ramifications portent des appendices évoquant de petites feuilles, et les fructifications : la physionomie des Characées rappelle celle de certaines plantes supérieures, aquatiques ou non (voir [fig. 30](#)).

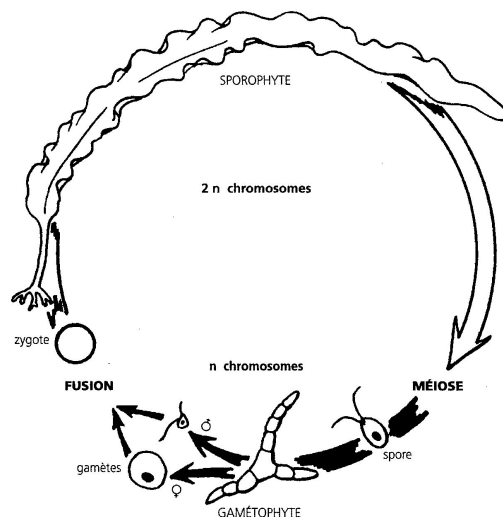


Fig. 28 - Cycle diplobiontique d'une Algue, *Laminaria* : la phase diploïde est dominante dans le cycle biologique.

Le sporophyte diploïde est bien développé ; le gamétophyte haploïde est réduit à un filament de quelques cellules, à vie brève. Les laminaires rejetées sur les plages sont des

individus diploïdes, les gamétophytes passent inaperçus.

Le cycle biologique du *Fucus* est un cas extrême de cycle diplobiontique. Le sporophyte est non seulement dominant, mais seul présent ; la méiose est immédiatement suivie par la différenciation des gamètes : le gamétophyte est réduit aux seuls gamètes. Les *Fucus* de nos plages sont donc toujours diploïdes.

L'«entreœud», portion de «tige» séparant deux verticilles de ramifications, est formé d'une seule cellule allongée, gainée ou non de cellules «corticales» de la même longueur. Chez les *Chara*, ces cellules peuvent atteindre une longueur de 8 cm.

Les spermatozoïdes biflagellés (fig. 30) sont produits dans des sortes de gamétocystes très complexes qu'on appelle *anthéridies* (bien qu'elles ne soient pas typiques comme celles des Cormophytes).

Le gamète femelle, dit *oocyste* (de *Oon* = œuf) est contenu dans un *oogone* (de *Gonos* = génération) entouré de 5 filaments étroitement enroulés. Après fécondation, le zygote se transforme en une *oospore* haploïde, entourée de quatre membranes, et chargée de réserves (amidon essentiellement) ; cette oospore peut rester en vie latente pendant plusieurs années avant de se développer (fig. 30).

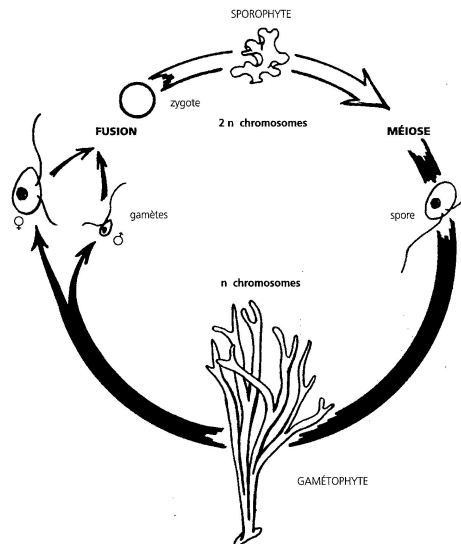


Fig. 29 - Cycle haplobiontique d'une algue, *Cutleria* : la phase haploïde est dominante dans le cycle biologique.

Le gamétophyte haploïde est bien développé ; le sporophyte diploïde est réduit à un minuscule thalle en lame, à vie brève, très différent de l'individu haploïde dont il est issu.

Chez *Spirogyra*, le gamétophyte est non seulement dominant, mais seul présent : la phase diploïde ne se trouve que dans le zygote qui, à lui seul, représente le sporophyte. La méiose intervient dès la première division du zygote. La plante est donc toujours haploïde.

Les Characées ne sont représentées que par des gamétophytes haploïdes ; leur phase diploïde est réduite à l'extrême, seul le zygote la représente puisque la première division qu'il subit est une méiose.

Les gamètes fusionnent pour donner un zygote (cellule diploïde) qui subit, aussitôt formé, une méiose ; il en résulte 4 noyaux haploïdes dont un seul est fertile. Les trois noyaux stériles subsistent dans la grande cellule qui se

bourre de réserves. Le noyau fertile donne une spore qui se divise sur place pour donner un proembryon (fig. 30).

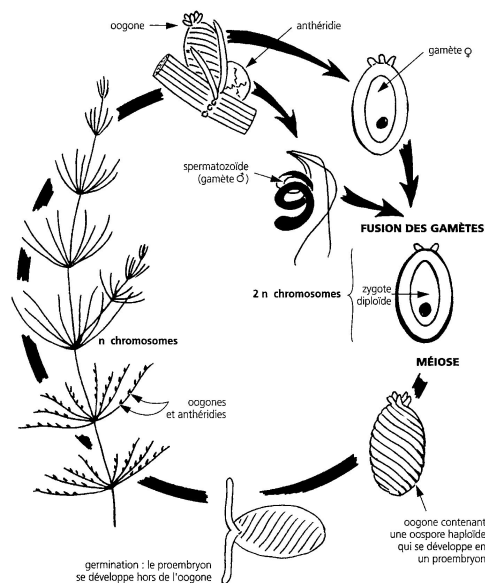


Fig. 30 - Cycle haplobiontique d'un Chara (*Ch. globularis*). La plante est toujours haploïde, la phase diploïde est réduite à l'extrême : elle n'est représentée que par le zygote. Les rameaux verticillés et régulièrement répartis le long de l'axe principal portent des oogones et des anthéridies ; dans ces dernières s'élaborent des spermatozoïdes flagellés. Les spermatozoïdes, libérés dans l'eau, pénètrent dans l'oogone.

L'oogone reste en latence apparente pendant plusieurs mois ; mais au cours de ce temps, plusieurs phases se succèdent à l'intérieur :

- le gamète femelle se différencie ;
- le spermatozoïde fusionne avec le gamète femelle et le zygote se forme ;
- la méiose intervient juste après la formation de l'œuf, il en résulte 4 cellules haploïdes ; l'une d'elles devient une spore haploïde ; les 3 autres fusionnent entre elles, formant une grosse cellule trinuéclée (triploïde) ;
- la spore se développe en un proembryon. Puis la germination intervient (la jeune plantule sort de l'oogone) et la plante se développe.

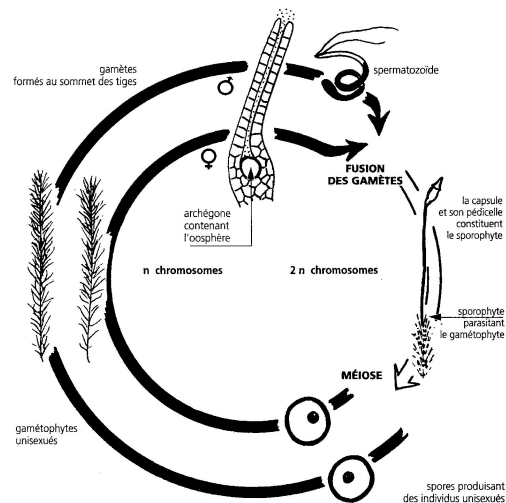


Fig. 31 - Cycle haplobiontique d'une Mousse, le polytric (*Polytrichum commune*). La plante verte et feuillée est haploïde ; les gamètes mâles

(produits dans des anthéridies) et femelle (enclos dans l'archégone) se différencient au sommet de tiges différentes : chaque individu est unisexué.

Les spermatozoïdes nagent dans un film d'eau jusqu'aux archégonies, puis ils traversent le mucilage obstruant le col d'un archégone ; ils parviennent ainsi à l'oosphère que l'un d'eux féconde. Le zygote est contenu dans le ventre de l'archégone.

La génération sporophytique issue de l'œuf se développe sur place, en un long pédicelle diploïde (donc bien différent de la plante qui le porte) terminé par une capsule. Cet individu diploïde, réduit à un appareil fructifère, se nourrit aux dépens de l'individu haploïde sur lequel il est implanté.

Dans la capsule se produit la méiose, suivie de la différenciation des spores haploïdes qui assurent la dissémination de la plante.

N. B. — Le polytric est une Mousse à individus unisexués ; mais d'autres espèces de mousses produisent des gamètes mâles et femelles en mélange, au sommet de la même tige.

L'oospore, contenant un proembryon et une cellule nourricière trinuéclée, préfigure à bien des égards l'aspect et le fonctionnement de la graine des Angiospermes.

La graine des Angiospermes contient un embryon et un tissu triploïde destiné à nourrir le jeune individu (voir les *chapitres 9, 2 ; 9, 4 ; 9, 5 et 10, 4*).

Les Charophytes apparaissent proches, à certains égards, des algues vertes ; mais elles manifestent des tendances (dont la réalisation n'est encore qu'indicative) correspondant aux adaptations qui justifient le succès évolutif des Cormophytes (voir aussi le *chapitre 5, 4*).

Les Cormophytes (ou Archégoniates)

Étymologie : *Cormos* = tronc, souche d'un arbre.

La plante est formée de tissus organisés ; parmi eux, certains constituent *l'appareil vasculaire* (absent chez les Bryophytes, bien qu'il y soit préfiguré). Tous les *organes* (racine, tige, feuilles...) sont différenciés (les Bryophytes n'ont toutefois pas de racines, mais des rhizoïdes).

Les cellules-mères des spores sont groupées dans un organe circonscrit par une assise cellulaire, le sporangium (de *Angeion* = récipient) ; les spores sont donc produites dans le sporangium. De même, les gamètes sont produits dans un organe entouré d'une assise cellulaire, le *gamétange*. Le gamétange femelle est *l'archégone* (étymologie : *Archegonos* = le plus ancien, le premier d'une race). (Voir aussi au *chapitre 5, 4*).

Les Mousses et les Hépatiques. Petites plantes des lieux humides, autotrophes, constituées de tissus différenciés, mais sans appareil vasculaire vrai. Les Mousses ont des tiges portant des organes semblables à des feuilles (**fig. 31**) ; les Hépatiques ont des thalles où on ne reconnaît ni l'un ni l'autre (**fig. 32**).

Un tissu conducteur primitif se trouve chez les Bryophytes les plus évoluées (le *Polytrichum* par exemple) ; l'eau circule dans un faisceau de cellules étroites et allongées, dites hydroïdes, situé au centre de la tige. Ces cellules, disposées en files, ont des cloisons transversales en biseau ; leur contenu disparaît dès le début de leur différenciation, elles sont mortes : ces deux caractères évoquent déjà les vaisseaux des plantes vasculaires. Ce sont des conducteurs peu efficaces, qui ne fonctionnent qu'en milieu humide.

Les Bryophytes ne sont représentées que par des *organismes haploïdes* (gamétophytes). Le sporophyte, diploïde, réduit à l'organe où s'élaborent les spores haploïdes, vit en parasite sur le gamétophyte (**fig. 31**).

La sexualité est liée à l'eau : les spermatozoïdes, libérés à la faveur d'une pluie ou d'une rosée abondante, nagent vers le gamète femelle (oosphère) ; celui-ci est contenu dans un *archégone* en forme de bouteille, dont le col est obturé par des mucilages que le spermatozoïde traverse pour atteindre l'oosphère et le féconder.

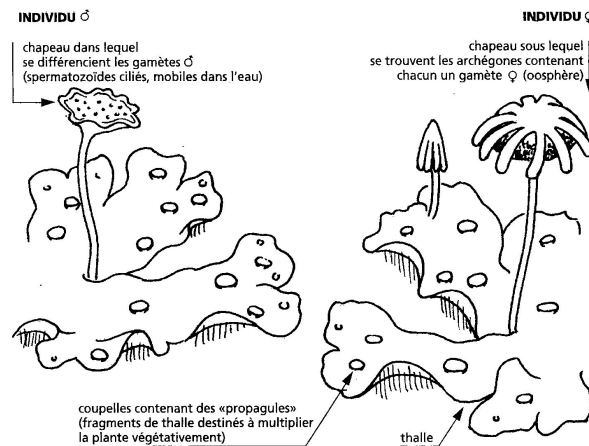


Fig. 32 - Une hépatique, *Marchantia polymorpha*. Les thalles rampent sur le sol humide ; les individus sont unisexués et toujours haploïdes. La fécondation se fait dans un film d'eau ; le zygote qui en résulte se développe en un très petit sporophyte diploïde, inclus dans le «chapeau» femelle ; ce sporophyte discret et fugace produit, après méiose, des spores haploïdes qui reproduiront la plante à thalles verts. Le cycle est haplobiontique.

Les Fougères (et autres Ptéridophytes) (**fig. 33**). Plantes parfois encore de grande taille (fougères arborescentes) mais jamais aussi grandes que les Fougères géantes du Primaire ; la sève circule dans ces grands organismes grâce à un *appareil vasculaire* différencié qui justifie que les Ptéridophytes soient appelés *Cryptogames vasculaires*. Leurs éléments vasculaires ont toutefois une structure primitive et sont appelés trachéïdes (et non vaisseaux, ce terme étant réservé aux éléments conducteurs les plus évolués).

Cependant, l'appareil conducteur des *Isoètes* et des *Botrychium* présente une structure secondaire proche de celle qui caractérise les Angiospermes Dicotylédones.

Les feuilles, appelées *frondes* chez les Fougères, sont susceptibles de porter des amas de sporanges (appelés sores) ; les spores haploïdes s'élaborent à l'intérieur de chaque sporange.

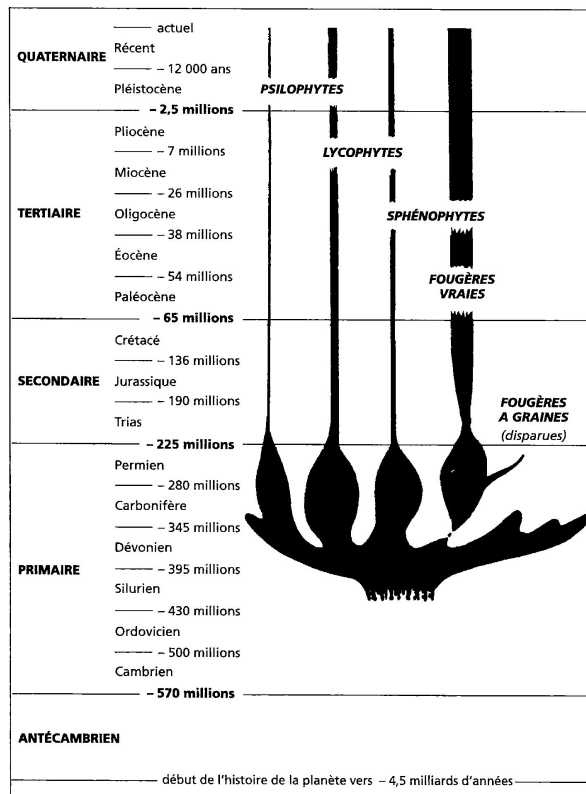


Fig. 33 - Les Ptéridophytes dans l'histoire de la Terre. Ces plantes ont dominé le paysage végétal pendant la seconde moitié du Primaire et furent les premières à occuper les terres émergées. Les Ptéridospermées («fougères à graines») marquent une tentative, incomplètement réalisée, de protection des jeunes dans des graines.

A l'exception des Fougères vraies dont certains groupes sont diversifiés et biologiquement compétitifs dans le monde végétal actuel, les Ptéridophytes que nous connaissons représentent des formes de survivance, stéréotypées et peu nombreuses.

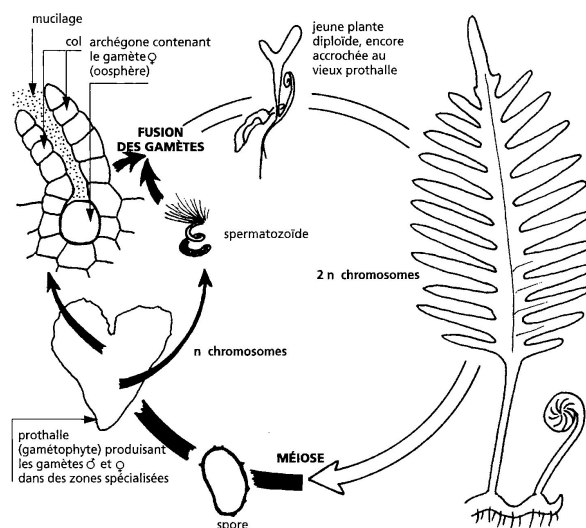


Fig. 34 - Cycle diplobiontique du polypode (*Polypodium vulgare*). La phase diploïde (sporophyte) est dominante, elle est représentée par la fougère bien connue. Sous ses feuilles se forment, à la suite d'une méiose, des spores haploïdes.

La spore en se développant donne un prothalle (gamétophyte), petit individu de courte durée mais autonome et autotrophe (chlorophyllien) qui vit plaqué au sol. Sa surface

produit des archéogones (contenant l'oosphère, gamète femelle) et des anthéridies (où s'élaborent les spermatozoïdes).

La fécondation a lieu dans l'eau. Le zygote, porté par le prothalle, se développe immédiatement en un jeune sporophyte indépendant : l'édification de la nouvelle plante doit se faire sans latence.

Les Fougères connues de tous sont des individus *diploïdes* (*sporophytes*). Elles produisent (généralement sous les feuilles) des spores haploïdes qui donnent naissance, sur un sol mouillé, à de minuscules lames vertes ; ce sont les *prothalles haploïdes* (*gamétophytes*), individus autonomes, chlorophylliens, totalement démunis d'appareil vasculaire. Les gamètes se forment sur les prothalles ; les spermatozoïdes migrent vers les archéogones dans des gouttes d'eau, et fécondent les oosphères ; la sexualité est encore liée à l'eau (**fig. 34**). Aussitôt après la fécondation, et sans aucune latence possible, le zygote se développe en un nouveau sporophyte (à $2n$ chromosomes) de grande taille et vascularisé. Si les conditions ne sont pas favorables, la jeune plante est perdue.

Les lycopodes et les sélaginelles, seuls représentants actuels des **Lycophytes** qui comptèrent au Primaire de grands arbres, sont de petites herbes. Par rapport à ce qu'il fut à cette époque lointaine, leur sporophyte est encore plus réduit actuellement que celui des fougères vraies. Mais les gamétophytes ne furent jamais des êtres de grande taille, même lorsque les sporophytes étaient de grands arbres.

Les prêles (*Equisetum*) (**fig. 35**), derniers représentants des grands **Sphénophytes** qui mesuraient plusieurs dizaines de mètres de hauteur, n'atteignent pas un mètre, à l'exception d'une espèce tropicale qui grimpe dans les buissons jusqu'à quelques mètres du sol.

3 — DIVERSITÉ DU MÉTABOLISME

Tous les modes de nutrition connus se trouvent chez les Cryptogames. On y observe à la fois de profondes spécialisations et la plus large diversité d'adaptations à des modes de vie variés (**fig. 36**). D'une manière générale, chaque espèce est inféodée à un type de nutrition précis, obligatoire dans bien des cas ; il n'est cependant parfois que préférentiel, les êtres pouvant alors, en cas de nécessité, se nourrir d'une autre manière.

Dans de nombreux groupes, des êtres peuvent changer de biologie en fonction des conditions du milieu. C'est ainsi, par exemple, que des bactéries le plus souvent autotrophes, ou d'autres, le plus souvent parasites, peuvent vivre dans certaines conditions en saprophytes. Des champignons, normalement symbiotiques des racines d'arbres forestiers, peuvent occasionnellement devenir parasites.

La diversité des modes de nutrition répond à la fois au grand nombre des formes végétales et au grand nombre des types de milieux où elles croissent. Les grands groupes de Cryptogames ne manifestent pas tous de semblables tendances à la diversité des modes de vie (**fig. 36**).

Autotrophie

Étymologie : *Autos* = soi-même ; *Trophè* = nourriture.

Un être autotrophe synthétise les substances organiques nécessaires à son métabolisme à partir de composés minéraux simples. L'autotrophie est une caractéristique propre aux végétaux.

Autotrophie et aérobose

Bien qu'on connaisse peu de chose des Procaryotes ancestraux, les rares fossiles connus montrent qu'ils furent de nature bactérienne ; leur métabolisme fut d'abord anaérobie. Ces êtres étaient très probablement aquatiques et hétérotrophes, exploitant les eaux enrichies, de composés carbonés et azotés entre autres, par l'activité volcanique intense et les réactions dues au refroidissement de la croûte terrestre.

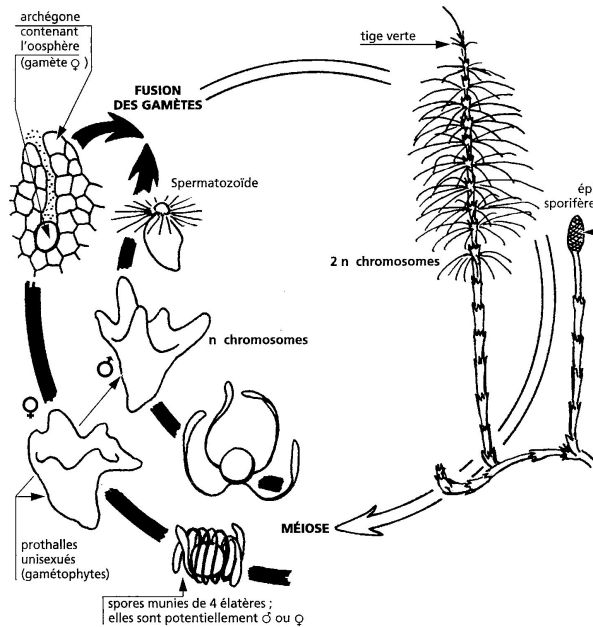


Fig. 35 - Cycle diplobiontique de la prêle des champs (*Equisetum arvense*). Le sporophyte diploïde est dominant.

La plante (diploïde) a un rhizome souterrain qui émet deux types de tiges : des tiges vertes et ramifiées de fin de printemps, et des tiges plus courtes, rosées, sans chlorophylle, de début de printemps, qui portent des épis sporifères.

Les spores haploïdes, élaborées sous les écailles de l'épi, portent quatre filaments hygroskopiques (élatères) qui s'enroulent et se déroulent en fonction des variations hygrométriques ; ces mouvements rapides donnent une relative mobilité aux spores, ce qui favorise leur dispersion. Les deux spores figurées sont représentées l'une avec ses élatères déroulées, l'autre avec ses élatères enroulées.

Les spores produisent des prothalles (gamétophytes) unisexués, submicroscopiques, mais chlorophylliens et autonomes.

L'autotrophie apparut certainement très tôt, grâce à la photosynthèse ; peut-être même apparut-elle d'emblée, sous une forme primitive pratiquée par des bactéries. Mais cette photosynthèse bactérienne ne s'accompagnait pas d'une libération d'oxygène.

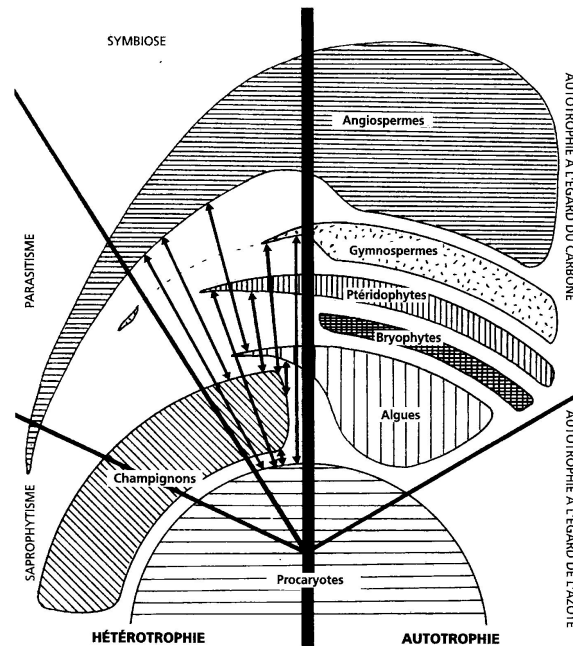


Fig. 36 - Les grands types de métabolisme trophique chez les végétaux. Les Procaryotes, les Champignons et les Angiospermes présentent une grande diversité de modes de vie. Les autres groupes d'Eucaryotes (Algues, Ptéridophytes et Gymnospermes) ne pratiquent qu'un type de métabolisme, autotrophe, et éventuellement une hétérotrophie par symbiose (l'unique cas de parasitisme signalé chez les Gymnospermes demeure incertain). Les principales relations symbiotiques sont signalées par des flèches.

C'est avec la différenciation des premiers végétaux contenant de la chlorophylle a, les algues bleues, qu'est apparue une photosynthèse aérobie. Cette chlorophylle est commune à tous les végétaux autotrophes, sauf les bactéries proprement dites. Les algues bleues ont initié le processus d'enrichissement de l'atmosphère en oxygène, exclusivement imputable à l'action des plantes vertes ; ce processus a permis le développement des êtres aérobies qui ne pratiquent pas la photosynthèse, tels que les animaux. Les Algues puis les plantes terrestres ont poursuivi cette action, et l'air s'est progressivement chargé en oxygène.

Autotrophie à l'égard du carbone (fig. 36)

Elle résulte, chez les Eucaryotes et les algues bleues, des photosynthèses chlorophylliennes qui s'accompagnent de dégagement d'oxygène ; la principale source du carbone utilisée dans ces synthèses est le dioxyde de carbone de l'atmosphère.

Cependant, les Angiospermes aquatiques menant une vie submergée sont susceptibles d'exploiter, outre le dioxyde de carbone dissous, les bicarbonates (hydrogénocarbonates) en solution pour synthétiser leurs glucides. Cette seconde source de carbone tient une place très accessoire dans le bilan des biosynthèses.

Ces réactions sont à l'origine des composés organiques carbonés (glucides) nécessaires à la vie des êtres non chlorophylliens, incapables de fixer le carbone minéral ; tous les animaux et un bon nombre de végétaux, hétérotrophes, dépendent de ces photosynthèses chlorophylliennes dont ils consomment les produits pour se nourrir, et le sous-produit (oxygène) pour respirer.

Si la chlorophylle a est commune à tous les végétaux chlorophylliens (sauf les Bactéries), d'autres chlorophylles et des pigments accessoires peuvent s'y adjoindre ; les

processus chimiques et énergétiques qui interviennent au cours de la photosynthèse varient alors largement. Chez les Algues, on observe toute une gamme de photosynthèses différentes, qu'on peut évoquer en donnant une liste des principaux pigments mis en jeu.

PRINCIPAUX PIGMENTS DES ALGUES		
	NATURE DES CHLOROPHYLLES	PIGMENTS ACCESSOIRES
Rhodophytes	a (+ d parfois)	Fucoxanthine
Pyrrhophytes	a + c	Fucoxanthine
Chrysophytes	a + c	Fucoxanthine
Bacillariophytes	a + c	
Phaeophytes	a + c (+ d parfois)	
Xanthophytes	a (+ c parfois)	Xanthophylle
Euglénophytes	a + b	
Chlorophytes	a + b	

Les chloroplastes, supports des chlorophylles, varient en taille et type d'organisation. On considère que les grands plastes correspondent à une organisation primitive (**fig. 26**). Ce tableau met en évidence la diversité des photosynthèses qui fonctionnent dans le groupe des algues (les Divisions énumérées ici sont reprises de la *Présentation de la classification végétale, chap. 4, I*). Les pigments accessoires jouent un rôle de capteurs de l'énergie lumineuse, ainsi utilisée de façon optimale dans la photosynthèse proprement dite. Il semble bien que l'action des chlorophylles c et d soit celle de pigments accessoires. Il faut noter que les Algues sont essentiellement aquatiques et que l'intensité lumineuse décroît très rapidement quand la profondeur de l'eau augmente, d'où l'utilité d'un appareil permettant une meilleure utilisation de l'énergie lumineuse.

Parmi toutes les possibilités de synthèses carbonées exprimées par les algues, une seule (celle observée chez les algues vertes [Euglénophytes et Chlorophytes]) a «émergé» et se retrouve chez les plantes à organisation plus complexe et à vie aérienne. Mais l'hypothèse d'une filiation directe *Algues vertes* — *Bryophytes* — *Ptéridophytes* — *Gymnospermes* — *Angiospermes*, malgré la progression régulière de leur organisation d'un bout à l'autre de cette série, est évidemment inexacte.

Autotrophie à l'égard de l'azote (**fig. 36**)

La synthèse de substances organiques à partir de l'azote atmosphérique n'est le fait que de Procaryotes, c'est-à-dire de bactéries et de cyanobactéries (algues bleues). Les autres végétaux, ainsi que les animaux, assurent leur nutrition azotée en absorbant des composés préexistants ; les protéines contenues dans les êtres vivants sont réduites en substances solubles par l'action des bactéries et des champignons qui interviennent dans la décomposition, et ces substances sont reprises par les plantes (puis, secondairement, par les animaux) essentiellement sous les formes de nitrates (NO_3^-) ou d'ions ammonium (NH_4^+). Dans ce cycle, le rôle des Procaryotes fixateurs d'azote atmosphérique est particulièrement important ; ces êtres assurent la phase initiale de la nutrition azotée de l'ensemble du monde vivant. Tous les types d'autotrophie connus se trouvent chez les Cryptogames, mais avec des extensions variées. L'autotrophie à l'égard de l'azote est

restreinte à certains groupes de bactéries et d'algues bleues : cette possibilité est inconnue chez les Eucaryotes.

Les différentes photosynthèses des Algues peuvent s'interpréter comme des essais évolutifs, tous efficaces puisque les groupes où on les observe sont actuellement bien représentés. Cependant seule la photosynthèse à chlorophylle a + b se retrouve chez les plantes supérieures ; ce processus y aurait été associé à un formidable potentiel de diversification.

On observe :

- d'une part de nombreux groupes anciens pratiquant des photosynthèses variées ; chez les plus anciens (Procaryotes) intervient même, outre l'autotrophie à l'égard du carbone, la fixation de l'azote atmosphérique ;
- d'autre part un ensemble diversifié de groupes pratiquant une seule photosynthèse (à chlorophylle a + b) ; ces groupes présentent une homogénéité quant à leur mode d'autotrophie, mais ils sont remarquablement variés quant à leurs structures, leurs organisations, leurs fonctionnements, et l'âge géologique de leur apparition.

Hétérotrophie

Étymologie : *heteros* = différent ; *Trophè* = nourriture.

En admettant que ce type de métabolisme ait pu être primitif dans les conditions d'un globe terrestre juvénile où les produits du volcanisme le rendaient possible (c'est une hypothèse qui semble actuellement vraisemblable), les conditions que nous connaissons, trois milliards d'années plus tard, ne permettraient plus aux êtres hétérotrophes de vivre des seules ressources minérales.

L'hétérotrophie implique, dans le monde actuel, l'utilisation de substances préalablement synthétisées par des êtres autotrophes.

Hétérotrophie à l'égard de l'azote (fig. 36)

Rappelons que tous les végétaux, sauf certains Procaryotes (bactéries et algues bleues fixatrices d'azote), sont hétérotrophes à l'égard de l'azote. Les nutriments azotés sont exploités par les plantes selon trois modes, leur source pouvant être le substrat (c'est le cas général), des Procaryotes associés ou des animaux spécialement tués par le végétal.

Le sol (ou l'eau en ce qui concerne les végétaux aquatiques) fournit la principale source d'azote exploitée : les végétaux absorbent les composés azotés solubles résultant de la dégradation des protéines synthétisées par d'autres êtres vivants, animaux et, surtout, végétaux. L'azote est essentiellement absorbé sous forme ammoniacale ou nitrique, mais tous les végétaux sont susceptibles d'assimiler des composés organiques azotés à petites molécules (acides aminés, urée, asparagine par exemple).

Les composés azotés nécessaires sont fournis à certaines plantes (les Légumineuses par exemple) par des Procaryotes auxquels elles sont associées en *symbiose* (voir la symbiose des nodosités racinaires, plus loin).

Enfin, la digestion des cadavres d'animaux tués par les *plantes carnivores* leur fournit un complément nutritionnel azoté par un processus très marginal dans le cadre du monde végétal. La carnivorie constitue pour elles un appoint, plus ou moins irrégulier semble-t-il, puisqu'elles absorbent aussi les composés azotés contenus dans leur substrat, comme le font tous les autres végétaux.

Très peu d'espèces pratiquent ce mode de vie : seuls quelques champignons et quelques 500 espèces de plantes à fleurs sont carnivores.

Cependant, on a découvert depuis peu d'années (Barber, 1977) que certaines graines, dont l'enveloppe mucilagineuse devient collante quand elle est mouillée, sont susceptibles de retenir, tuer et digérer des Protozoaires, des bactéries et même des Nématodes et de très petites larves de moustiques ; c'est le cas de la bourse-à-pasteur, petite plante annuelle ubiquiste, dont la germination est peut-être favorisée par un tel appoint nutritionnel.

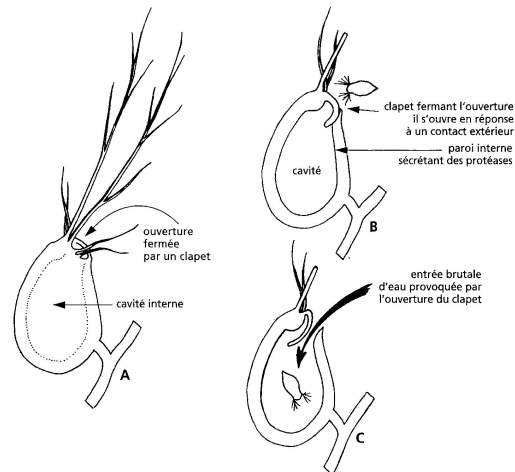


Fig. 37 - La capture des proies par une plante carnivore aquatique, *Utricularia vulgaris*, au moyen des utricules portés par les filaments foliaires.

A - Utricule, petit organe en forme d'urne qui capture et digère de petits animaux ; les filaments en forme d'antennes rabattent la proie vers l'ouverture qui est fermée par un clapet.

B - La proie (une daphnie) arrive devant l'ouverture obturée par le clapet. Au moindre attouchement, celui-ci se rabat brusquement vers l'intérieur (par un mouvement de thigmonastie).

C - L'ouverture brutale du clapet provoque une aspiration d'eau qui entraîne la proie à l'intérieur de l'utricule. Puis le clapet se referme. La proie est retenue dans le piège où elle sera digérée, son squelette externe subsistera seul : la paroi interne de l'utricule comporte des glandes qui sécrètent, entre autres substances, des enzymes protéolytiques (qui détruisent les protéines et permettent leur assimilation par la plante). (B et C, coupes schématiques, d'après Slack, *Carnivorous Plants*, 1979).

Les Angiospermes carnivores sont toutes chlorophylliennes (donc autotrophes à l'égard du carbone) ; toutes portent des feuilles spécialisées, transformées en pièges et comportant des glandes produisant des mucilages et des protéases. La digestion des proies et l'assimilation des acides aminés résultant de la protéolyse s'effectuent sur place (voir [fig. 37](#)).

Chez les *Nepenthes* par exemple, les pièges en urnes (voir [fig. 110](#)) sont passifs ; les insectes sont attirés par une sécrétion de nectar à l'entrée du récipient au fond duquel est un liquide visqueux et chargé d'enzymes ; ceux qui y pénètrent ne peuvent s'en échapper et y sont digérés.

Beaucoup d'espèces ont des pièges actifs particulièrement efficaces ; ils répondent par des mouvements à l'excitation due à la présence d'une proie éventuelle (voir aussi le *chap. 8, 2*).

Chez *Dionaea* et *Aldrovanda*, les pièges bilobés sont susceptibles de se refermer rapidement en se pliant par le milieu, comme le feraient les deux valves d'une moule (voir [fig. 110](#)) ; ils portent à leur face supérieure des poils épineux qui s'entrecroisent à la fermeture, transperçant les proies les plus grosses (petits arthropodes, insectes, larves). La fermeture est provoquée par deux contacts successifs (en moins de 20 secondes) sur les poils épineux ou la surface qui les porte. Un contact provoque également le mouvement des tentacules des feuilles de *Drosera* ; ils se rabattent vers la source de l'excitation et leurs sommets mucilagineux-collants maintiennent la petite proie. Ce mouvement est assez rapide, un tentacule peut s'incliner à 180° en moins d'une minute.

Les Champignons carnivores développent des filaments mycéliens dans le milieu où ils vivent, avec lesquels ils capturent, tuent et digèrent de minuscules proies animales. *Zoopagus* est aquatique ; ses filaments ramifiés attirent des Rotifères (animaux microscopiques nageant dans les eaux douces) qui tentent de brouter le sommet des courtes ramifications ; dès qu'il est mordu, le filament réagit en produisant une excroissance qui ne peut se dégager de la bouche du Rotifère, puis il croît dans le corps de l'animal dont il se nourrit. Un autre champignon, *Dactylella*, capture des petits Nématodes dans le sol en les enlaçant avec des boucles de filaments.

Hétérotrophie à l'égard du carbone

C'est de ce cas qu'il est généralement question lorsque l'on parle de plantes hétérotrophes.

On peut distinguer trois types d'hétérotrophie ([fig. 36](#)) :

- le saprophytisme, certainement le plus ancien ;
- le parasitisme, beaucoup moins primitif, puisqu'il implique une relation destructrice à l'égard de l'hôte, mais ménagée afin d'assurer l'accomplissement des fonctions biologiques du parasite ;
- la symbiose, mode de vie très spécialisé dans lequel deux êtres s'entre-exploitent de façon équilibrée, par un jeu de nuisances et bénéfices réciproques ; c'est en quelque sorte un parasitisme équilibré, dont le bilan est à peu près nul.

Les bactéries et les champignons constituent un ensemble important (riche de près de 25 000 espèces) dans lequel l'hétérotrophie s'accompagne de métabolismes et de chimismes variés, parfois proches de ceux des animaux.

Rappelons que les Eumycètes ne synthétisent pas de cellulose dans leurs parois, mais de la chitine, substance propre aux animaux, formant en particulier la carapace des insectes.

Les différents types d'hétérotrophie

Saprophytisme (de *sapros* = pourri et de *Phyton* = plante).

Typiquement, les saprophytes réutilisent les substances synthétisées par d'autres organismes. Mais ils peuvent dans certains cas exploiter des substances d'origine minérale qui leur fournissent des ressources comparables à celles qu'ils pourraient trouver dans des substances d'origine biologique ; par exemple, les composés liés au volcanisme permettent une vie bactérienne saprophyte importante. Avant la diversification de la vie, des Procaryotes saprophytiques ont pu pratiquer, de cette façon, une exploitation des conditions primitives régnant sur le globe.

Leur rôle dans l'équilibre de la biosphère et leur importance économique sont immenses ; ils interviennent dans les fermentations (dans la maturation des fromages par

exemple) mais aussi dans la décomposition des substances organiques complexes dont ils permettent la réutilisation par d'autres formes vivantes. Leur action dans le sol est essentielle dans la mesure où ils rendent les catabolites divers (provenant des cadavres animaux et surtout végétaux, de loin les plus importants) qui s'y accumulent assimilables pour les autres plantes. Ils jouent un rôle primordial dans la lutte contre la pollution.

Les saprophytes végétaux sont essentiellement des Bactéries et des Champignons ; ces groupes comprennent des milliers d'espèces saprophytes.

Il existe cependant des plantes à fleurs saprophytes, très peu nombreuses (voir aussi plus loin, au paragraphe «*mycorhizes*») ; elles n'ont généralement pas de chlorophylle (elles ne peuvent donc pas synthétiser leurs hydrates de carbone) et vivent dans des milieux riches en débris végétaux, comme les litières de feuilles mortes sous les forêts, surtout les forêts denses de type équatorial.

On peut citer des Orchidées (*Neottia nidus-avis*), quelques Gentianacées tropicales (*Voyria* par exemple), des représentants de plusieurs petites familles de Monocotylédones tropicales (Burmanniacees, Triuridacées par exemple).

Malgré l'ancienneté du mode de vie, il ne faut pas considérer ces espèces comme primitives parmi les Angiospermes, au contraire ; il semble plutôt que la diversification particulièrement riche et poussée, caractéristique de ces plantes, ait amené certaines d'entre elles à retrouver des caractères ancestraux très lointains, remontant aux débuts de la vie, et très généralement inexprimés dans l'ensemble des Angiospermes.

Parasitisme. Étymologie : de *Parasitos*, qui désigne celui qui mange chez les autres.

C'est un phénomène souvent pathogène, chez les plantes comme chez les animaux. Les plantes parasitées restent chétives, fructifient peu ou pas, meurent souvent précocément ; certains parasites induisent des modifications de la forme de leur hôte ; l'individu parasité peut être bien différent de l'individu sain (**fig. 38**).

Le champignon *Uromyces pisi* parasite l'euphorbe petit-cyprès (*Euphorbia cyparissias*) ; ses filaments circulent dans les tissus de son hôte. Le parasite inhibe le développement des rameaux florifères de l'euphorbe : elle a un aspect bien différent de celui d'un individu sain, et ne peut pas fleurir (**fig. 38**).

Fig. 38 - Effets du parasitisme : développement anormal et castration parasitaire chez *Euphorbia cyparissias*.

A - Aspect de la plante saine ; une inflorescence se développe au sommet de la tige principale ; des rameaux axillaires à feuilles filiformes se développent le long de la tige.

B - Plante parasitée par un champignon, *Uromyces pisi*, dont les filaments infestent tous les tissus de son hôte. Les feuilles de la tige restent courtes ; les rameaux latéraux n'apparaissent pas ; la plante ne produit pas de fleurs. Dans ce cas, le parasitisme modifie l'aspect de la plante et interdit sa reproduction sexuée.



L'ergot détruit et remplace l'ovaire de la fleur de seigle qu'il occupe (fig. 25). Dans ces deux exemples, le développement du parasite entraîne une castration de l'hôte.

Quelques exemples de champignons parasites de plantes : le mildiou de la vigne, la rouille du blé, la cloque du pêcher, anéantissent les récoltes ; l'armillaire tue les arbres. Mais des bactéries attaquent également les plantes : une bactérie menace actuellement d'une mort foudroyante les arbres de la famille des Rosacées (les poiriers, pommiers, pruniers, cerisiers, les *Pyracantha*, les *Cotoneaster*...), c'est le feu bactérien.

Le parasite ne s'attaque pas indifféremment à n'importe quel hôte ; certains sont polyphages (comme le *Monilia*, les *Oidium*), mais d'autres sont inféodés à une espèce précise.

Le parasitisme des champignons montre de multiples variantes biologiques ; il concerne, selon les cas, des plantes ou des animaux.

La rouille du blé (*Puccinia graminis*) parasite successivement deux hôtes distincts au cours de son cycle biologique : les individus haploïdes parasitent l'épine-vinette, *Berberis vulgaris* ; les individus à dicaryons s'attaquent au blé (fig. 24). L'ergot de seigle (*Claviceps purpurea*) produit une fructification qui occupe la place d'un grain de seigle (*Secale cereale*) dont elle est presque mimétique ; elle sera mêlée aux semences de la céréale et réinfestera les jeunes plants, l'année suivante (fig. 25).

Le mycélium des *Cordyceps* se développe dans le corps d'insectes des forêts équatoriales ; à un certain stade de l'infestation, le champignon induit un changement dans le comportement de son hôte qui, contrairement à ses mœurs normales, grimpe dans la végétation ; il meurt peu après, le mycélium occupant l'essentiel de son organisme ; le champignon fructifie et la hauteur atteinte par l'animal favorise la dissémination des spores.

Un bon nombre d'espèces d'Angiospermes parasitent d'autres Angiospermes par l'intermédiaire de suçoirs, ou haustoriums, grâce auxquels le parasite puise la sève de son hôte.

Le degré de parasitisme est très variable selon les espèces ; on observe une gradation de la spécialisation du parasite et du caractère obligatoire de l'association parasitaire. Les Angiospermes parasites peuvent se classer en une série progressive, depuis des espèces partiellement et parfois transitoirement parasites, peu spécialisées dans leurs structures, jusqu'à d'autres, strictement et totalement parasites, profondément modifiées par l'adaptation au mode de vie. Une telle série progressive se retrouve (moins facile à observer en général) dans l'ensemble des êtres parasites.

Quelques Angiospermes sont hémiparasites (de *hemi-* = à demi) ; elles vivent en partie aux dépens de leur hôte.

Ce sont des plantes chlorophylliennes qui assurent une grande part, ou la totalité, de leur nutrition carbonée par la photosynthèse. Elles sont

dépendantes de leur hôte en ce qui concerne leur nutrition hydro-minérale, mais sont autonomes, ou presque, au niveau de leur nutrition carbonée. Corrélativement, les suçoirs établissent une continuité entre les xylèmes¹⁶ de l'hôte et du parasite (la sève brute absorbée par les racines de l'hôte circule, de bas en haut, dans le xylème). La relation entre les phloèmes des deux partenaires ne s'établit que lorsque le parasite exploite, en outre, la sève élaborée de son hôte (cette sève véhicule les produits de la photosynthèse et circule, de haut en bas, dans le phloème¹⁶).

Les *Euphrasia* (casse-lunettes), *Melampyrum*, *Rhinanthus* des pays tempérés ; sous les tropiques, les *Striga*, les *Alectra* ; toutes sont des plantes vertes à feuilles développées ; elles pratiquent la photosynthèse et sont enracinées dans le sol ; elles semblent avoir une biologie normale, mais leurs racines établissent des connexions, par l'intermédiaire de suçoirs, avec les racines des plantes voisines auxquelles elles prélèvent une part de leur nutrition.

Le gui (*Viscum album*) a des feuilles chlorophylliennes : il est donc au moins partiellement autotrophe ; mais il n'a pas de racines et vit obligatoirement ancré sur un arbre-hôte par un suçoir inséré dans une branche ; par l'intermédiaire du suçoir, il prélève la sève brute de l'hôte nécessaire à sa nutrition. Parasite obligatoire, le gui ne tire cependant pas toute sa nutrition de son hôte puisqu'il pratique la photosynthèse ; d'autre part, quelques uns des produits de son activité seraient transmis à l'arbre-hôte pendant l'hiver.

Certaines espèces, au stade adulte, peuvent s'affranchir du parasitisme et vivre totalement autonomes ; c'est le cas du santal, l'arbre à bois parfumé originaire d'Inde.

Quelques Angiospermes sont holoparasites (de *holos* = entier) ; elles ne sont pas chlorophylliennes ou, si elles contiennent des chloroplastes, ils sont peu nombreux et non fonctionnels ; elles tirent toute leur subsistance de leur hôte.

Les connexions hôte-parasite au niveau des suçoirs établissent une continuité dans le tissu conducteur de la sève brute, le xylème ; il n'y a jamais de continuité directe en ce qui concerne les tissus transportant la sève élaborée, la connexion s'établit par des cellules intermédiaires qui assurent le transfert de la sève depuis le phloème de l'hôte jusqu'à celui du parasite. La nutrition du parasite dépend exclusivement des ressources qu'il trouvera dans son hôte.

La cuscute (*Cuscuta*), ou l'*Orobanche*, ne sont pas chlorophylliennes ; elles n'ont pas de feuilles développées, mais seulement des tiges plus ou moins écailleuses et des fleurs. La cuscute vit accrochée à la tige de son hôte par des suçoirs, l'*Orobanche* est ancrée sur les racines de son hôte.

Les *Thonningia* ou les *Rafflesia* des forêts tropicales, le *Cytinus* des garrigues méditerranéennes, sont réduits à des cordons qui circulent dans les racines de leurs hôtes ; seules leurs fleurs apparaissent. Sous un buisson de ciste peut s'épanouir, au ras du sol, une inflorescence de *Cytinus* émergeant d'une racine du ciste-hôte. A l'exception de l'appareil floral, ces parasites extrêmement spécialisés n'ont aucun des organes propres aux plantes supérieures, tels que feuilles, tiges ou racines ; aucune structure autre que la fleur n'apparaît hors des tissus de l'hôte ; mais cette seule fleur démontre l'appartenance de ces plantes étranges aux Angiospermes.

L'évolution permet au parasite de s'adapter de plus en plus étroitement aux conditions que lui offre son hôte ; par ailleurs, le parasite tend à perdre ses caractères organiques ; dans la mesure où il exploite l'organisation et le métabolisme de son hôte, ses propres structures deviennent plus ou moins superflues et tendent à ne plus s'exprimer.

Symbiose (de *syn-* = avec et de *Bios* = vie). C'est l'association de deux êtres qui vivent, au moins partiellement, aux dépens l'un de l'autre, dans un équilibre qui exclut la notion de parasitisme puisqu'aucun des partenaires n'est défavorisé. Le bénéfice que chacun d'eux tire de l'association contrebalance les pertes consécutives à l'entretien de l'autre : avantages et inconvénients sont réciproques.

Les échanges peuvent concerner l'apport d'eau, la nutrition minérale, carbonée ou azotée, des substances hormonales ; d'autres phénomènes peuvent entrer en ligne de compte telles que la protection à l'égard de conditions extérieures agressives par exemple.

Les symbioses jouent un rôle essentiel dans la biologie des populations végétales actuelles et, à ce titre, occupent une place prépondérante dans l'écologie de la planète.

Symbiose avec des Procaryotes fixateurs d'azote. Ces fixateurs d'azote sont soit des Bactéries spécialisées (des Actinomycètes¹⁷), soit des Algues bleues (ou Cyanobactéries).

On découvre toujours de nouveaux exemples d'associations symbiotiques à bactéries. Leurs partenaires sont des plantes supérieures (Angiospermes).

On peut citer les aulnes (*Alnus*) des bois humides, la dryade (*Dryas octopetala*) des pentes alpines, le *Myrica gale* des marais, l'argousier (*Hippophae*) des terrains pauvres ou les filaos (*Casuarina*) des côtes tropicales de l'hémisphère sud. Mais c'est surtout chez les représentants du groupe des Légumineuses (les pois, haricots, lentilles, luzernes, trèfles, soja...) que ce phénomène est bien connu et facile à observer.

En réaction à la pénétration des Bactéries, l'hôte développe des nodules, sortes de kystes qui circonscrivent les foyers microbiens : ce sont les «*nodosités des Légumineuses*», dues à la présence d'un *Rhizobium* (fig. 39). La Bactérie obtient de son hôte le glucose qui lui est nécessaire, et lui abandonne des composés qu'elle produit en excès. Il en résulte que les Légumineuses ont une haute teneur en protéines (pois, lentilles, haricots, en contiennent 2 à 3 fois plus que les céréales) et que cette famille tient une place importante d'une part dans l'alimentation de l'homme et des animaux herbivores (plantes fourragères), et d'autre part dans le maintien et la reconstitution des sols après leur épuisement par les cultures. Par la décomposition de ces plantes, les sols s'enrichissent progressivement en azote lors de leur cycle biologique naturel, ou reçoivent un apport brutal lors de l'enfouissement d'une culture de Légumineuses (luzerne, trèfle) en cours de croissance (technique de l'engrais vert).

Certaines plantes développent sur leurs tiges des nodules aériens (qui sont des racines adventives modifiées) dans lesquels les Bactéries ont un fort pouvoir fixateur d'azote. C'est le cas par exemple de certains *Sesbania* ou de certains *Casuarina*.

Les algues bleues fixatrices d'azote sont associées à certains champignons, à des hépatiques (Bryophytes), à quelques Ptéridophytes, à des Gymnospermes et à de très rares Angiospermes.

Une espèce d'*Anabaena* se développe dans les tissus foliaires d'une petite fougère aquatique, *Azolla*, qui flotte à la surface des mares. Cela explique que les *Azolla*, particulièrement riches en azote fixé, soient utilisés dans certains pays d'Asie tropicale comme engrais vert pour enrichir le sol des jardins et des rizières.

Les représentants du groupe des Cycadophytes (Gymnospermes primitives) ont la possibilité de produire des racines dites «coralloïdes», courtes, très ramifiées, qui poussent vers le haut et sortent du sol : leurs extrémités forment un tapis dense et ras qui entoure la base du tronc. Ces racines, bien différentes des racines absorbantes normales de ces plantes, contiennent des colonies d'*Anabæna* fixatrices d'azote.

Les *Gunnera*, grandes plantes à fleurs des marais de l'hémisphère austral, sont associées à des algues bleues.

Les **mycorhizes**, symbioses entre racines et champignons (de *Mykès* = champignon et de *Rhiza* = racine).

Les racines de nombreuses plantes supérieures peuvent être infestées par des champignons ; certains couvrent la surface des radicelles de leur mycélium ; d'autres pénètrent à l'intérieur des tissus de leur hôte. Le Champignon absorbe des produits carbonés résultant de la photosynthèse assurée par son associé ; inversement il favorise l'absorption hydrique, la nutrition minérale, peut sécréter des hormones nécessaires à la croissance de son hôte, et peut produire des antibiotiques qui renforcent sa résistance aux maladies.

On estime que la plupart des espèces de plantes à fleurs sont susceptibles de porter ainsi des Champignons associés à leurs racines ; les espèces n'en portant pas feraient figure d'exceptions.

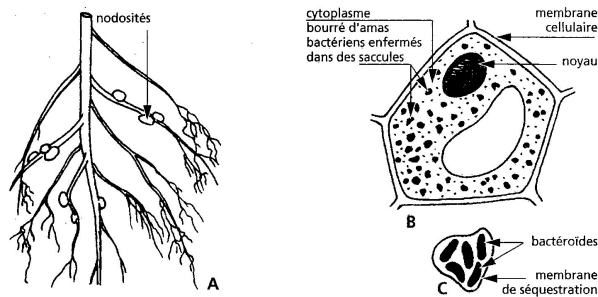


Fig. 39 - Symbiose dans les nodosités des Légumineuses ; relations entre une bactérie fixatrice d'azote et une plante à fleurs : nodosités à *Rhizobium* sur des racines de haricot.

A - Racines d'une jeune plante ; certaines racines sont déformées par des renflements arrondis, les nodosités.

B - Cellule d'une nodosité, infestée par la bactérie.

C - Le *Rhizobium* est enfermé dans des saccules dispersés dans le cytoplasme cellulaire ; ces saccules contiennent quelques bactéroïdes et un pigment rosé, la leghémoglobine. C'est dans cet état que le *Rhizobium* a la faculté de fixer l'azote atmosphérique.

Il est difficile de citer des exemples de plantes à mycorhizes, tant elles sont nombreuses : le trèfle et l'*Eucalyptus*, le pin et le poireau, la pâquerette et l'oranger...

Les mycorhizes sont absentes chez les Cypéracées, les Crucifères, les Saxifragacées par exemple ; il en est de même chez les plantes aquatiques.

Mais il existe aussi des mycorhizes chez des Ptéridophytes et chez des Mousses.

Les racines des *Ophioglossum*, petites fougères à feuille en forme de langue, sont associées à un Champignon.

Le prothalle de *Lycopodium* présente une association de type mycorhizien avec un Champignon, bien qu'il n'ait pas de racines vraies.

De nombreux cas d'associations de ce type sont connus chez les hépatiques (Bryophytes).

Les mycorhizes peuvent être facultatives ou obligatoires.

D'autres plantes, comme les Orchidées, les bruyères, ne peuvent pas vivre en l'absence de leurs champignons commensaux. La graine des Orchidées ne peut germer puis la plantule se développer que si elle est pénétrée par des filaments mycéliens appartenant à l'espèce de Champignon qui lui convient. Ces filaments pénètrent dans les cellules, passant de l'une à l'autre.

Le *Neottia nidus-avis*, Orchidée saprophyte sans chlorophylle, est entièrement nourri par le Champignon qui infeste ses racines. Il en est très probablement de même pour toutes les plantes à fleurs saprophytes : les investigations montrent toujours d'abondants filaments mycéliens circulant dans les cellules. D'un point de vue rigoureux, on pourrait dire que les Angiospermes dites saprophytes sont en réalité parasites de Champignons saprophytes !

Les champignons des mycorhizes peuvent croître dans le sol, indépendamment de l'association avec une plante supérieure, mais beaucoup d'entre eux ne fructifient que s'ils sont connectés aux racines de leur hôte.

La plupart des champignons de nos forêts, les bolets, agarics, lactaires, amanites... établissent des mycorhizes avec les arbres, condition nécessaire à la production de leurs carpophores bien connus.

Certains champignons s'associent à diverses espèces d'arbres, d'autres, à une seule.

La truffe peut vivre, entre autres hôtes, avec le noisetier comme avec différentes espèces de chênes. Le *Boletus luteus*, avec divers Conifères. Mais le *Boletus rufus* ne s'associe qu'au tremble, le *Boletus scaber*, qu'au bouleau.

Les Lichens. Un lichen est un être vivant qui résulte d'une association symbiotique entre un champignon et une algue. L'association aboutit à la création d'un être profondément original.

Les champignons qui participent à ces organisations sont presque tous des *Eumycètes* ; les algues sont des *Cyanophycées* (algues bleues) ou, plus généralement, des *Chlorophycées* (algues vertes). Dans les deux cas, les algues sont unicellulaires ou filamenteuses, et se trouvent enserrées dans les filaments d'un mycélium dense. Le champignon donne au thalle du lichen sa forme caractéristique ; mais il ne se développe en adoptant cette forme que si l'algue est présente (**fig. 40**).

Les espèces de lichens, au nombre de 16 500 environ, correspondent à des espèces de champignons ; une quinzaine d'espèces d'algues seulement interviennent dans ces associations.

Chacun des deux constituants ne peut généralement pas vivre isolé. Le lichen est autotrophe grâce à l'algue qui assure la synthèse des hydrates de carbone (par la photosynthèse). Le champignon contient une réserve d'eau et de sels minéraux qui permet à l'algue de maintenir son métabolisme dans des conditions hostiles ; il lui assure en outre une protection contre la dessiccation par le vent et le soleil.

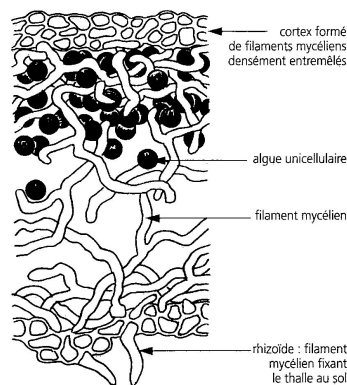
L'algue et le champignon gardent leur propre identité ; l'algue, incluse, constitue dans le lichen une population de petits individus entiers et intacts.

Cependant, l'association de deux espèces précises aboutit à la constitution d'un être original, dont les caractéristiques sont constantes, et différentes de celles des deux

partenaires isolés. La symbiose aboutit à la formation d'*organismes hétérogènes, mais stables* dans leur forme et leur mode de vie ; *on reconnaît dans les lichens des espèces que l'on peut classer taxonomiquement.*

Les lichens se reproduisent par voie végétative, en libérant des fragments de thalle contenant une ou quelques cellules de l'algue enserrées de filaments mycéliens. La reproduction sexuée est celle du champignon ; l'algue reste asexuée. Une nouvelle rencontre algue-champignon doit se produire après chaque épisode de sexualité pour qu'un nouvel individu lichen se reconstitue. Dans certains cas, les spores du champignon sont émises avec des cellules de l'algue, facilitant la reconstitution des individus symbiotiques.

Fig. 40 - Coupe schématique de thalle de lichen. *Le champignon, représenté par des filaments enchevêtrés, donne au thalle sa forme et sa consistance caractéristiques ; il retient l'humidité et les sels minéraux. Les algues sont emprisonnées et protégées dans ce feutrage de filaments ; elles sont surtout nombreuses près de la face supérieure du thalle, où la lumière parvient en abondance, ce qui leur permet une photosynthèse active ; une part des substances résultant de cette photosynthèse est utilisée par le champignon.*



Les lichens présentent une diversité écologique remarquable. Ils occupent essentiellement des endroits impropres à l'installation d'un autre peuplement végétal ; on les trouve sur les pierres, les falaises, les toits, les rochers maritimes exposés aux embruns, les branches des arbres et même sur leurs feuilles, dans les forêts équatoriales ; ils constituent l'essentiel de la végétation dans la toundra arctique, tapissent le sol des forêts froides comme la taïga ; certains sont assez abondants pour stabiliser le sol de semi-déserts. Ils résistent à de longues sécheresses.

Les lichens présentent des possibilités d'adaptation à des conditions de vie extrêmes que leurs constituants ne présentent pas ; l'association symbiotique permet à l'être qui en résulte d'occuper des positions écologiques où les autres végétaux ne peuvent se maintenir.

L'efficacité de l'association dépasse l'adaptabilité écologique : l'être double a un fonctionnement intime original. Les lichens produisent les acides lichéniques, substances dues aux filaments du champignon, mais qui ne sont synthétisées qu'en présence de l'algue ; l'association induit un fonctionnement biochimique différent de celui du même champignon isolé.

Certains lichens ont des thalles foliacés, tendres (au moins quand ils sont humides), ou en forme de petits arbuscules ; d'autres ont des thalles gélatineux, l'algue bleue produisant un mucilage abondant ; d'autres encore ont un thalle dur et coriace ; bon nombre enfin sont incrustés dans les pierres, qu'ils attaquent avec leurs acides lichéniques, et dont il est impossible de les séparer. D'une manière générale, la

croissance des thalles de lichens est lente (moins de 1 cm par an), et on estime à plus de 1 000 ans l'âge de certains thalles de lichens alpins.

Dans le cas des lichens, l'association symbiotique débouche toujours sur des êtres hétérogènes certes, mais autotrophes, quel que soit leur milieu de vie ; il n'y a ni lichens parasites, ni lichens saprophytes.

Diversité des modes de vie et histoire des plantes

Les Cryptogames ont exploré toutes les possibilités de vie, hétérotrophe et autotrophe, manifestant des spécialisations multiples.

Le groupe ancestral, les Procaryotes, contient à lui seul toutes les possibilités trophiques, exploitant de toutes les façons connues les ressources minérales et organiques qui leur sont disponibles. Développé au cours de la première phase du peuplement végétal de la planète, ce groupe a diversifié ses modes de vie tandis que son organisation est restée remarquablement simple.

Les autres groupes de Cryptogames apparus successivement au cours des périodes anciennes sont restreints, chacun, à un registre biologique défini. Ce registre est d'autant plus étroit que les plantes sont plus avancées dans la complexité organique : la diversité des modes de vie est beaucoup plus vaste chez les champignons que chez les Ptéridophytes ou les Bryophytes.

Les premières formations végétales ayant occupé les continents, formées de Ptéridophytes au Primaire puis de Gymnospermes au Secondaire, présentaient très peu de types de métabolismes ; plantes autotrophes ne pratiquant ni le parasitisme ni le saprophytisme, tout au plus avaient-elles peut-être quelques relations symbiotiques avec des végétaux inférieurs. On peut considérer qu'à partir de l'apparition de la cellule les végétaux ont, au contraire de ce que nous avons constaté chez les Procaryotes, évolué dans le sens d'une complexité croissante de leur organisation.

La deuxième phase du peuplement végétal peut se caractériser par une formidable diversification des structures, désormais cellulaires ; les organisations modernes se mettent en place, mais encore incomplètement efficaces ; pendant ce temps, les modes de vie demeurent un peu stéréotypés dans le grand courant des plantes chlorophylliennes. Les végétaux quittent le milieu aquatique mais leur métabolisme est peu varié. Cette stratégie nutritionnelle stable est la seule pratiquée par les plantes les plus complexes, les plus spécialisées, celles qui couvrent le globe terrestre jusqu'à la fin du Secondaire.

L'émergence des Angiospermes n'est pas liée à une caractéristique qui leur serait propre, une caractéristique inconnue chez les végétaux qui les ont précédées, et qui pourrait, à elle seule, justifier leur succès biologique actuel. Si la phase précédente avait été initiée par l'apparition de la cellule, qui a profondément bouleversé les structures biologiques, il ne semble pas qu'un phénomène équivalent ait présidé au grand renouveau végétal que marque l'explosion angiospermienne. Les principales organisations, les fonctionnements essentiels, existaient déjà chez les Gymnospermes. Ils sont devenus plus performants chez les Angiospermes.

Mais parallèlement à ces spécialisations, de détail pourrait-on dire mais de grande efficacité, les Angiospermes développent des modes de vie variés ; des types biologiques adaptés aux écologies les plus diverses et des métabolismes trophiques représentant toutes les sortes connues sauf l'autotrophie à l'égard de l'azote, encore qu'elle soit compensée par des symbioses avec des Procaryotes fixateurs d'azote (voir aussi le *chapitre 8, 1*).

La troisième phase du peuplement végétal paraît caractérisée par une diversification des modes de vie corrélée à une diversification des formes qui constituent un groupe homogène et dynamique, riche de 240 000 espèces.

4 — LES CRYPTOGRAMES : UN PANORAMA D'ESSAIS ÉVOLUTIFS

Évolution de la sexualité : cycle biologique et protection du jeune

La sexualité aboutit à produire les jeunes individus qui vont succéder à la génération présente (voir aussi les *chapitres 9, 1* et *9, 2*). Mais son rôle est plus large, dans la mesure où la recombinaison des génomes partiels peut créer des individus toujours nouveaux et originaux. La variabilité des populations, l'hétérogénéité génétique, les croisements entre individus et populations différents, assurent non seulement la survivance des formes actuelles mais encore l'avenir de la vie.

L'accélération de la diversification des formes de vie et l'amélioration des performances biologiques à partir de l'apparition de la cellule eucaryote sont incontestablement liées à la généralité du phénomène sexuel.

Même dans des groupes où elle n'est pas connue, il faut considérer que la sexualité, sous une forme ou sous une autre, existe ; elle peut échapper à l'observation, en raison de sa discrétion, de la rareté de ses manifestations, de son inhibition dans certaines circonstances, écologiques par exemple.

Étant donnée son importance dans le phénomène de l'évolution, il n'est pas surprenant que la sexualité présente des variantes multiples.

Variation du cycle biologique. Les variations de la sexualité se manifestent dans les multiples expressions du cycle biologique, en particulier chez les algues et les champignons. Les modalités de l'accomplissement du cycle peuvent parfois, comme chez certains champignons, être d'une grande complexité.

L'importance relative de chacune des deux phases, haploïde et diploïde, ou chez les champignons des trois (haploïde, à dicaryons et diploïde), varie. Parmi les végétaux chlorophylliens qui annoncent les plantes à fleurs, les mousses et les fougères présentent deux tendances opposées puisque la plante feuillée des premières est haploïde (**fig. 31**) et celle des secondes, diploïde (**fig. 34**) ; la réduction de la phase haploïde à un minuscule prothalle éphémère, chez les fougères, préfigure la situation observée chez les plantes à fleurs dont la phase diploïde, largement prédominante, mène seule une existence indépendante.

Les tissus vasculaires et les tissus de soutien n'existent que chez les fougères et les plantes à graines ; ces organisations anatomiques permettent le développement de plantes de grande taille sur des terres émergées. Seuls les organismes représentant la phase diploïde de ces plantes possèdent des appareils vasculaires, dont les vaisseaux sont renforcés par des dépôts de lignine, et des tissus de soutien : le prothalle des fougères en est dépourvu, au même titre que les mousses, également haploïdes.

La capsule des mousses terminant le filament sporophytique s'ouvre pour libérer les spores haploïdes qu'elle contient ; cette ouverture résulte de l'écartement de nombreuses valves (les «dents du péristome») qui contiennent de la lignine. Rappelons que cet organe est diploïde (**fig. 31**).

Il semble que la diploïdie s'accompagne d'un potentiel à la fois de diversification tissulaire et morphologique, et d'adaptabilité biologique, qui ne se manifeste pas dans l'haploïdie¹⁸.

Cette multiplicité de variantes peut s'interpréter comme un foisonnement d'essais évolutifs, dont un seul se poursuit dans les plantes à fleurs.

La protection du gamète femelle : l'archégone. Les gamètes femelles, qu'ils soient semblables aux mâles ou non, ne présentent pas d'organisation protectrice particulière chez les Cryptogames inférieurs. Chez les Bryophytes (**fig. 31**) puis les plantes vasculaires (**fig. 34 et 35**), le gamète femelle est inclus dans un archégone, formé à partir de tissu maternel et non issu de la cellule-mère de l'oosphère. Les spermatozoïdes nagent dans l'eau ambiante vers l'archégone où la fécondation a lieu, à l'abri du bouchon mucilagineux qui obture son col, et qu'ils traversent pour atteindre l'oosphère (gamète femelle).

L'archégone assure une protection à l'échelle cellulaire ; mais il est constitué d'un tissu fragile qui ne saurait protéger un jeune embryon en cours de différenciation contre des incidents écologiques tels qu'un dessèchement occasionnel, ni contre des agressions mécaniques ou des prédatations. Le développement de la jeune plante diploïde doit suivre immédiatement la formation du zygote ; sa survie dépend des conditions écologiques régnant dès après la fusion des gamètes.

La protection de l'embryon : la graine. La protection de l'embryon constitue un progrès évolutif décisif, dans la mesure où elle accroît les chances de survie de la jeune plante. La graine assure une protection à une échelle tissulaire ; l'embryon qu'elle contient est à l'abri des variations écologiques, de la dessiccation en particulier, et peut y demeurer en vie latente ; son développement intervient lorsque des conditions favorables se trouvent réalisées.

Caractéristique des Gymnospermes et des Angiospermes, la graine proprement dite est donc absente chez les Cryptogames ; cependant on observe des organisations qui en sont des homologues fonctionnels dans plusieurs groupes.

Parmi les Cryptogames hétérotrophes, certains ont acquis une indépendance à l'égard du milieu aquatique et des accidents écologiques ; il n'est donc pas surprenant que quelques uns produisent des zygotes entourés d'une épaisse paroi protectrice, comme on l'observe chez *Sporodinia* et *Rhizopus* (Mucorales, Eumycota) par exemple. Mais il est difficile de comparer ces zygotes enkystés à des graines ; la protection est assurée par une paroi cellulaire spécialisée et non par un tissu organisé. Cependant, chez certains champignons et certaines algues, le zygote est entouré par un feutrage dense de filaments issus du gamétophyte qui a produit le gamète femelle ; ce tissu protecteur induré, appartenant à la plante-mère et non pas à l'individu-fils contenu dans l'œuf, est déjà presque ce que l'on pourrait appeler une «idée de graine».

C'est parmi les Cryptogames autotrophes que l'on trouve des organes préfigurant la graine des plantes supérieures.

Les Charophytes constituent une petite Division proche des algues vertes. Les algues ne développent aucune protection du jeune individu diploïde, ni du gamète femelle, ni du zygote, ni de l'embryon ; les Charophytes, au contraire, différencient des oogones qui contiennent un zygote en état de latence ; ce sont des organes ovoïdes à paroi indurée, formée de filaments spiralés. Ces plantes ont une biologie strictement aquatique, mais elles peuvent, à l'état de zygote en repos, survivre à un assèchement temporaire. Les Charophytes constituent en quelque sorte un groupe d'algues ayant tenté un essai de graine.

Au Carbonifère (— 340 millions d'années) s'est diversifié un groupe de plantes vasculaires aujourd'hui éteint, les **Ptéridospermées** ; c'étaient encore des fougères, mais qui présentaient déjà des caractères de plantes à fleurs. Les gamètes femelles, dans leurs archégones, étaient inclus dans un organe complexe, un ovule, comparable à ceux des Gymnospermes, entouré d'un tégument résistant ; l'ensemble est très comparable à une graine. Mais cet organe ne contenait pas d'embryon, la fécondation n'intervenant, semble-t-il, qu'après sa chute ; il remplissait alors bien mal son rôle protecteur à l'égard

de la nouvelle génération. Les Ptéridospermées constituent un rameau de Cryptogames vasculaires ayant acquis une «presque graine» ; l'essai n'était peut-être pas très efficace, puisque ces plantes ont rapidement disparu.

Les Cryptogames montrent diverses préfigurations de la graine, mais aucune n'a l'efficacité fonctionnelle de la graine des plantes supérieures, Gymnospermes et Angiospermes.

La conquête des terres émergées : appareil vasculaire et fécondation aérienne

Les Cryptogames n'ont guère quitté le milieu aquatique originel ; à l'exception de formes hétérotrophes qui s'en sont affranchies, ils sont inféodés à la présence, au moins temporaire, d'eau libre.

Les algues vivent, pour la plupart, submergées ; la fécondation a lieu en eau libre. Les espèces à vie aérienne (sur les rochers, les écorces d'arbres...) sont de taille microscopique et subissent les périodes sèches en vie ralentie ; leur sexualité s'accomplit dans des gouttes ou des accumulations plus importantes d'eau qui ne persistent qu'un temps.

Les Bryophytes mènent généralement une vie aérienne ; faute d'une vascularisation, l'hydratation de leurs tissus n'est assurée que dans des conditions écologiques où l'humidité est importante, au moins par périodes ; l'activité biologique est ralentie, voire suspendue si l'hygrométrie est faible. La sexualité est aquatique, la rencontre des gamètes se fait dans une goutte d'eau où nagent les spermatozoïdes.

Les Cryptogames vasculaires sont munis de racines qui puisent l'eau et d'un appareil conducteur grâce auquel les organes de l'individu diploïde sont irrigués par la sève ; le végétal, aérien, peut atteindre une grande taille puisque des tissus de soutien accompagnent la vascularisation ; les premiers arbres furent les fougères, lycopodes, prêles géantes de l'ère primaire. Cependant, l'absorption par les racines et la distribution de la sève ne fonctionnent encore que partiellement : leurs feuilles sont accompagnées de «ligules», surtout développées chez les Lépidodendrales, dont le rôle d'absorption de l'eau pluviale est attesté par les vaisseaux connectés à l'appareil conducteur général (voir aussi au *chapitre 7, 3*).

Par ailleurs, et bien que la vie de ces plantes soit plus ou moins libérée du milieu aquatique, leur sexualité se déroule encore dans l'eau. L'individu haploïde, petit prothalle non vascularisé, exige des conditions très humides ; les gamètes mâles circulent dans un film d'eau libre couvrant le prothalle. Le jeune individu diploïde, dénué de protection, doit se développer sans latence et ne peut donc s'implanter que dans des biotopes où l'eau est abondante au moins temporairement. L'indépendance relative à l'égard du milieu aquatique, acquise par la vascularisation, ne peut être complètement mise à profit. Seules les plantes à graines, dont la sexualité est aérienne, pourront occuper les terres dans leur entier.

On voit, chez les Cryptogames, diverses tentatives de colonisation des milieux émergés, mais aucun n'aboutit à des plantes susceptibles d'accomplir leur cycle entier hors de l'eau.

Multiplés essais et voies d'avenir

Les grandes Divisions énumérées plus haut sont très inégales en nombre de représentants. On considère que les Cryptogames comptent environ 100 000 espèces réparties en vingt-et-une Divisions. Parmi les plantes à graines, les Gymnospermes, qui ne totalisent environ que 600 espèces, comptent quatre Divisions ; les Angiospermes, Division unique, en comptent environ 240 000. Les groupes les plus nombreux sont ceux

qui manifestent, à l'époque actuelle, un fort dynamisme biologique ; parmi les Divisions anciennes, certaines sont encore dynamiques (comme celles constituant les algues ou les champignons), mais d'autres (comme les Charophytes, les Ginkgophytes ou des Cycadophytes) représentent des phylums en voie d'épuisement. La modernité et la diversité des Angiospermes démontrent leur dynamisme.

Les Angiospermes représentent une unité homogène, forte de plus du tiers des espèces végétales. Les chiffres montrent, au contraire, chez les Cryptogames, une hétérogénéité profonde qu'il faut rapprocher de leur ancienneté ; le temps pendant lequel leur évolution s'est poursuivie a permis des différenciations multiples, des spécialisations dans différentes directions, dont certaines seulement se révèlent être «dans le sens de l'évolution», c'est-à-dire dans le sens du succès biologique objectivement observé.

Le rapide survol qui précède a mis en évidence des essais évolutifs plus ou moins réussis, dans des domaines variés. Ces essais évolutifs, générateurs d'une grande diversité, se traduisent par la distinction d'unités taxonomiques profondément dissemblables, artificiellement assemblées sous le vocable pratique de «Cryptogames». Dans les classifications modernes, on tend actuellement à distinguer cinq Règnes basés sur les profondes différences qui séparent les groupes taxonomiques. Ces Règnes sont les Procaryotes, les Protistes, les Champignons, les Animaux et les Eucaryotes chlorophylliens.

La voie de l'hétérotrophie, évidemment secondaire à l'autotrophie chez les êtres cellulaires, montre des spécialisations extrêmement poussées. L'autotrophie, chez les Cryptogames, revêt des formes diverses ; une seule d'entre elles se prolonge dans les plantes supérieures. De même les modalités de la sexualité s'interprètent comme des tentatives multiples dont une seule se poursuit dans les plantes à fleurs.

Les plantes à fleurs ont pu couvrir les terres émergées, même les plus hostiles, qu'elles partagent avec les lichens ; par leur autotrophie et leur grand développement, elles y assurent pratiquement seules les conditions permettant la vie animale.

CHAPITRE 6

Les grandes lignes de l'évolution des Gymnospermes



1 — HISTOIRE DES GYMNOSPERMES

Différents groupes issus de fougères expérimentèrent, dès l'ère primaire, de nouveaux modes de vie : ils s'implantaient sur les terres émergées. Leurs organisations permettaient une indépendance de plus en plus grande vis-à-vis de l'eau, qui cessa d'être le seul milieu où s'accomplissait la sexualité ; parallèlement, apparaissaient des structures protectrices entourant les embryons.

Certains de ces groupes constituent des essais, disparus sans descendance, comme les *Ptéridospermées* par exemple (ces plantes avaient un appareil végétatif de fougères et produisaient cependant des graines). Mais les Gymnospermes, peut être plus efficaces dans le cadre de cette biologie terrestre et aérienne, devaient avoir un riche avenir et parvenir jusqu'à nous.

Apparues voici environ 350 millions d'années, les Gymnospermes jouèrent un rôle discret pendant l'ère primaire ; elles ne devinrent prépondérantes qu'après le désastre permien à la fin du primaire, qui fit définitivement disparaître les forêts de fougères (il y a environ 250 millions d'années). Pendant l'ère secondaire, les Gymnospermes prirent progressivement possession des terres émergées et, au début du Crétacé (- 135 millions d'années), elles dominaient tous les milieux aériens.

Elles constituaient des forêts dans lesquelles se juxtaposaient de très nombreuses espèces ; c'était un foisonnement d'arbres,

adaptés à des milieux divers, différenciés en groupes nombreux. Mais cette végétation de Gymnospermes, malgré sa variété, ne comportait pas de petites plantes, pas d'herbes à vie brève ni à racines ténues ; les Gymnospermes ne pouvaient pas coloniser les milieux les moins favorables à la vie végétale tels que les rochers dénudés, les falaises battues par les vents ou les sols mouvants.

Malgré un succès biologique certain, marqué par une progression de la vie végétale à l'écart des lieux humides, les Gymnospermes déclinèrent avant la fin du Crétacé (voici environ 80 millions d'années). Dès le début de l'ère tertiaire (-65 millions d'années), elles s'effaçaient devant les Angiospermes, arbres et herbes qui dominent actuellement les terres et qui occupent efficacement bien des biotopes où les Gymnospermes n'avaient pu s'implanter (**fig. 41**).

Les Gymnospermes actuelles ne représentent que de rares groupes et donnent une image appauvrie de la riche végétation de l'ère secondaire. Mais il serait faux de les considérer tous comme des fossiles vivants. Si le *Ginkgo* n'a probablement guère changé depuis le Secondaire, il n'en est pas de même pour toutes les autres Gymnospermes actuelles ; les *Coniférophytes* (nos pins par exemple), sont bien issus de formes anciennes, mais leur évolution s'est poursuivie ; on doit considérer que nos espèces de pins, pour ne citer qu'elles, résultent de différenciations relativement modernes.

2 — ORIGINALITÉ DES GYMnosPERMES PAR RAPPORT AUX CRYPTOgAMES

Les Gymnospermes marquent un progrès décisif par rapport aux Cryptogames vasculaires en ce que :

- leur appareil vasculaire s'intègre dans un tissu complexe, le bois ;
- leur sexualité est aérienne, la rencontre des sexes n'est plus dépendante de la présence d'eau libre ;
- l'embryon est protégé dans une graine.

Organisation générale des Gymnospermes

Les Gymnospermes sont toutes des arbres (ou au moins des arbustes ou des lianes), c'est-à-dire des êtres de grande taille et à vie longue, qui développent un appareil aérien volumineux avant d'être aptes à se reproduire et dont la stratégie vitale s'oppose à celle des herbes qui, elles, sont de petites plantes fugaces, pullulantes, qui disparaissent et réapparaissent en fonction des contraintes saisonnières.

Quelques représentants bien connus du groupe des Gymnospermes : les pins, sapins, épicéas, cèdres, mélèzes... dont les fructifications ¹⁹ sont des cônes (pommes de pins) et les feuilles, des organes minces et rigides (on les appelle aiguilles) ; mais les fruits de l'if, du genévrier, du *Ginkgo* ne sont pas des cônes, et ressembleraient plutôt à des cerises ou des prunelles ; les feuilles du *Ginkgo*, des *Podocarpus*, des *Agathis*, sont larges et planes. Les *Thuja*, cyprès, *Chamaecyparis*, de nombreux genévriers, ont des feuilles petites, réduites à des écailles recouvrant les rameaux ; toutefois, lorsqu'ils sont jeunes, leurs feuilles sont en aiguilles : les individus juvéniles apparaissent alors très différents des adultes ; le stade juvénile peut durer, selon les cas, de quelques mois à plusieurs années.

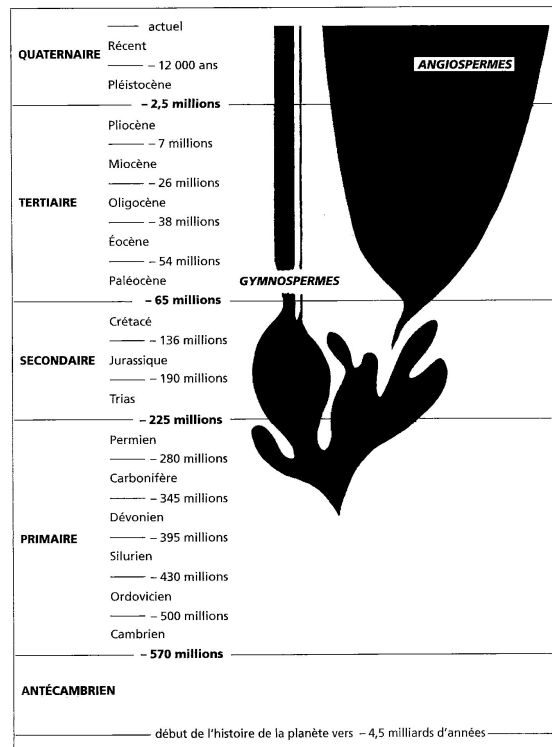


Fig. 41 - Les plantes à sexualité aérienne dans l'histoire de la Terre. Les Gymnospermes, arbres dont les graines sont exposées à l'air libre, ont dominé la végétation des terres émergées pendant l'ère secondaire ; elles étaient plus nombreuses et plus diversifiées qu'actuellement, quelques lignées seulement ont survécu jusqu'à notre époque, parmi lesquelles seul le groupe des Conifères semble bien adapté aux conditions du monde moderne. Le Ginkgo ou les Cycas apparaissent comme des formes résiduelles qui traversent le temps à peu près sans se modifier ni se diversifier. Apparues plus tardivement, les Angiospermes (arbres et herbes à graines protégées dans des fruits) les ont largement supplantées dès le début du Tertiaire et constituent presque entièrement la végétation actuelle.

Beaucoup de Gymnospermes produisent des résines (la térébenthine est la résine de pin purifiée) et sont aromatiques ; corrélativement, la plupart sont toxiques.

Le tronc et le bois

Le tronc d'arbre

C'est une organisation complexe qui assure plusieurs fonctions :

- *Le transport de la sève* sur de longues distances ; l'arbre peut atteindre une grande taille et la sève doit être acheminée d'une extrémité à l'autre de l'organisme.

Les *Sequoia* sont parmi les plus grands végétaux terrestres, le plus grand connu mesure 112 m. Mais on a signalé en Australie un *Eucalyptus* (c'est une Angiosperme et non pas une Gymnosperme) qui mesurait 120 m lorsqu'on l'a abattu en 1905.

- *La rigidité*, la résistance mécanique et l'équilibre des arbres, organismes dressés et colossaux dont la masse est considérable ;

- *La longévité* des arbres, grâce à son mode de fonctionnement et d'accroissement.

On trouve dans un tronc d'arbre des tissus profondément différenciés, qui assurent des rôles spécialisés (**fig. 42**).

Le tronc est parcouru par un double courant de sève : la *sève brute*, qui résulte de l'absorption d'eau et de sels minéraux pratiquée par les racines, monte vers les feuilles ; tandis que la *sève élaborée*, qui contient les produits du métabolisme de la plante et en particulier ceux qui résultent de la photosynthèse, descend des feuilles vers les racines.

La *sève brute circule dans le bois* (ou *xylème*) et la *sève élaborée, dans le liber* (ou *phloème*) ; ce dernier est un tissu fragile, perpétuellement renouvelé, qui entoure le bois.

Le bois et le phloème se différencient à partir de nouvelles cellules issues, par division, d'une couche spéciale, peu épaisse, formant un cylindre externe au bois, appelée *cambium*. Le tissu cambial produit des jeunes cellules sur ses deux faces ; à sa face interne, les cellules se différencient en bois (voir **fig. 71** et **72**) ; à sa face externe, elles se différencient en phloème. Les tissus conducteurs, dont l'ensemble forme *l'appareil vasculaire*, se renouvellent rapidement grâce à l'activité de ce *cambium cribro-vasculaire*.

L'ensemble [bois + phloème] est recouvert des tissus corticaux, dans lesquels il faut distinguer l'écorce interne, vivante, métaboliquement active, et l'écorce externe, imperméable et isolante, liégeuse, dont les cellules meurent rapidement.

Les *deux écorces* se différencient à partir d'un *cambium cortical*, externe au premier cambium ; il produit l'écorce interne vivante sur sa face interne, et l'écorce imperméable sur sa face externe (voir [fig. 77](#)).

Le fonctionnement de ces deux cambiums concentriques assure l'épaississement du tronc au fur et à mesure de l'allongement des branches de l'arbre et de l'augmentation de la surface foliaire totale (voir [fig. 74](#)) ; il assure également le renouvellement constant des tissus actifs, formés de cellules jeunes à métabolisme élevé. Le tronc d'un arbre est un organe *intensément vivant*, organisé pour fonctionner longtemps.

Le bois

Il constitue le matériau massif des troncs et des branches d'arbres, à l'exclusion de leurs enveloppes périphériques.

Le bois est un tissu rigide, très différencié, appelé *secondaire* par les anatomistes végétaux. Il comprend ([fig. 42](#) et [43](#)) :

- les éléments vasculaires, trachéides ou vaisseaux selon le cas ;
- un tissu de soutien ;
- les rayons médullaires.

La sève brute (ou ascendante) circule dans des cellules allongées (dans le même sens que la tige) dont les parois sont perforées et imprégnées de lignine imperméable ; elles n'ont plus de contenu cellulaire, elles sont donc mortes au terme d'une profonde différenciation. Chez les Gymnospermes les parois cellulaires transversales, perforées, persistent ; ces éléments vasculaires cloisonnés sont appelés des *trachéides* ([fig. 43](#)) (voir chapitre 7, 3).

Les éléments vasculaires sont entourés d'un tissu dont les cellules ont leurs parois également lignifiées : c'est un *tissu de*

soutien, rigide et résistant, qui assure au bois ses propriétés mécaniques.

Outre les tissus lignifiés dont les cellules sont mortes, le bois comprend des rangées radiales de cellules vivantes, qui assurent l'activité biologique de l'ensemble ; ces rangées sont appelées *rayons médullaires* (ou *faisceaux médullaires*). Ces cellules vivantes assurent le transport des substances nutritives et des assimilats vers les tissus profonds ; les rayons médullaires sont accompagnés d'éléments vasculaires qui acheminent l'eau dans le sens radial ; ils comprennent en outre des lacunes intercellulaires contenant de l'air, grâce auxquelles la respiration des tissus internes du tronc est possible. Enfin, les cellules des rayons médullaires sont souvent gorgées de réserves glucidiques et lipidiques.

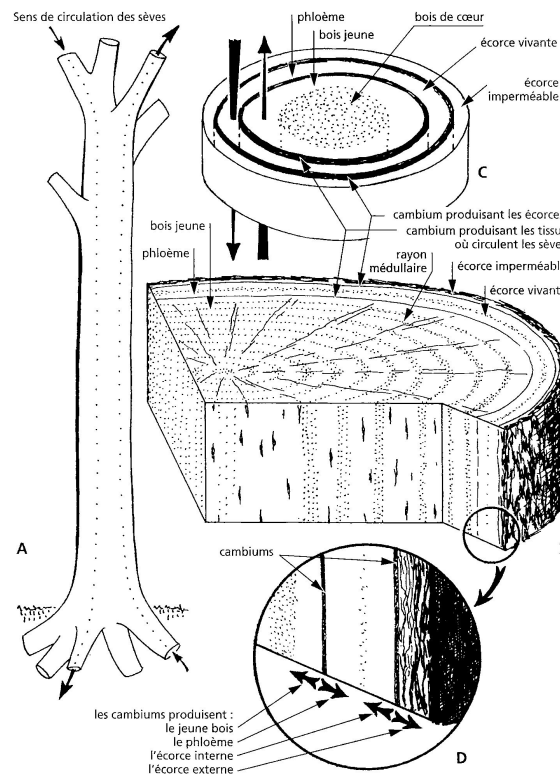


Fig. 42 - Le tronc d'arbre.

*A - Le tronc, appareil conducteur des sèves, assure la connection entre les feuilles aériennes et les racines souterraines. Deux courants de sèves y circulent en sens inverses : la sève **ascendante** ou **sève brute**, qui monte des racines et achemine vers la frondaison les substances provenant du sol ; la sève **descendante** ou **sève élaborée**, qui*

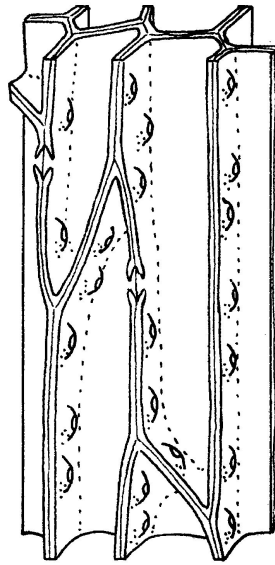
descend des feuilles où ont été synthétisées les substances qu'elle achemine vers les racines. Le tronc assure également un rôle mécanique de soutien et un rôle d'organe de réserve par la masse importante de substances inactives qu'il représente.

B - Coupe transversale dans un tronc d'arbre. La plus grande partie est constituée de **bois** dont la zone périphérique seule, jeune, est conductrice : la sève ascendante y circule. Le vieux bois (bois de cœur) n'est plus qu'un tissu inerte, les vaisseaux qu'il contient sont obturés. Noter : — les anneaux d'accroissement annuels ; — les rayons médullaires, bandes de tissu vivant rayonnant dans la masse de bois (le bois est formé de cellules mortes). Autour du bois se succèdent des couches concentriques : le **phloème**, conducteur de la sève descendante ; **l'écorce vivante** ; **l'écorce subérisée** (liègeuse), imperméable et protectrice, dont les cellules sont mortes.

C - Schéma d'une tranche de tronc d'arbre montrant : — la position relative des divers tissus qui le constituent ; — le sens de circulation des sèves dans les tissus conducteurs (indiqué par les flèches) ; — la position des deux **cambiums** (en traits épais), qui produisent des tissus neufs sur leurs deux faces.

D - Détail de la partie périphérique d'un tronc, montrant - les deux cambiums responsables de l'accroissement de son diamètre — le sens de différenciation des tissus qu'ils produisent.

Fig. 43 - Les trachéides font partie du tissu conducteur du bois des **Gymnospermes** ; il est constitué de cellules allongées, très spécialisées et mortes ; leurs parois sont tapissées intérieurement d'un dépôt de lignine, imperméable et rigide, perforé de pores. Elles sont disposées en files longitudinales et restent séparées les unes des autres par leurs cloisons transversales : la sève circule de logette en logette et non pas dans des tubes continus ; ces cellules conductrices sont appelées des **trachéides**, que l'on oppose aux vaisseaux, non cloisonnés, caractéristiques des **Angiospermes**.



Par le fonctionnement du cambium, de nouvelles couches de bois se superposent aux anciennes, en cylindres concentriques ; le bois le plus ancien est au centre du tronc, et le plus récent, vers sa périphérie.

La section transversale d'un tronc montre des *anneaux concentriques* qui marquent l'*accroissement annuel* de son épaisseur ; chaque année, se forme au printemps une couche claire de bois poreux, comportant des éléments vasculaires de grande taille ; en été, période chaude et sèche où la croissance de l'arbre est plus faible, se forme à sa suite une couche peu épaisse, plus sombre et plus dense, dont les éléments vasculaires sont plus petits. Dans les pays tropicaux à saison sèche marquée, les anneaux d'accroissement sont également annuels, et à la saison sèche correspond une zone étroite et dense ; en climat équatorial où le climat est également favorable toute l'année, les anneaux d'accroissement, quand ils existent, ne correspondent généralement pas à des cycles annuels.

Seul le bois jeune est conducteur. Après un certain temps de fonctionnement, les éléments conducteurs s'obturent, se chargent de résines et de tanins, et le tissu induré n'assure plus qu'un rôle de soutien mécanique de l'ensemble ; c'est le *bois de cœur*, dur et plus ou moins imperméable. Le bois récent, conducteur de sève, constitue un cylindre entourant le cœur ; c'est l'*aubier*, plus clair, plus tendre, plus poreux.

L'épaisseur de la couche d'aubier reste à peu près constante, mais l'accroissement en diamètre du tronc entraîne, d'année en année, une augmentation du volume du bois jeune (et conducteur de sève), et donc une augmentation de la capacité de transport de sève. De ce fait, l'alimentation de frondaisons de plus en plus développées reste possible. Le mode de fonctionnement du bois permet à l'arbre de se développer pendant de nombreuses années et d'acquérir une grande taille.

Cette organisation très spécialisée se révèle d'une grande efficacité dans le cadre de la vie aérienne, et (exception faite des *Isoëtes* et des *Botrychium*) elle ne se rencontre que chez les plantes «supérieures», Gymnospermes et Angiospermes. Cependant, au Carbonifère, quelques grandes fougères (les *Lepidodendron* par exemple) avaient déjà une structure analogue ; leur tronc contenait un bois dont le diamètre s'accroissait par le fonctionnement d'un cambium. Mais ce cambium étant situé près du centre du tronc, le bois n'occupait qu'un étroit cylindre au milieu du tronc, et l'accroissement de son volume était lent ; on peut imaginer que l'augmentation du volume de bois fonctionnel n'étant pas assez rapide, un déséquilibre entre le développement de l'appareil aérien et sa nutrition pouvait s'installer. Ces essais d'organisation de type «bois» chez les Cryptogames restèrent presque sans descendance, et nos fougères arborescentes actuelles, démunies de cambium, ne produisent pas de bois ; leur faux tronc ne s'accroît pas en épaisseur, il conserve le même diamètre sa vie durant ; cependant, des racines aériennes courent, enchevêtrées et étroitement appliquées, à sa surface et leur nombre plus ou moins grand peut donner l'illusion d'un diamètre variable de la tige dressée.

Les seules Ptéridophytes actuelles munies d'un cambium sont les *Isoëtes* et les *Botrychium* , deux genres qui ne sont plus représentés que par de très petites herbes !

La sexualité des Gymnospermes

Dans l'histoire des plantes, les Gymnospermes sont les premières à présenter une sexualité indépendante de l'eau. Les

gamétophytes mâles et femelles sont produits dans des appareils sexuels nus portés par des écailles souvent assemblées. Ces appareils sexuels sont des *étamines* (organes mâles ; contrairement aux étamines des Angiospermes, elles n'ont pas de filet ; ce sont en fait des sporanges mâles, qu'on appellerait microsporangies chez les Cryptogames) et des *ovules* (organes femelles ; ils contiennent des archégones, équivalents de sporanges femelles qu'on appellerait macrosporangies chez les Cryptogames). La rencontre des sexes a lieu dans le milieu aérien : fonctionnellement, ces appareils sont déjà des fleurs.

Cependant, ces assemblages d'organes sexuels ne sont que les préfigurations des fleurs d'Angiospermes, qui elles, ont une organisation complexe permettant la protection des pièces reproductrices, et favorisant la rencontre des sexes. Ils sont ici isolés ou groupés en «cônes», mais toujours unisexués ; l'appareil floral hermaphrodite n'existe pas chez les Gymnospermes.

Certains arbres portent, séparément, les deux sortes d'organes sexuels et chaque individu est alors hermaphrodite ; c'est le cas des pins, mélèzes, épicéas, par exemple, qui produisent simultanément des cônes mâle et des cônes femelles. Chez de nombreuses espèces, au contraire, les individus sont unisexués : chaque individu de genévrier, d'if, ne porte qu'un seul sexe ; dans une population naturelle, il y a des genévriers mâles et des genévriers femelles.

La reproduction du pin : histoire d'une pomme de pin (voir [fig. 44](#) et [45](#))

Tous les pins (il y en a une centaine d'espèces) sont évidemment des arbres, mais certains restent petits et buissonnants (*Pinus mugo*), tandis que d'autres figurent parmi les êtres actuels ayant la plus grande longévité (*Pinus longæva*, de Californie, est un arbre puissant et tortueux qui atteint l'âge de 5 000 ans !). Ils se reproduisent par *graines* : chacune d'elles, à maturité, contient un *embryon* en vie latente, susceptible de se développer si les conditions le permettent ; on dit que la graine *germe* lorsque cet embryon

s'accroît, sort de son enveloppe, s'implante dans le sol et acquiert une vie autonome.

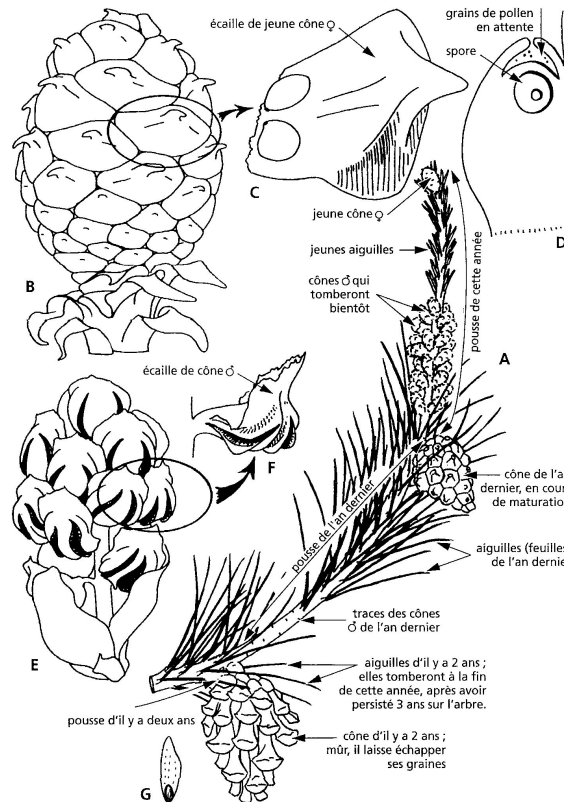


Fig. 44 - A - Rythme de la fécondation et de la fructification chez le pin. Rameau de pin (*Pinus sylvestris*) au mois de mai. Il porte simultanément

- les cônes mâles et femelles au stade de la floraison ;
- les cônes femelles de l'an dernier, encore immatures ;
- les cônes femelles d'il y a deux ans, mûrs.

Les phénomènes sexuels qui aboutissent à la production de graines mûres s'échelonnent, selon les espèces, sur deux ou trois années.

La pomme de pin sylvestre, *Pinus sylvestris*, est le cône femelle de l'arbre.

Avril-mai, cette année - Les jeunes rameaux commencent à se développer ; ils portent des cônes mâles latéraux, et un (ou deux) cônes femelles à leur sommet.

Le *cône mâle* est formé d'écailles à aspect de papier de soie ; sous chacune d'elles, se trouve une *étamine*

représentée par une anthère à deux loges dans laquelle s'élaborent des cellules ayant valeur de *spores* (haploïdes); celles-ci se différencient en *grains de pollen*, entourés d'une enveloppe rigide et hydrofuge, et munis de deux ballonnets remplis d'air leur permettant d'être emportés par le vent (**fig. 44**).

Le grain de pollen représente le gamétophyte mâle, individu haploïde indépendant (**fig. 45**).

Le *cône femelle*, rose violacé, haut d'un centimètre, est constitué d'écailles charnues ; chacune porte, à sa face supérieure, deux *ovules nus*, qui contiennent chacun une cellule haploïde, homologue d'une *spore*, incluse dans les tissus protecteurs (diploïdes) de l'ovule (**fig. 44 et 45**).

Des grains de pollen, apportés par le vent, pénètrent par le *micropyle*, orifice de l'ovule, et s'accumulent dans la chambre sous-micropylaire. Mais la fécondation ne peut s'effectuer puisque les gamètes ne sont pas encore différenciés (**fig. 45**).

Au cours de cette année, dans les mois suivants - Les cônes mâles se sont desséchés et sont tombés aussitôt le pollen dispersé. Les cônes femelles grossissent et verdissent ; une lente maturation se produit à l'intérieur.

Le pollen reste dans la chambre sous-micropylaire, à l'intérieur de l'ovule. Pendant ce temps, les gamétophytes mâles (dans le pollen contenu dans la chambre sous-micropylaire) et femelles (dans les ovules), individus haploïdes ayant la même valeur que les prothalles des fougères, s'édifient lentement côte à côte.

Le *gamétophyte femelle* est un organisme haploïde inclus dans les tissus maternels (diploïdes) ; il se présente sous la forme d'un massif de cellules issu d'une cellule initiale (*spore*). Au sein de ce tissu haploïde se différencient des *archégones* dont le col

s'ouvre au pôle micropylaire ; chacun contient un gamète femelle, l'*oosphère* (**fig. 45**).

Le *gamétophyte mâle* se développe dans le grain de pollen où, par divisions, apparaissent quelques cellules (pour la plupart appelées à dégénérer rapidement) représentant l'organisme haploïde mâle. Ce gamétophyte est finalement représenté par une masse cytoplasmique à deux noyaux (c'est en fait deux cellules dont le cytoplasme est indivis) qu'on appelle *cellule végétative*. Elle contient une *cellule spermatogène* qui, par division, donnera deux *spermatozoïdes* inclus dans le cytoplasme végétatif (**fig. 45**).

B & C - Jeune cône femelle de l'année ; ses écailles (**C**) portent deux ovules à leur face supérieure.

D - Coupe schématique d'un ovule montrant la grosse cellule haploïde (spore) qui donnera, en se divisant de multiples fois, le gamétophyte femelle.

E & F - Cône mâle ; ses écailles (**F**) portent, à leur face inférieure, deux loges d'anthère qui contiennent le pollen. Les cônes mâles se dessèchent et tombent dès que le pollen qu'ils produisent est dispersé : ils ne persistent que quelques semaines sur l'arbre.

G - Graine ailée qui se détache, à maturité, de l'écaille d'un cône femelle (devenu une «pomme de pin») vieux de deux ans.

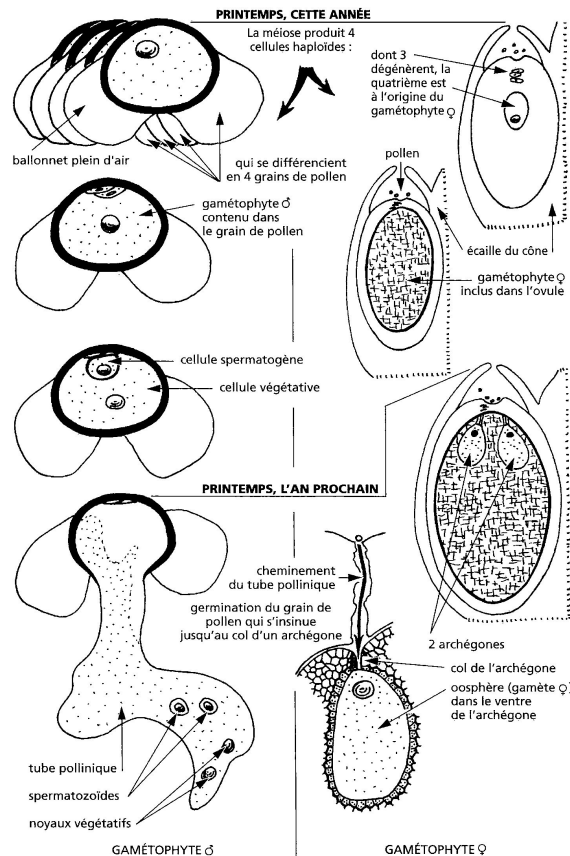


Fig. 45 - Gamétophytes et gamètes de pin (schématisques).

A gauche, le pollen (gamétophyte mâle). Dans l'étamine, chaque cellule-mère du pollen subit une méiose au terme de laquelle elle produit quatre cellules haploïdes qui se différencient en quatre grains de pollen, petits organismes grands de quelques dizaines de μm . A l'intérieur de chaque grain de pollen se développe un gamétophyte (issu de divisions cellulaires indiquées par un double trait transversal) constitué de quatre cellules dont deux dégénèrent. Un an plus tard, la cellule spermatogène se divise, produisant deux spermatozoïdes.

A droite, le gamétophyte femelle contenu dans l'ovule. Au terme de la méiose, la cellule-mère donne quatre cellules haploïdes, trois petites destinées à dégénérer et une très grande cellule, l'oospore. Cette grande cellule se multiplie activement et produit un tissu haploïde, le gamétophyte, dont la taille est de l'ordre du mm, inclus dans l'ovule. Un an plus tard, des archégonies se différencient dans le gamétophyte. Chaque archégone contient dans son ventre une très grosse cellule, l'oosphère, gamète femelle.

Les grains de pollen restent dans la chambre sous-micropylaire ; ils germent, produisant un long tube pollinique qui pénètre, par le col de l'archégone, jusqu'à l'oosphère ; les spermatozoïdes, non mobiles, parviennent ainsi dans le tube pollinique jusqu'au contact du gamète femelle.

L'an prochain, au printemps - Le cône femelle est désormais vert, dur, et haut de 2 cm environ. Les ovules qu'il contient se sont développés et ressemblent déjà à des graines immatures, bien qu'ils ne contiennent pas encore d'embryons : la fécondation n'ayant toujours pas eu lieu, les ovules ne sont pas encore devenus des graines. Les gamètes sont enfin fonctionnels. Le *tube* produit par le grain de pollen pénètre jusqu'au *col* d'un archégone dans lequel s'engagent les spermatozoïdes ; *la fécondation s'effectue* (**fig. 45**).

Au cours de l'an prochain, pendant l'été - Le cône femelle grossit et se lignifie de plus en plus.

A la base de chaque écaille s'édifient deux *graines* (au sens strict, puisqu'elles contiennent désormais chacune un *embryon* issu d'une fécondation). Une grande aile membraneuse se développe sur la graine (**fig. 46**).

A l'intérieur, l'embryon se développe : sa première *racine* et ses premières feuilles (*cotylédons*) se différencient ; il est entouré des tissus du gamétophyte dans les cellules desquels s'accumulent des réserves qui permettront son développement au début de la germination, avant qu'il soit en mesure d'assurer seul sa nutrition (**fig. 46**).

Les graines mûres commencent à se détacher à l'automne, et sont emportées par le vent grâce à leur aile ; même lorsqu'elles sont tombées au sol, les embryons demeurent en vie latente, en attente de conditions favorables.

Au troisième printemps - La dispersion des graines s'achève. Le cône, vide et sec, tombe. Les graines

ayant passé quelques semaines au sol peuvent déjà germer : un nouvel arbre s'implante, généralement loin du premier.

La graine (fig. 46)

C'est une structure qui contient *un embryon et des réserves* ; à maturité, *elle se sépare* de l'arbre qui la porte.

La graine assure plusieurs fonctions :

- *Le transport* de l'embryon à l'écart de l'arbre-mère qui, ainsi, n'entravera pas le développement de l'arbre-fils.

Cette fonction est capitale chez des êtres qui vivent ancrés au sol : au stade de la graine, l'individu embryonnaire, doué d'une mobilité passive, échappe à l'immobilité végétale. Chez le pin, l'aile de la graine, offerte au vent, est l'instrument de la mobilité de l'embryon (**fig. 46**).

- *La protection* du jeune contre les vicissitudes climatiques, les chocs, les prédateurs, les microorganismes de la décomposition ; les graines sont généralement entourées d'un tégument dur, ligneux, imperméable.

- *La nutrition* de l'embryon, permettant l'accroissement de son activité métabolique, au début de la germination ; les réserves contenues dans la graine permettent le développement de la jeune plante, avant qu'elle puisse assurer seule sa nutrition.

La graine est caractéristique des plantes que l'on a parfois groupées sous le nom de *Spermatophytes* (de *Sperma* = graine, «plantes à graines»), qui réunissent les Gymnospermes (de *gymnos* = nu, «graines nues») et les Angiospermes (de *Angeion* = récipient, «graines dans un récipient»).

Cependant, la graine était déjà apparue, dès le milieu du Primaire (au Dévonien), chez des fougères, les *Pteridospermophytes*, qui disparurent rapidement sans descendance. Bien avant, chez les Charophytes, le jeune embryon, nous l'avons vu, était protégé dans une structure que l'on peut comparer à une préfiguration de la graine. Et chez un bon nombre de Champignons et d'Algues, le zygote est

entouré d'un feutrage dense et résistant de filaments issus de l'organisme maternel.

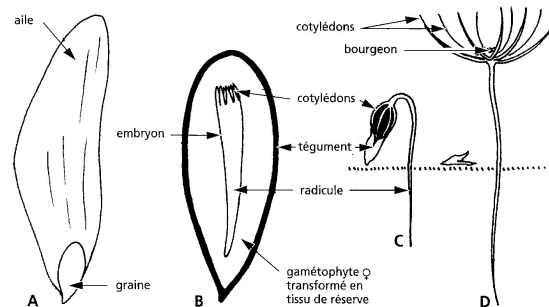


Fig. 46 - La graine du pin et sa germination.

A - La graine porte une aile membraneuse qui lui permet d'être emportée par le vent.

B - Coupe longitudinale de graine mûre. L'embryon est en vie latente ; ses principaux organes sont déjà différenciés : il comprend une première racine (radicule), les premières feuilles (cotylédons) et un bourgeon. L'embryon est noyé dans un tissu haploïde bourré de réserves, l'endosperme, résultant de la différenciation du gamétophyte.

C - Début de la germination. L'embryon s'accroît en consommant les substances de réserve contenues dans l'endosperme qui l'entourait ; il se dégage du tégument coriace de la graine.

D - Jeune plantule. Elle assure désormais seule sa subsistance. Le bourgeon est à l'origine de tout l'appareil aérien de l'arbre futur (tronc, branches, aiguilles, cônes) ; la radicule est à l'origine de tout l'appareil souterrain (racines).

On voit que la tendance à réaliser un appareil protecteur et transporteur autour de l'embryon s'est manifestée à diverses reprises ; mais le succès fonctionnel de la graine ne s'est imposé que progressivement, au fur et à mesure de l'acquisition des caractéristiques les plus spécifiques et les plus performantes de cet appareil.

Plusieurs particularités caractérisent la graine typique :

- la fécondation a lieu sur la plante-mère, juste après la pollinisation ;

- le développement du fruit et de la graine qu'il contient est sous la dépendance de la fécondation, par action hormonale ;
- après la fécondation, l'embryon se développe jusqu'à un stade auquel il entre en vie latente ; tous les tissus de la graine, y compris ceux de l'embryon, se déshydratent plus ou moins ; la plantule sortira de cet état de repos lorsque les conditions permettront la germination.

La graine des Angiospermes répond généralement à cette définition.

Il n'en est pas de même de celle des Gymnospermes, chez lesquelles on remarque que :

- la fécondation ne suit pas directement la pénétration du pollen dans la chambre sous-micropylaire de l'ovule ; elle ne s'opère qu'après un temps long généralement de plusieurs mois, pendant lequel les gamétophytes se différencient ;
- le développement de la future graine commence bien avant la fécondation, et indépendamment de la présence de pollen vivant dans l'ovule. Les réserves nutritionnelles de la graine s'accumulent dans les tissus haploïdes du gamétophyte femelle très précocement ; même en l'absence de fécondation, l'arbre constitue ces réserves qui seront alors inutiles et perdues puisqu'aucun embryon ne se formera.
- la période de vie ralentie de l'embryon dans la graine, qui lui permet une meilleure résistance aux conditions défavorables, ne s'observe pas chez toutes les Gymnospermes ; chez les formes les plus primitives de la flore actuelle, telles que les Cycadacées et le *Ginkgo*, l'embryon doit se développer continuellement, sans attendre : la graine vraie n'est alors pas réalisée ; on ne peut parler chez ces plantes que d'ovules et non de graines.

Remarque

L'alternance des générations, caractéristique de la sexualité végétale, s'observe donc chez les Gymnospermes comme chez les Cryptogames : le gamétophyte femelle contient des archégones, et le spermatozoïde est une cellule complète avec membrane, cytoplasme et noyau, certains étant même ciliés chez les formes les plus primitives.

Mais la génération haploïde a une existence discrète puisque le gamétophyte mâle est contenu dans le grain de pollen, et le gamétophyte femelle, inclus dans les tissus de l'ovule ; cette réalité n'est d'ailleurs connue que depuis les années 1880, date à laquelle l'unité fondamentale de la sexualité végétale (supposée pourtant trente ans auparavant) a pu être montrée. Ainsi, malgré les nombreuses modalités observées, les pins, cèdres et sapins pratiquent une alternance de génération directement homologue de celle des algues ; dans cette alternance de génération, la phase haploïde est toujours très réduite en dimension et en durée, encore plus réduite qu'elle ne l'était chez les fougères ; en outre, la génération haploïde est incluse dans l'organisme diploïde de la génération précédente, l'ovule contient le gamétophyte femelle, le grain de pollen contient le gamétophyte mâle.

Nous verrons que chez les Angiospermes la phase haploïde est encore plus discrète ; elle n'est plus représentée que par un petit nombre de cellules, l'archégone ne se différencie plus et seul le noyau du spermatozoïde s'individualise.

3 — APERÇU DE LA CLASSIFICATION ET DE L'ÉVOLUTION DES GYMNOSPERMES

Les Gymnospermes sont actuellement représentées par 600 à 650 espèces, ce qui est fort peu étant donnée la richesse du monde végétal actuel. Ces espèces s'assemblent en groupes d'inégale importance, profondément différents les uns des autres, et dont certains sont de véritables fossiles vivants, en sursis d'extinction.

Ces plantes représentent la survivance appauvrie de groupes variés, qui furent richement diversifiés à l'ère secondaire, et

dont beaucoup disparurent sans descendance.

Les Gymnospermes actuelles se situent à des niveaux d'évolution très différents ; un bref panorama de leur classification permet de comprendre le fait évolutif par le passage progressif que l'on y suit, depuis les Cryptogames jusqu'aux Angiospermes.

Les Fougères à graines : les Ptéridospermées

Connues depuis la fin du Dévonien, ces plantes disparurent au Secondaire ; bien qu'elles soient fossiles, leur importance dans la compréhension de l'émergence progressive des plantes à fleurs justifie qu'on en dise un mot ici.

C'étaient en quelque sorte des fougères arborescentes, à grandes feuilles divisées, ayant l'aspect des fougères arborescentes actuelles de nos tropiques ; cependant leur tronc comprenait (comme chez quelques autres grands Ptéridophytes fossiles) un bois secondaire produit par un cambium. Certaines feuilles, à peu près semblables aux autres, portaient des ovules ou des sacs pollinifères ; ces organes reproducteurs n'étaient pas assemblés sur des écailles groupées en cônes, et étaient donc fort peu protégés.

Le pollen contenait un tissu multicellulaire (le gamétophyte mâle), véritable prothalle de fougère, mais enclos et transportable par le vent. Les ovules, entourés d'un tégument épais, pendaient au bord des feuilles (voir aussi le *chapitre 5*, 4).

A son époque, ce groupe représentait une forme de transition entre le monde des Cryptogames pré-existant et celui des Phanérogames en cours d'élaboration.

Les Cycadophytes, à peine des Gymnospermes

Ces petits arbres à allure de fougères arborescentes ou de palmiers constituent un groupe qui existait avant la fin du Primaire ; leurs nombreux représentants jouaient alors un rôle considérable dans la constitution des vastes forêts gymnospermiennes, dès le début du Secondaire. Dans la flore actuelle, toutes les espèces sont menacées de disparition ; on

les trouve rarement, toujours par individus isolés, dispersées dans les régions chaudes et semi-sèches du monde entier ; ce mode de répartition est caractéristique des groupes archaïques et relictuels.

Ces plantes n'occupent plus qu'une place très modeste, mais leur connaissance éclaire toute l'évolution des plantes à fleurs. Bien qu'appartenant clairement aux Gymnospermes, ces plantes présentent encore des caractères de fougères, et on peut y voir en quelque sorte un groupe de transition comme le fut, en son temps, celui des Ptéridospermées.

Les feuilles, composées, sont enroulées en crosse au stade juvénile, comme chez les fougères. Chaque plante est unisexuée.

Les organes femelles : le gamétophyte femelle est inclus dans un ovule porté par une feuille ou une écaille ; ces pièces ovulifères ne sont groupées en cônes que chez les genres les plus évolués. Chez les plus primitifs, l'appareil femelle rappelle nettement celui des fougères à graines.

Dans le genre *Cycas*, le centre de la rosette de feuilles se transforme en un «cône» indifférencié qui prolonge la tige : aux grandes feuilles végétatives composées succèdent des feuilles réduites mais qui ressemblent aux autres, composées, dont les folioles inférieures, très modifiées, portent des ovules (**fig. 47**).

Chez les autres genres, le cône femelle ressemble à une pomme de pin ; il résulte d'une différenciation à partir d'une organisation de type *Cycas*. Le cône est un rameau feuillé, comme chez les *Cycas* ; mais les feuilles sont beaucoup plus réduites que chez ce dernier, chacune est transformée en une écaille élargie en écusson à son sommet ; cet écusson porte deux ovules.

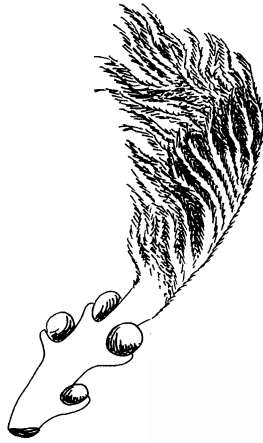


Fig. 47 - *Feuille ovulifère (carpelle) de Cycas revoluta*. Plus petite et moins découpée que les feuilles végétatives, couverte de poils roussâtres, elle porte quelques gros ovules sur ses bords.

Le **cône mâle** (**fig. 48**) est formé d'écailles allongées dont la face inférieure est couverte de petits sporanges dans lesquels s'élaborent des spores mâles destinées à être dispersées par le vent ; ces spores contiennent les gamétophytes mâles qui seront dispersés par le vent : ce sont des grains de pollen ; et les sporanges sont des sacs polliniques ; mais peut-on déjà parler d'étamines ?

Au moment de la **dispersion du pollen**, l'ovule mûr secrète, au niveau du micropyle (pore par lequel pénétrera le pollen), une gouttelette de liquide visqueux sur laquelle le pollen tombe et reste collé ; en séchant, cette gouttelette se rétracte, entraînant le pollen dans la chambre sous-micropylaire de l'ovule.

La maturation du gamétophyte mâle se poursuit dans le pollen, qui est emprisonné dans l'ovule, pendant plusieurs mois ; au terme de ce délai, la **fécondation** interviendra enfin. Le pollen germe alors et libère un liquide dans lequel nagent des spermatozoïdes ciliés. Les cils, courts et nombreux, sont insérés en une ligne hélicoïdale au sommet du gamète ; ces spermatozoïdes mesurent 0,3 mm, ce sont les plus grands du monde vivant dans son ensemble, animaux et végétaux confondus.

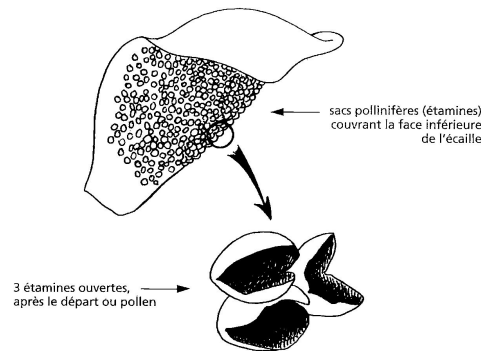


Fig. 48 - *Écaille de cône mâle d'Encephalartos ferox* (Cycadophytes). Sa face inférieure est couverte d'étamines sessiles qui s'ouvrent par une fente pour libérer le pollen. Les écailles sont assemblées en cônes jaunes, dressés, hauts de 10 à 20 cm.

Le développement de l'embryon commence dès la fécondation, à l'intérieur de la graine ; il se poursuit sans arrêt, jusqu'à la germination et l'installation de la jeune plante.

La reproduction des Cycadophytes fait apparaître des caractères de Ptéridophytes, tels que le spermatozoïde cilié qui nage jusqu'au gamète femelle, ou le développement de l'embryon sans latence, depuis la fécondation. Mais l'ovule devenant une graine, ou le gamétophyte mâle contenu dans un grain de pollen dispersé par le vent, sont des caractères typiques des Gymnospermes.

On trouve les Cycadophytes, à l'état naturel, dans l'ensemble du monde tropical, bien que toujours très rares et dispersés. Cette large répartition de plantes rares s'explique par l'histoire du groupe. De riches peuplements diversifiés de ces plantes couvraient une grande partie des terres émergées au Secondaire, puis ont disparu ; mais leur disparition n'a pas été totale, de faibles noyaux isolés ont survécu ici et là. C'est ainsi qu'une dizaine de genres, tous bien différents les uns des autres, chacun habitant une région précise et limitée (sauf *Cycas*, plus largement réparti) sont parvenus jusqu'à nous.

Trois familles, les *Cycadaceæ* (un seul genre, *Cycas*), *Stangeriaceæ* (un seul genre, *Stangeria*, d'Afrique du Sud) et *Zamiaceæ*, comprennent au total une centaine d'espèces réparties en une dizaine de genres ; toutes ces espèces sont rares et menacées d'extinction.

Quelques exemples : *Cycas*, petits arbres à feuilles dures, sauvages dans une région allant de Madagascar au Japon et à la Polynésie ; certaines espèces sont cultivées comme ornementales dans les pays chauds ou tempérés-chauds. *Cycas revoluta*, du Japon, est l'un des sagoutiers (le sagou est une fécule alimentaire que l'on tire de son tronc). *Dioon* (Mexique et Honduras) est également alimentaire ; on peut encore citer *Encephalartos* (Afrique tropicale et australe), *Zamia* (Amérique tropicale), *Lepidozamia* et *Macrozamia* (Australie), *Microcycas* (Cuba).

Ginkgophytes : le Ginkgo, presque fossile

Bien représenté au Secondaire, ce groupe ne comprend plus aujourd'hui qu'une seule espèce, *Ginkgo biloba*, dont on ignore si des représentants subsistent encore à l'état sauvage quelque part en Chine, dans des forêts peu accessibles du sud-est du pays ; il fut découvert près des anciens temples où il était cultivé depuis des millénaires ; on l'a introduit dans tous les pays tempérés ou tempérés-chauds.

Si l'espèce n'existe plus dans la nature, ce qui est probable, il faut admettre qu'elle s'est éteinte au cours des temps historiques, sans pour autant que sa disparition soit due à une action humaine : lorsqu'elles ont vécu et se sont reproduites pendant un temps plus ou moins long, et que la lente modification des conditions de vie à la surface du globe fait apparaître leur inadaptation croissante, les espèces viennent normalement à disparaître. Avec le temps, elles s'effacent du tableau du monde vivant, soit parce qu'elles évoluent et qu'à leur place subsiste une descendance mieux adaptée aux conditions modernes et donc différente, soit parce qu'elles s'éteignent totalement, incapables d'une évolution leur permettant une intégration au monde nouveau.

Le *Ginkgo*, survivant attardé d'un vieux groupe fossile, peu évolué et peu compétitif dans le monde végétal actuel, est l'exemple typique d'une espèce raréfiée qui ne pourrait, même dans des conditions non perturbées par l'homme, que

s'éteindre progressivement. Contrairement au cas de figure le plus fréquent, c'est semble-t-il l'homme qui a épargné au *Ginkgo* une fin naturelle qui serait déjà révolue, ou au moins très prochaine ; cultivé autour des temples, puis dans les jardins des palais et actuellement dans les parcs du monde entier, cet arbre est dorénavant assuré de survivre, à l'état domestique, commensal de l'homme.

L'originalité du *Ginkgo* apparaît dans l'histoire de sa reproduction. Chaque individu est unisexué.

Au printemps, les *Ginkgo* mâles portent des épis d'étamines qui libèrent des grains de *pollen* ; les *Ginkgo* femelles produisent des *ovules* groupés par deux au sommet de petits pédicelles. Comme nous l'avons vu chez le pin et le *Cycas*, l'ovule est entouré d'un tégument ouvert à son sommet par un pore, le *micropyle*.

A l'époque de la libération du pollen, la chambre sous-micropylaire se remplit d'un *liquide visqueux* qui perle par le micropyle ; le pollen est capturé par la gouttelette visqueuse, puis le liquide se rétracte, entraînant le pollen dans la chambre sous-micropylaire, et le micropyle se referme. Dans l'ovule, le prothalle (= gamétophyte) femelle s'accroît lentement. Dans le liquide où il est contenu sous le tégument ovulaire, le *pollen germe*, produisant une substance hormonale qui déclenche l'accroissement de l'ovule et l'accumulation de réserves dans le prothalle femelle ; mais cette germination n'est que l'amorce du développement du gamétophyte mâle, *elle n'est pas suivie par une fécondation*.

Lentement, le *prothalle mâle* se développe dans la chambre sous-micropylaire. Le *prothalle femelle* poursuit sa croissance dans l'ovule et se charge de substances de réserve, bien qu'il n'y ait pas d'embryon à nourrir ; l'ovule grossit sans qu'une fécondation soit encore intervenue.

En fin d'été, les ovules mûrissent, semblables à des prunes jaunes et contenant ce qui ressemble à un noyau osseux. Dans ce «noyau», le prothalle femelle est désormais une masse de tissu chlorophyllien (ce qui est peu commun, la chlorophylle se développant normalement à la lumière), chargé de réserves, d'amidon en particulier : c'est un *endosperme*, tissu nourricier

haploïde résultant de la différenciation du gamétophyte femelle et destiné à la nutrition d'un embryon - qui n'existe pas encore, ou n'existera jamais. Près de la chambre sous-micropylaire, des *archégonies* se différencient dans le gamétophyte femelle (ou prothalle). Dans la chambre sous-micropylaire, le prothalle mâle évolue lentement.

A l'automne, après la chute des feuilles, *les ovules tombent au sol* ; la partie externe du tégument, devenue une pulpe jaune, se décompose. *La fécondation n'est toujours pas intervenue*. Les prothalles poursuivent leur évolution.

Dans la mesure où :

- un fruit est une structure protégeant un ou plusieurs embryons contenus dans une ou plusieurs graines ;
- une graine est une structure contenant un embryon ; les fausses prunes du *Ginkgo* ne sont aucunement des fruits, leur noyau n'est aucunement une graine : *le Ginkgo est une plante à ovules et non pas une plante à graines*.

Ces organes ne contiennent jamais d'embryon, même si une fécondation doit intervenir ; le zygote n'apparaîtra et l'embryon ne s'édifiera que lorsqu'ils seront en train de pourrir au sol.

En début d'hiver, le prothalle mâle produit des *spermatozoïdes flagellés* qui vont féconder *l'oosphère* au fond d'un archégone. Dès la fécondation, *l'embryon commence son développement* et le poursuit *sans interruption* ; on n'observe aucune latence, aucun temps de repos, aucune dessiccation relative du contenu de la graine.

Au printemps, l'embryon poursuit sa croissance, continûment depuis la fécondation ; il sort de l'ovule, s'implante dans le sol et devient une plante autonome : c'est la *germination*.

On constate que la fécondation n'intervient que huit à dix mois après la dispersion du pollen ; pendant ce temps, les deux gamétophytes, mâle et femelle, ont évolué lentement, côte à côte, à l'intérieur de l'ovule qui s'est développé ; un endosperme, tissu de réserve destiné à la nutrition d'un embryon et résultant de la différenciation du gamétophyte

femelle, s'est également développé. Ces spécialisations d'organes se sont faites indépendamment de la présence d'un embryon et même de la réalisation d'un œuf par fécondation, alors que ces structures sont spécifiquement destinées à accompagner le jeune embryon avant la germination. Ces structures s'édifieront, même si aucune fécondation ne peut se produire.

D'autre part, l'embryon une fois ébauché doit se développer sans attendre, sans possibilité d'une période de vie ralentie au cours de laquelle l'organisme résiste mieux aux mauvaises conditions ; comme l'embryon des Ptéridophytes, il ne peut que périr si les circonstances sont défavorables.

Cela met en évidence le caractère aléatoire de la reproduction du *Ginkgo*. Un événement (climatique par exemple) en été ou en automne peut interdire toute fécondation ultérieure ; l'embryon peut être tué au début de son développement, avant la période clémente ; mais dans tous les cas, l'ovule se sera différencié, l'endosperme aura accumulé des réserves, sans aucune utilité.

Cette production qui n'est pas corrélée à la nutrition d'une nouvelle génération représente un gâchis de synthèse biologique considérable.

Les Goniférophytes, des Gymnospermes encore dynamiques

Ce sont les Conifères bien connus, arbres à feuilles réduites le plus souvent à des aiguilles ou des écailles, et dont les organes sexuels sont groupés en cônes.

Déjà largement représenté à l'ère secondaire, on ne peut dire de ce groupe que c'est un fossile vivant comme on le dit du *Ginkgo* par exemple ; c'est le mieux représenté de tous les groupes de Gymnospermes actuels, et il manifeste une diversification des espèces et une efficacité biologique (au moins chez bon nombre d'entre elles) qui interdisent d'y voir des plantes mal adaptées ou sénescents. Il faut au contraire le considérer comme un rameau phylogénique ayant conservé sa

dynamique évolutionnelle au-delà du déclin général des Gymnospermes ; ses représentants ont continué à évoluer et à s'adapter alors que ceux des autres rameaux gymnospermiens épuisaient leurs potentialités de changement, perdaient leur compétitivité face à de nouvelles formes, et peu à peu disparaissaient. Dans la végétation actuelle, c'est le seul groupe de Gymnospermes constituant des peuplements importants ; les immenses forêts du Canada ou de Sibérie, les forêts d'altitude, sont des forêts de Conifères auxquels ne sont mêlées que très peu d'Angiospermes arborescentes.

Les Conifères comptent sept familles, regroupant 610 espèces, la plupart toxiques.

Certaines espèces sont employées comme médicinales. Quelques-unes ont des usages industriels (la térébenthine est tirée du pin). Beaucoup fournissent un bois recherché comme bois d'œuvre (pin, sapin) ou comme bois précieux, imputrescible et même parfois parfumé (cèdre) ; ces qualités technologiques sont responsables de la raréfaction de certaines espèces comme le cèdre du Liban qui fut exploité dès l'Antiquité pour la construction des navires (entre autres par les Phéniciens), ou pour fabriquer des coffres qui mettaient leur contenu à l'abri des insectes - et dont la régénération est difficile en raison de la lenteur de sa croissance.

Quelques exemples :

Famille des *Pinaceæ* ; c'est la plus commune dans le monde, et en Europe en particulier.

- *Pinus* ; les pins produisent des résines parfois exploitées : celle du pin maritime (*Pinus pinaster*) donne la térébenthine ; certaines espèces ont des graines comestibles (*Pinus pinea*, pin parasol).
- *Picea* (épicéa), des régions froides et des montagnes de l'hémisphère nord, on les confond avec les sapins ; *Picea abies* est le «sapin de Noël» de la tradition centre-européenne.
- *Abies* (sapin), c'est le vrai sapin des Vosges, plus rare en France que l'épicéa ; il ne s'avance

pas vers l'Europe du nord.

- *Cedrus* (cèdre), arbres majestueux à feuilles groupées en bouquets ; quatre espèces seulement, toutes originaires des pays méditerranéens (Maroc [*C. atlantica*], Chypre [*C. brevifolia*], Proche et Moyen-Orient [*C. libani*]) et de l'Himalaya (*C. deodara*)
- *Larix* (mélèze), ses feuilles en bouquets tombent en automne et l'arbre reste nu tout l'hiver; différentes espèces se juxtaposent, depuis l'Europe occidentale jusqu'au Japon.

Famille des *Cupressaceæ* ; les feuilles des arbres adultes sont souvent réduites à des écailles appliquées aux rameaux.

- *Cupressus* (cyprès), le cyprès méditerranéen sombre et effilé (*Cupressus sempervirens*) est un arbre décoratif, porteur d'une lourde signification symbolique liée à la mort, qui justifie sa culture depuis l'Antiquité.
- *Thuja*, arbres cultivés depuis des millénaires en Asie en raison de leur signification symbolique (*Thuja orientalis* est l'«arbre de vie» figuré partout sous forme du motif caractéristique des dessins «cachemire») ; *T. occidentalis*, très grand arbre à vie longue, est depuis peu employé en haies taillées, traitement qu'il supporte inégalement et pendant un temps limité.
- Juniperus* (genévrier) ; les ovules charnus de notre genévrier commun (*Juniperus communis*) sont condimentaires («baies de genièvre»), mais la toxicité générale des genévriers oblige à la prudence (*J. sabina* est un arbuste redoutablement toxique). Famille des *Taxaceæ* : elle présente des caractères évolutifs qui justifient qu'on en dise un mot ci-dessous.

Les Taxacées, premiers essais d'une relation avec les animaux

Les ifs et genres voisins, à aiguilles plates, ne contiennent pas de résine ; ils produisent des ovules isolés, non intégrés dans des cônes. La plante entière est extrêmement toxique ; la prolifération charnue (arille) qui entoure la graine simule un fruit rouge à maturité et est la seule partie de la plante à n'être pas toxique : les oiseaux consomment cette chair douce et mucilagineuse puis, rejetant la graine proprement dite (et toxique), dispersent l'arbre ([fig. 49](#)).

Nous rencontrons ici le premier exemple de plantes édifiant une structure qui s'adresse spécifiquement au règne animal et permet, par animal interposé, au jeune embryon de partir loin de l'arbre-mère. Dans ce cas, l'animal n'est pas un prédateur (il ne détruit ni l'embryon ni la graine, il n'endommage pas la plante-mère) mais un disséminateur de l'espèce. L'appareil attractif à l'égard de l'animal n'a pas de rôle direct dans le fonctionnement du végétal ; il s'adresse à un être mobile d'une nature très différente, et permet indirectement le déplacement de la jeune plante, immobile par nature.

S'il est vrai que les Gymnospermes dans leur grande majorité sont dispersées et pollinisées par les agents physiques (vent), nous notons donc que certaines manifestent déjà une tendance vers un co-fonctionnement entre règnes différents ; ultérieurement, nous verrons l'interrelation évolutive entre animaux et végétaux s'imposer de plus en plus.

Les *Taxaceae* comptent 6 genres et 18 espèces.

L'if, spontané dans les forêts européennes, fut recherché autrefois pour faire des arcs, et pour son bois précieux d'un beau brun-rouge. En raison de sa grande toxicité, il présentait un grave danger pour les troupeaux que l'on faisait paître dans les forêts (cette pratique s'est poursuivie jusqu'au XIX^e siècle) ; après l'abandon de l'arc comme arme de chasse et de guerre, il perdit son utilité immédiate et fut alors détruit systématiquement.

On le plantait pour des raisons symboliques dans les cimetières (il représente à la fois la mort et la vie éternelle), où il tenait le rôle du cyprès dans les régions trop froides pour ce dernier. C'est un arbre doué d'une grande longévité ; un if de l'Indre, âgé d'environ 1 500 ans, est probablement le plus vieil arbre de France.

Les Gnétophytes, presque des Angiospermes

Ce groupe ne compte plus actuellement que trois genres, dont la plupart des représentants, peu abondants, semblent en cours de régression d'autant plus rapide qu'ils s'adaptent mal aux modifications écologiques liées à l'action humaine. On peut donc considérer que parmi ces espèces certaines approchent du terme de leur existence. De ce fait, on peut presque les considérer comme des «fossiles vivants», mais cela ne signifie pas qu'on doive leur attribuer une plus grande ancienneté et un caractère plus primitif qu'à d'autres. Au contraire, les Gnétophytes sont à bien des égards plus «modernes» que les Coniférophytes par exemple, et nous paraissent en quelque sorte intermédiaires entre les Gymnospermes et les Angiospermes.

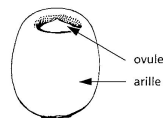


Fig. 49 - «Faux-fruit» de l'if (*Taxus baccata*) : l'arille rouge et charnu entoure l'ovule avant même qu'il soit fécondé et qu'il devienne une graine ; il s'accroît en une gaine qui demeure ouverte au sommet. Cet arille mucilagineux est la seule partie non toxique de l'arbre ; l'ovule qu'il entoure est, au contraire, très dangereux.

Quelques structures angiospermiennes chez les Gnétophytes :

- Leur bois contient des vaisseaux vrais (voir chapitre 7, 3 et **fig. 69**), tandis que celui des autres Gymnospermes ne comprend que des trachéides cloisonnées.

- Leurs étamines ont une structure comparable à celle des Angiospermes.
- Le gamétophyte mâle, plus simple que celui des autres Gymnospermes, est peu différent de celui des Angiospermes.
- L'ovule a deux téguments et non un seul comme chez les autres Gymnospermes.

Par ailleurs, nous avons vu que le fonctionnement de la floraison des Gymnospermes présente deux caractéristiques absolues :

- leurs inflorescences sont unisexuées ;
- la dispersion du pollen est assurée par le vent, sans intervention animale. Les Gnétophytes transgressent ces deux règles. Chez certaines espèces, on observe une tendance à la réalisation d'appareils floraux hermaphrodites ; parmi les étamines de *Welwitschia* ou de certains *Ephedra* se trouvent des ovules stériles ; c'est une tendance sans aboutissement, on ne connaît de fleurs fonctionnellement hermaphrodites que chez les Angiospermes.

D'autre part, ces mêmes genres de Gnétophytes portent, parmi leurs organes sexuels, des *glandes nectarifères*, structures particulières qui produisent du nectar ; cette sécrétion attire des insectes nectarivores qui, à l'occasion de ces repas, se souillent de pollen et le transportent jusqu'aux ovules. Les glandes nectarifères associées aux édifices floraux et la relation plantes-animaux qui lui est corrélative, si largement représentées chez les Angiospermes, sont totalement inconnues chez les autres Gymnospermes. Si l'on considère que l'un des caractères essentiels des Angiospermes est qu'elles co-évoluent avec le monde animal, les Gnétophytes sont déjà résolument angiospermiennes : elles élaborent des organes, elles synthétisent des nectars destinés aux animaux ; le mode de nutrition de ces animaux implique l'utilisation du produit de ces organes ; le fonctionnement de la relation est favorable aux deux partenaires.

On pourrait voir une sorte de contradiction entre le faible succès des Gnétophytes dans le monde actuel et leur niveau d'évolution relativement élevé, contradiction qu'il est intéressant de commenter quelque peu.

Les Gnétophytes sont des Gymnospermes chez lesquelles une «tendance angiospermienne» s'est nettement manifestée ; parallèlement, sont apparues les vraies Angiospermes, qui allaient plus loin dans le même sens, et atteignaient une grande efficacité biologique. On peut considérer que les Gnétophytes ont tenté un essai incomplet, comme elles ont tenté un hermaphroditisme incomplet ; bien qu'elles soient, pour diverses raisons, les plus évoluées des Gymnospermes, elles se sont révélés moins adaptables, moins efficaces que les Angiospermes bien sûr, mais aussi que des Gymnospermes plus typiques, comme les Conifères qui, elles, paraissent douées de potentialités adaptatives importantes. C'est ainsi qu'elles forment actuellement un groupe résiduel alors que les Conifères occupent encore une place assez importante face aux Angiospermes.

Dans les grands «sauts» franchis par l'évolution au cours des âges, tout se passe comme si le prochain progrès à accomplir était, à peu près simultanément, préfiguré dans plusieurs groupes distincts. Un seul de ces groupes parvient rapidement à exprimer le type végétal de l'ère suivante : différencié avec succès, il se montre d'emblée plus compétitif, mieux adapté, en un mot plus efficace. Les autres groupes constituent des essais malheureux.

On peut considérer que les Gnétophytes ont représenté, à la fin de l'ère secondaire, un essai malheureux face aux Angiospermes, comme les Fougères à graines avaient été, à la fin du Primaire, un essai malheureux face aux Gymnospermes.

Les trois genres de Gnétophytes sont classés dans trois familles distinctes, les *Ephedraceæ* (quarante espèces), *Welwitschiaceæ* (une espèce) et *Gnetaceæ* (vingt-huit espèces).

Ephedra : arbustes à feuilles très réduites des régions arides méditerranéennes, asiatiques et américaines ; diverses espèces sont médicinales. Les ovules sont

entourés d'écailles charnues et colorées qui miment un fruit.

Welwitschia : l'unique espèce, *W. mirabilis*, est une plante étrange du désert de Namibie (Afrique), où elle peut vivre plusieurs millénaires, étalant sur le sol ses deux uniques feuilles lacérées par le vent et qui s'accroissent indéfiniment par leur base ; la tige, ligneuse, épaisse, très courte et semblable à un tabouret massif, forme un plateau entre les feuilles et porte une couronne périphérique de cônes. *Gnetum* : ces arbres ou lianes ligneuses des forêts tropicales humides ont des feuilles très comparables à celles des Angiospermes. Les graines de certaines espèces ressemblent à des olives et sont comestibles.

CHAPITRE 7

Organisation des Angiospermes



1 - HISTOIRE DES ANGIOSPERMES

Les Angiospermes sont les plantes à *fleurs vraies*, édifices complexes et étroitement spécialisés ; ce sont aussi les plantes à *fruits vrais*, organes dans lesquels les graines sont encloses et qui justifient l'étymologie du nom de la Division. Contrairement aux Gymnospermes, elles présentent des modes de vie extrêmement variés : arbres, herbes à vie courte ou à vie longue ; leurs possibilités adaptatives sont donc immenses.

Les premières Angiospermes apparurent timidement au cours du Secondaire, probablement sous la forme d'arbustes qui croissaient, semble-t-il, sur des sols dénudés et remaniés (des berges de fleuves exposées à des crues par exemple), dans des régions à climat tempéré-chaud ou subtropical. La dernière période du Crétacé (fin du Secondaire) fut marquée par des rigueurs écologiques qui anéantirent progressivement la majorité des Gymnospermes et les vastes peuplements qu'ils formaient. Dès l'aube du Tertiaire, les Angiospermes se diversifièrent rapidement et eurent un développement explosif ; elles se répandirent sur les territoires libérés par la disparition des forêts gymnospermiennes ([fig. 41](#)).

Tous les grands groupes que nous connaissons s'individualisèrent en peu de temps (à l'échelle des temps géologiques, bien entendu !) ; ces plantes colonisèrent pratiquement tous les biotopes, même les milieux hostiles où les Gymnospermes n'avaient pu s'implanter, comme les falaises maritimes, les rochers exposés aux vents glacés, les vases inondées ; elles achevaient enfin la conquête des terres par la végétation. Elles réussirent ce qu'avant elles avaient tenté les fougères (qui restèrent liées à l'eau en raison de leur sexualité aquatique) pendant l'ère primaire, et les Gymnospermes (limitées aux biotopes convenant à leur port arborescent) à l'ère secondaire.

2 - ORGANISATION DE LA PLANTE

Typiquement, une plante comprend une *tige* qui assure les fonctions de support des organes qu'elle porte et de transport des substances d'un secteur à l'autre de l'individu. La tige porte des *feuilles* et des *bourgeons*, et éventuellement des fleurs ou des fruits ; on appelle *nœud* le niveau de la tige où s'insère une feuille (voir [fig. 50](#) et [53](#)).

Par leur emplacement, on reconnaît deux sortes de bourgeons, qui ont d'ailleurs la même structure et les mêmes possibilités :

- le *bourgeon terminal* (ou apical), au sommet de la tige ; il produit de nouvelles feuilles et assure l'allongement du rameau ;
- les *bourgeons axillaires* sont chacun associés à une feuille, et situés dans son aisselle ; à part de rares exceptions, il n'y a pas de feuille sans bourgeon, ni de bourgeon (autre que terminal) sans feuille.

Le développement d'un bourgeon ([fig. 50](#)) mène à la production :

- soit d'un *rameau feuillé* portant à son tour un bourgeon terminal et des bourgeons axillaires associés à des feuilles ; ce rameau est semblable à la tige initiale sur laquelle il se développe, il porte des feuilles et des bourgeons ; il assure la poursuite de la croissance végétative de la plante ;
- soit d'une *fleur* (ou d'un groupe de fleurs) ; lors de l'élaboration d'une fleur, il n'y a pas production de bourgeons : la croissance végétative s'arrête pour faire place à la sexualité.

La tige se prolonge vers le bas par un *système racinaire*, très généralement souterrain et ramifié, qui absorbe l'eau et les sels minéraux du sol.

Différenciation organique

Un bourgeon contient un *méristème* (massif de petites cellules indifférenciées, isodiamétriques²⁰, [fig. 65](#), p. 221) entouré d'ébauches d'organes encore très petits ([fig. 51](#)) ; l'ensemble est protégé par des écailles plus ou moins indurées. *Un méristème peut produire tous les organes et donc assurer toutes les fonctions* de la plante.

Théoriquement, un tel tissu a toutes les possibilités de développement ; mais dans l'organisme végétal, le méristème subit l'action de régulateurs hormonaux qui orientent son devenir ; selon les cas, le méristème d'un bourgeon évoluera en rameau feuillé, en fleur, ou restera en attente.

Le méristème et son unité dans l'organisme. La multiplication cellulaire au sein d'un méristème actif n'aboutit pas à une augmentation de son volume : sa périphérie se transforme en ébauches d'organes par remodelage du corps méristématique ([fig. 51](#)). Ces ébauches apparaissent d'abord comme des renflements que l'on appelle des *primordiums*.

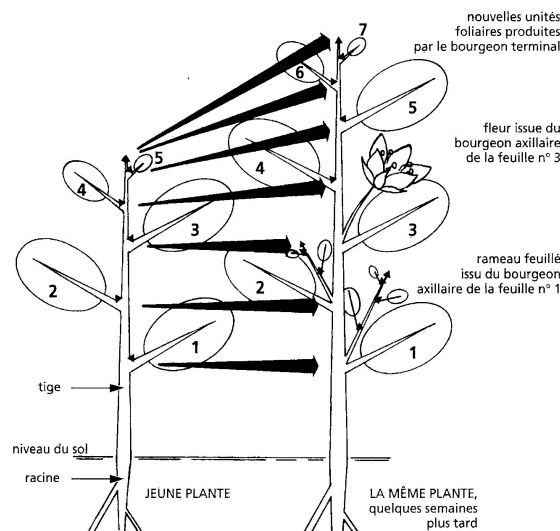


Fig. 50 - Plante à deux stades de son développement (schématique). Chaque feuille est toujours accompagnée d'un bourgeon axillaire. La tige est terminée par un bourgeon terminal qui produit des feuilles successives et les articles de tiges qui s'intercalent entre elles. Les bourgeons axillaires produisent, s'ils se développent, soit une séquence de feuilles portées par un rameau, soit une fleur.

Les feuilles sont numérotées dans l'ordre de leur apparition. Les bourgeons sont figurés par de petits triangles noirs.

Lorsqu'un primordium de feuille apparaît à la périphérie d'un méristème, un massif de cellules (fragment du méristème) lui reste accolé ; il échappe aux modifications qui affectent les tissus du primordium lui-même : ce massif conserve sa nature méristématique et deviendra le bourgeon axillaire de la nouvelle feuille. *Chaque bourgeon contient donc un fragment du méristème initial* qui s'est trouvé mis en réserve lors de l'édification du rameau feuillé ([fig. 51](#)).

Le bourgeon individualisé précocement au sommet de l'embryon, quand l'individu était encore inclus dans la graine, est à l'origine de tous les bourgeons d'une plante ; ceux-ci en proviennent par fragmentations successives de méristèmes. Ce premier bourgeon apparu dans la plantule est à l'origine d'une même lignée cellulaire qui se transmet de bourgeon en bourgeon et se répartit progressivement dans l'ensemble de l'organisme, sous forme de minuscules fragments de méristèmes disséminés dans tout l'appareil aérien.

Cette lignée cellulaire est responsable des feuilles, des tiges, des fleurs et de tous les bourgeons que la plante produira tout au long de sa vie ; dans les bourgeons, des massifs échappent à la différenciation organique et restent «en réserve», aussi longtemps que vit la plante.

Considérons un grand chêne. Ses rameaux feuillés portent des bourgeons axillaires et terminaux bien apparents. Ses grosses branches ont été, voici des années, des rameaux feuillés dont les feuilles sont tombées, dont le diamètre s'est accru et dont

l'aspect s'est modifié ; mais les bourgeons axillaires de ces feuilles tombées depuis longtemps sont restés en place. Le tronc lui-même fut d'abord une fine tige herbacée, feuillée, sortant d'un gland ; ces feuilles vécurent une saison, voici plusieurs siècles, il n'en reste rien ; mais leurs bourgeons axillaires sont toujours là, bloqués dans leur développement.

Un tel arbre comporte, théoriquement, autant de petits massifs méristématiques qu'il a porté de feuilles (bourgeons axillaires) et qu'il a eu de rameaux (bourgeons terminaux) depuis sa germination ; certains ont disparu accidentellement, un bon nombre se sont transformés en fleurs, mais la majorité subsiste.

Tous ne sont en fait que des parcelles du bourgeon qui terminait la plantule contenue dans le gland, et qui s'est fragmenté tout au long des siècles. Ce sont des millions de méristèmes, certains aussi vieux que l'arbre, mais toujours cytologiquement juvéniles, qui parsèment le grand organisme. Seul un petit nombre d'entre eux se développera, engendrant l'apparition de nouveaux bourgeons.

Prédétermination de la différenciation organique. L'emplacement, l'ordre de succession et l'avenir des primordiums sont prédéterminés par des régulations morphogénétiques caractéristiques de l'espèce considérée et du stade de son développement. Bien qu'il soit constitué de cellules juvéniles, indifférenciées, le primordium a un avenir prévu dès avant son initiation, et qui dépend de la nature de l'induction reçue par le bourgeon. Cette induction résulte d'un ensemble de facteurs parmi lesquels on peut citer l'état physiologique de la plante et les conditions écologiques qui l'environnent.

S'il est induit à fleurir, le méristème contenu dans le bourgeon produira des primordiums floraux ; s'il est induit à croître végétativement, il produira des primordiums de feuilles.

Tous les bourgeons ont la double potentialité de produire soit un rameau végétatif, soit un appareil reproducteur. Cette ambivalence est comparable à celle de l'œuf des animaux, dans lequel les lignées cellulaires germinale et somatique ne sont pas encore distinguées ; il vient un moment où le devenir des bourgeons, comme celui des différentes parties du très jeune embryon animal, se trouve orienté vers l'une de ces deux possibilités. Lorsque l'induction de floraison affecte un bourgeon, la forme de son méristème se modifie, le dôme de cellules juvéniles s'élargit et s'aplatit ; ce changement d'aspect apparaît avant que s'initient les premiers primordiums des organes floraux, c'est-à-dire avant qu'aient lieu les premières mitoses dont résulteront les tissus de ces organes. il y a donc prédétermination. Mais cette prédétermination ne précède que de peu l'apparition des organes eux-mêmes.

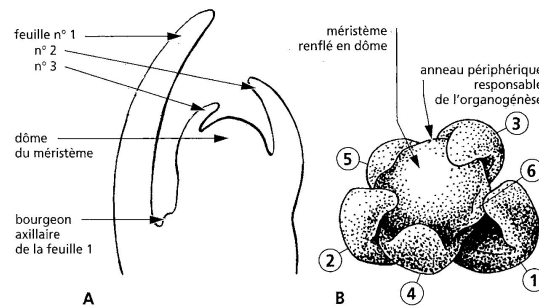


Fig. 51 - L'apparition des jeunes feuilles successives dans un bourgeon. Chaque feuille apparaît d'abord sous forme d'un renflement à la périphérie du dôme méristématique.

A - Coupe longitudinale schématique ; sur le schéma, trois primordiums de feuilles, apparus successivement, entourent le méristème.

B - Bourgeon vu de dessus ; les primordiums foliaires apparaissent successivement, à des emplacements strictement déterminés. Les feuilles sont numérotées dans l'ordre de leur apparition. Chaque primordium se mesure ici en μm .

La prédétermination à fleurir correspond à l'étape ontogénique appelée *mise à fleur* ; c'est une transformation radicale qui fait passer un méristème de l'état végétatif à celui d'ébauche florale ; la plante entre alors dans une phase d'activité sexuelle. Avant ce passage, le devenir du bourgeon n'était pas défini. L'acquisition de la mise à fleur est contrôlable anatomiquement par les caractéristiques du méristème.

Avant que les jeunes organes soient reconnaissables, on distingue un méristème floral à son volume nettement supérieur à celui d'un méristème végétatif de la même plante et à sa forme en dôme large et surbaissé.

Lors de l'édification des structures florales, le méristème se différencie intégralement, sans qu'en persiste aucun fragment sous forme de méristème-fils : un méristème en croissance végétative se perpétue, mais un méristème floral s'épuise et disparaît en produisant la fleur.

Pour qu'un bourgeon soit «mis à fleur» (autrement dit, pour qu'il soit prédéterminé à fleurir) il faut que la plante qui le porte ait acquis préalablement *l'aptitude à fleurir*. Dans cet état, elle possède la potentialité de fleurir, mais aucun de ses bourgeons n'est encore prédéterminé et la floraison ne peut pas s'exprimer. L'aptitude à fleurir ne correspond à aucune modification anatomique ou morphologique des méristèmes ; elle peut être acquise très longtemps (des années) avant que se manifeste la mise à fleur, et donc avant que l'avenir des bourgeons soit prédéfini.

Si la plante ne fleurit pas immédiatement, en cas de conditions extérieures défavorables par exemple, elle demeure apte à fleurir ; elle fleurira dès que les conditions le permettront.

La prédétermination de bourgeons ne dépend pas de l'acquisition de l'aptitude à fleurir ; corrélativement, l'aptitude à fleurir n'entraîne pas obligatoirement la mise à fleur, elle la rend seulement possible.

Brève présentation du contrôle de la floraison (voir [fig. 52](#))

L'aptitude à fleurir résulte de l'acquisition d'une ou plusieurs conditions. La première est la *maturité de floraison* qui correspond à un âge physiologique auquel la plante atteint le stade de la maturité sexuelle ; cette condition est un préalable nécessaire à la floraison de toutes les plantes. L'acquisition de la maturité de floraison dépend pour une part du développement physiologique de l'individu, mais aussi de son environnement : les conditions de nutrition dont la plante dispose doivent être suffisantes pour l'autoriser.

L'âge auquel la plante atteint la maturité de floraison est variable selon les espèces : le chêne l'atteint vers l'âge de cinquante ans ; la tomate, lorsqu'elle a développé treize entrenœuds à partir de la germination ; l'arachide l'atteint très précocement, puisqu'elle peut fleurir dès après la germination, produisant des fleurs à partir des bourgeons axillaires de ses cotylédons.

Beaucoup de plantes ne pourront fleurir qu'après avoir subi d'autres types de conditionnement. Le mieux connu est la *vernalisation*, qui résulte de l'action d'une période froide sur les bourgeons en activité (les bourgeons «dormants» ne sont pas vernalisables) ; elle n'entraîne aucune modification de leur structure mais permet l'établissement, à leur niveau, d'un équilibre hormonal différent dont on connaît encore peu de choses. L'état vernalisé, acquis une fois pour toutes, se transmet à tous les bourgeons issus, par croissance végétative, de celui ayant subi l'action du froid.

Les plantes bisannuelles exigent une vernalisation ; elles germent au printemps et développent une rosette (comme les *Verbascum*, ou la bourrache) ou une tige à entrenœuds relativement courts (comme l'épurre) ; elles subissent l'hiver dans cet état, qu'on peut qualifier de juvénile. Au printemps suivant, elles produisent une tige allongée dont les bourgeons évoluent en fleurs, exprimant ainsi un état sexuellement adulte. Le blé d'hiver, qui germe à l'automne, exige une vernalisation pour produire son épi (qui résulte de sa floraison).

Sous les tropiques, il est fréquent d'observer des plantes qui ne fleurissent qu'après avoir subi un arrêt (ou un ralentissement) de leur activité végétative au cours d'une période défavorable ; peut-être des phénomènes comparables à la vernalisation, mais liés à d'autres facteurs que le froid, interviennent-ils ; ces facteurs induisant une aptitude à fleurir pourraient être l'élévation de la température, le dessèchement relatif des tissus végétaux... c'est là un sujet d'étude à explorer.

Une fois apte à fleurir, la plante n'exprimera la floraison qu'après avoir été *mise à fleur*. C'est à cette étape tardive qu'apparaît la prédétermination des bourgeons destinés à produire les appareils sexuels. L'acquisition de la mise à fleur dépend au

premier chef de conditions trophiques convenables. En outre, la floraison n'affecte normalement pas tous les bourgeons d'un individu : une proportion de bourgeons, plus ou moins grande selon les espèces et leur mode de vie, conserve l'état végétatif. Chez beaucoup d'espèces, la floraison est conditionnée par le *photopériodisme*: la longueur relative des jours et des nuits entraîne ou bloque la transformation des méristèmes végétatifs en méristèmes floraux. Les plantes sensibles au photopériodisme répondent à un seuil critique; certaines fleurissent pour une durée d'éclairement inférieure à leur seuil (ce sont les espèces dites «de jours courts», quelle que soit la durée réelle de l'éclairement journalier correspondant au seuil), d'autres, pour une durée d'éclairement supérieure à leur seuil (elles sont dites «de jours longs»).

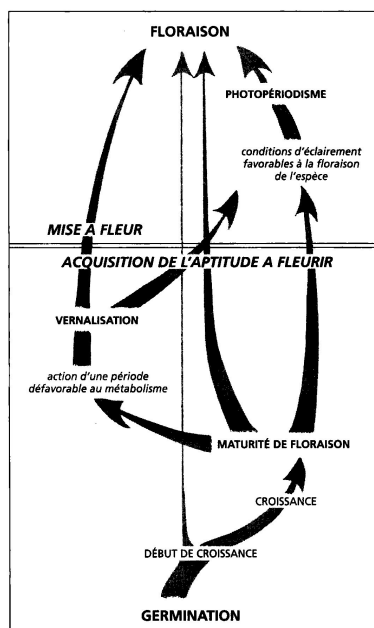


Fig. 52 - Les voies et les étapes du contrôle de la floraison. A l'exception de quelques espèces qui sont aptes à fleurir dès la germination, la plupart des plantes doivent remplir certaines conditions pour pouvoir fleurir.

Les conditions contrôlant la floraison de chaque espèce sont strictement définies (bien que très souvent encore inconnues) et font partie des caractéristiques propres à l'espèce.

Parmi les espèces «de jours courts», on peut citer certains tabacs, le *Cosmos sulphureus*, qui exigent des jours d'une durée inférieure à 13 ou 14 heures pour fleurir : cette durée est dépassée pendant l'été européen, elles ne fleurissent qu'à l'automne ; la photopériode leur est, également, favorable au printemps, mais elles n'ont alors pas encore acquis la maturité de floraison. Le chanvre, le *Dahlia*, le topinambour, sont des espèces de jours courts. Le seuil critique de certaines espèces se situant vers 15 heures d'éclairement journalier, elles peuvent fleurir pendant une bonne partie de l'été malgré leur appellation «de jours courts».

Les espèces «de jours longs» répondent également à des seuils variables. La floraison de la plupart des plantes estivales répond à un éclairement diurne dont la durée est supérieure à leur seuil spécifique. Si ce seuil critique est assez bas, les plantes peuvent fleurir même en-dehors de l'été proprement dit ; c'est le cas de la jusquiame, qui fleurit si le jour dépasse une durée de 11 heures, ce qui est le cas avant la fin du printemps.

La mise en route du processus de floraison, marqué par l'acquisition de la maturité de floraison, n'implique nullement une prédestination des lignées cellulaires responsables de l'éventuelle production future d'organes sexuels. La plante peut être apte à fleurir et cependant conserver des bourgeons dans un état végétatif dont le devenir n'est pas orienté.

Chez les animaux, la lignée cellulaire germinale se distingue très tôt lors de l'édification de l'embryon ; il n'est rien de comparable chez les végétaux. La lignée cellulaire méristématique se perpétue aussi longtemps que vit la plante, et conserve les deux potentialités, végétative (ou somatique) et reproductrice (ou germinale). La prédétermination apparaît tardivement, peu avant la floraison ; elle ne concerne que les bourgeons destinés à fleurir prochainement.

Différenciation. L'organe ébauché croît ; ses tissus, restés méristématiques, sont le siège de divisions cellulaires plus ou moins abondantes selon les secteurs ; la densité et l'orientation des mitoses aboutissent à édifier ses formes. Après cette phase de *mérèse*, intervient une phase d'*auxèse* qui s'accompagne d'une *différenciation* : les cellules perdent leur physionomie juvénile, les tissus acquièrent leurs caractéristiques. Les divisions cellulaires n'interviennent plus qu'à titre de rares réajustements. D'une manière générale, *les tissus différenciés ont perdu la possibilité de produire d'autres structures* et ne peuvent plus évoluer.

Cependant, en de rares cas, un organe en cours de différenciation peut évoluer en un autre organe à la suite d'une perturbation (hormonale) qui entraîne une morphogénèse anormale.

A la suite de conditions écologiques anormales, ou sous l'influence de produits chimiques agissant à la manière des hormones (certains herbicides par exemple), les organes d'une fleur peuvent se développer exceptionnellement en pièces foliacées.

Dans certains cas cependant, un tissu peut localement se *dédifférencier* sous l'influence d'hormones particulières ; il produit alors en son sein un nouveau massif méristématique (*méristème néo-formé*) qui permettra le processus de *régénération*. Ce phénomène intervient par exemple lors de la pratique du bouturage (voir [fig. 89](#), p. 290).

Bouturage d'un rameau de *Tradescantia* (la «misère» cultivée en appartement). On coupe un rameau qui porte quelques feuilles et leurs bourgeons axillaires, puis on insère sa partie inférieure dans un sol maintenu humide et aéré ; ce rameau est démuné de racines et sa survie est aléatoire. Dans ses tissus, au niveau d'un nœud inférieur enterré, se produit une dédifférenciation : des méristèmes neufs apparaissent à partir de tissus de tige complètement différenciés et fonctionnels. Ces méristèmes se développent en racines : le rameau devient une plante entière autonome. Bouturage d'une feuille de *Saintpaulia* (la «violettes du Cap» des appartements). On prélève (par une coupe nette) une feuille avec une bonne part de son pétiole ; on insère le pétiole dans un sol léger. Un massif méristématique apparaît à partir de tissus du pétiole dédifférenciés ; il produit un bourgeon et des feuilles à son pôle supérieur et un appareil racinaire à son pôle inférieur. Une plante entière s'est reconstituée à partir d'une feuille, organe différencié et généralement incapable de vie autonome.

Il arrive, en de rares cas, que de petits méristèmes restent en réserve, depuis le stade juvénile de l'organe, échappant à la différenciation au cours de sa croissance. Ce phénomène est suffisamment rare pour qu'on le considère comme une curiosité, un cas de viviparité²¹.

Les feuilles de diverses espèces de *Kalanchoë* (Crassulacées, plantes grasses) portent de petits méristèmes dans les dents de leurs marges (voir [fig. 90](#)) ; des petites plantules complètes, munies d'une ou deux paires de feuilles et de bourgeons, et de petites racines, apparaissent au pourtour des feuilles, à partir de ces méristèmes ; elles tombent spontanément et s'enracinent autour de la plante-mère. Ce phénomène est un cas de viviparité.

Édification de la plante

Les racines sont terminées par une *coiffe* qui couvre un méristème où les cellules se multiplient ; en arrière de cette zone sommitale, la croissance de la racine est assurée par l'allongement des cellules.

La tige s'allonge par l'apparition de nouveaux articles de tige porteurs chacun d'une feuille accompagnée de son bourgeon axillaire ; ces articles se forment dans le bourgeon terminal, où les jeunes organes se présentent comme des bourrelets de très petite taille (voir [fig. 51](#)). Lorsqu'un bourgeon axillaire se développe en une tige, le même phénomène a lieu. La tige est donc une succession d'articles comprenant chacun un entrenœud terminé par une feuille et son bourgeon ; ces trois termes sont indissociables, l'ensemble [*entrenœud* + *feuille* + *bourgeon axillaire*] constitue l'élément unitaire responsable de l'édification de la tige ([fig. 53](#)).

Les organes se développent progressivement ; les entrenœuds s'accroissent ; ils sont d'autant plus courts qu'ils sont plus jeunes et donc plus près du sommet de la tige ; au-dessous, ils ont à peu près tous la même longueur ; arrivés au terme de leur différenciation, ils ne grandissent plus (voir [fig. 50](#)).

Tous les bourgeons portés par une plante ne se développent généralement pas ; certains restent à l'état de méristèmes, parfois très discrets, sans évoluer. Ils sont alors dans un état de dormance susceptible d'être levé si les conditions le permettent ; les bourgeons pourront alors se développer.

L'allongement de la tige peut se poursuivre tant que son bourgeon terminal fonctionne végétativement, c'est-à-dire tant qu'il produit des organes végétatifs (feuilles) ; la croissance s'arrête s'il se transforme en fleur ou s'il est détruit ; dans les deux cas, le bourgeon disparaît. En conséquence, soit la tige cesse définitivement de croître, soit un bourgeon axillaire entre en activité et prend le relais de l'allongement de la tige.

L'apparition de nouvelles feuilles au sommet d'une tige ne s'accompagne pas nécessairement d'un allongement appréciable de celle-ci ; les entrenœuds peuvent rester extrêmement courts ([fig. 54](#)).

C'est le cas de la rosette du pissenlit ou du plantain, dont les feuilles sont portées par une tige verticale qui ne s'allonge presque pas.

Chez les arbres cauliflores (de *Caulos* = tige et de *Flos* = fleur, les fleurs sont portées par le tronc et les grosses branches) les fleurs (et par conséquent les feuilles bractéales qui les accompagnent et des entrenœuds courts) apparaissent sur des renflements des vieilles tiges ; ces renflements s'interprètent comme des rameaux florifères très courts. C'est ce qu'on observe chez l'arbre de Judée et chez de nombreuses espèces de forêt dense équatoriale.

Unité fondamentale de l'organisation de la plante

Nous avons vu que la plante s'édifie par la superposition d'articles comprenant chacun une feuille (et les structures qui lui sont inféodées : bourgeon axillaire et entrenœud) (voir [fig. 53](#)).

Ce qu'on peut traduire abruptement en disant que l'oranger, le poireau et le pied de lentille résultent de l'empilement d'unités foliaires (voir [fig. 50, 54 et 55](#)).

Imaginons une de ces unités, prolongée vers le bas en une racine ; elle assure sa nutrition minérale et azotée (par la racine), sa nutrition carbo-née (par la feuille), les transports de substances (par l'entrenœud, élément de tige), les échanges gazeux de la respiration et de la photosynthèse (par la feuille), les synthèses (par la feuille et le bourgeon) : c'est une plante autonome, un individu complet. Le bourgeon axillaire produira soit une tige feuillée appelée à fleurir ultérieurement, soit directement une unité florale ; les fleurs évolueront en fruits contenant des embryons enclos dans les graines, qui assureront l'avenir et la multiplication de cet être végétal unitaire. *La plante entière et tous ses devenirs sont, potentiels, dans un seul élément foliaire.*

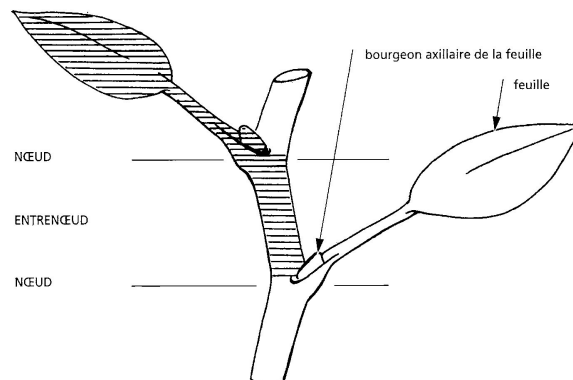


Fig. 53 - Organisation fondamentale de la tige (schéma). L'ensemble [entrenœud + feuille + bourgeon axillaire] (en grisé) est l'élément modulaire de base, seul responsable, par superpositions et modifications, de l'édification de l'appareil aérien des plantes.

La tige qui, dans bien des cas, donne à la plante sa physionomie, est en réalité une dépendance des feuilles qu'elle porte ; c'est la feuille qui est l'élément structural essentiel, et non la tige ; la tige n'apparaît qu'autant que de nouvelles feuilles apparaissent. Malgré l'aspect de certaines plantes dont les tiges semblent nues, l'organisation de la plante montre qu'il n'y a pas de tige sans feuilles,

et que réciproquement toute feuille s'insère sur une tige. De même, tout bourgeon axillaire est associé à une feuille, qui peut être minuscule et méconnaissable, ou disparue depuis longtemps, mais dont l'existence est indiscutable.

Le bouturage, dont il a été question plus haut (voir aussi le chapitre 9, 1), très largement utilisé pour la multiplication des plantes cultivées, est une application pratique importante de cette réalité ; il permet la restauration d'une plante entière à partir d'un bourgeon porté par un fragment de tige.

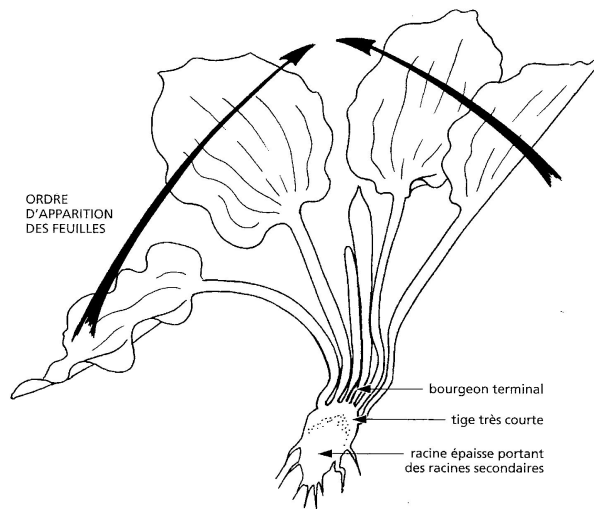


Fig. 54 - Une tige courte porte des feuilles : la rosette de plantain (*Plantago major*) en coupe longitudinale. Les feuilles apparaissent successivement au sommet d'une tige très courte. On tendrait à croire que les feuilles du plantain sont toutes insérées au même niveau, c'est à dire que la tige est nulle ; mais au contraire, chaque nouvelle feuille qui se développe au centre de la rosette entraîne l'apparition d'un élément de tige (entrenœud) excessivement réduit ici. La tige existe bien, elle s'accroît, lentement, en conséquence de l'apparition des feuilles. Les feuilles sont d'autant plus jeunes qu'elles sont près du centre de la rosette (près du bourgeon dont elles sont issues).

La tige s'édifie au fur et à mesure de la production de feuilles successives (fig. 50, 53, 54 et 55) ; celles-ci ne sont portées que par des tiges jeunes. Les feuilles âgées tombent après quelques mois ou quelques années (selon les espèces), laissant chacune une *cicatrice foliaire* et un *bourgeon axillaire* sur le rameau ; ce secteur du rameau ne portera jamais plus d'autres feuilles, mais ses bourgeons produiront de nouveaux rameaux qui, eux, seront feuillés.

Le langage commun veut qu'un arbre «se couvre de feuilles» au printemps, mais c'est là une image elliptique : aucune feuille n'apparaît sur les rameaux qui ont passé l'hiver dénudés ; les nouvelles feuilles sont sur des rameaux neufs prolongeant ceux de l'an dernier.

La production de nouvelles feuilles implique une croissance de l'ozgazzisnze.

Cette affirmation est l'une des rares qui ne souffrent pas d'exception ; même dans le cas de rameaux courts dont l'allongement passe inaperçu, les nouvelles feuilles sont portées par une partie nouvelle qui se superpose à la partie préexistante du rameau : dans la mesure où de nouvelles feuilles sont produites, l'allongement du rameau n'est jamais nul.

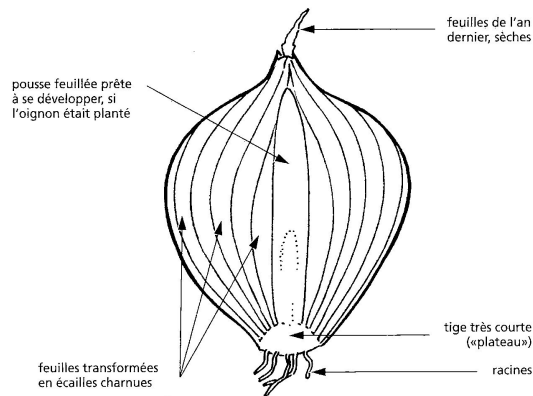


Fig. 55 - Une plante entière, malgré les apparences : le bulbe d'oignon, vu en coupe longitudinale.

Les feuilles sont transformées en écailles épaisses et charnues ; elles apparaissent successivement à partir du bourgeon situé au centre du bulbe. L'apparition des feuilles entraîne l'édification d'une tige, extrêmement courte dans ce cas, mais qui s'accroît verticalement : sa partie inférieure est plus âgée que sa partie supérieure.

Quand l'oignon est planté et en activité, il produit, à la saison favorable, une tige allongée et verticale, portant des fleurs à son sommet.

La feuille est susceptible de revêtir des apparences diverses : elle peut se différencier en organes n'ayant ni forme ni fonction foliaires. Ces pièces transformées ont des rôles spécialisés, ou sont associées à des tiges qui, elles, assument des rôles spécialisés.

Les tuniques superposées de l'oignon, jaunes et sèches à l'extérieur, blanches et charnues à l'intérieur, sont des feuilles insérées sur une tige extrêmement courte formant le « plateau » basal de l'oignon (fig. 55).

Les petites languettes blanches qui couvrent le rhizome de chiendent (tige souterraine) sont ses feuilles (fig. 107).

Le minuscule bourrelet qui cerne, d'un côté, chaque « œil » de la pomme de terre représente une feuille ; la pomme de terre, organe portant des feuilles, est donc une tige hypertrophiée (fig. 57). Le bourgeon axillaire de cette petite feuille est le mamelon central de l'œil, susceptible de germer, c'est-à-dire de donner une tige végétative portant d'abord des petites feuilles réduites, puis, à la lumière, de grandes feuilles vertes, fonctionnelles.

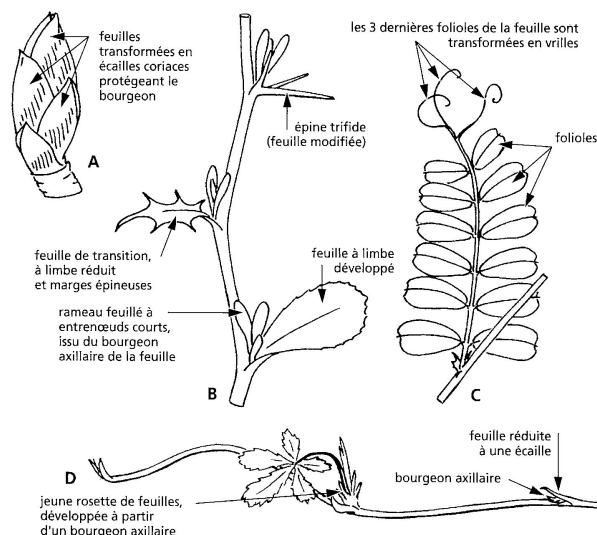


Fig. 56 - Quelques exemples de feuilles transformées.

A - Bourgeon de marronnier d'Inde, entouré d'écailles coriaces : les écailles, protégeant des rigueurs hivernales le méristème et quelques ébauches de feuilles, sont des feuilles modifiées.

B - Rameau d'épine-vinette ; il porte des feuilles vertes à limbe développé et d'autres, équivalentes aux précédentes, transformées en épines trifides ; on observe des formes intermédiaires entre ces deux extrêmes. Les bourgeons axillaires de ces feuilles, qu'elles soient développées ou épineuses, produisent des rosettes de petites feuilles vertes, portées par des rameaux à entrenœuds courts.

C - Feuille composée de vesce (*Vicia sativa*) : la feuille est formée d'un ensemble de folioles dont certaines sont transformées en vrilles qui permettent à cette herbe de grimper en s'accrochant aux plantes et aux objets environnants.

D - Tige rampante de potentille (*Potentilla reptans*) ; ses feuilles sont réduites à des écailles fragiles ; leurs bourgeons axillaires produisent des rosettes de feuilles développées. Seules les feuilles développées pratiquent la photosynthèse.

Les fleurs se développent à partir de bourgeons terminaux ou axillaires ; les feuilles qui leur sont associées (= bractées) peuvent être modifiées et bien différentes des autres portées par la plante (**fig. 58**), mais ce n'est pas toujours le cas.

Exemples de bractées très différentes des feuilles :

- les écailles translucides à la base du pédicelle de chaque fleur de muguet (**fig. 57**) ;

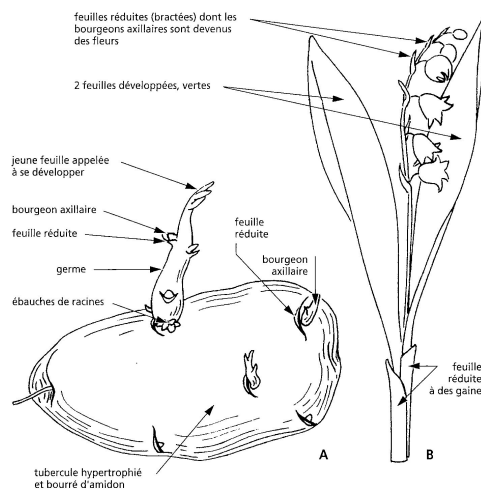


Fig. 57 - Feuilles méconnues chez des plantes bien connues.

A - La pomme de terre est une tige feuillée souterraine. Elle porte des feuilles réduites à de petits bourrelets (ce sont les «yeux» du tubercule) ; leurs bourgeons axillaires produisent, en se développant, les «germes» (tiges appelées à sortir du sol et à porter des feuilles développées).

B - Trois aspects de la feuille dans la pousse feuillée du muguet. La base des grandes feuilles vertes est entourée de feuilles réduites à des gaines rosées ; chaque petite fleur est issue du bourgeon axillaire d'une feuille réduite à une écaille translucide et fragile.

- les petites languettes vertes disposées en cercle sous l'inflorescence de carotte ;
- les grandes pièces rouges en forme de feuilles qui entourent les inflorescences de *Poinsettia*.

Les différents organes qui constituent l'édifice floral doivent s'interpréter comme des feuilles spécialisées, vouées à des fonctions spécifiques et non plus aux fonctions métaboliques foliaires typiques. Sépales et pétales forment deux cycles de feuilles modifiées, périphériques et superposés, protecteurs à l'égard des organes sexuels internes ; ces pièces peuvent en outre être attractives à l'égard des agents pollinisateurs. Les étamines doivent se comprendre comme des feuilles réduites portant sur leurs marges des sacs où s'élabore le pollen (le grain de pollen contient le gaméophyte mâle).

Au centre de la fleur, les carpelles sont des feuilles ovulifères ; les ovules, portés sur leurs marges, contiennent les gaméophytes femelles. Repliées ou assemblées, ces feuilles carpellaires constituent des chambres closes où les ovules sont enfermés. (On peut imaginer, comme élément unitaire, la feuille ovulifère de *Cycas*, élargie et pliée longitudinalement, voir **fig. 47**).

La gousse de pois est particulièrement explicite (**fig. 131**, p. 391) : on y reconnaît une feuille pliée longitudinalement, suturée le long de ses marges ; à leur face interne, les marges portent les ovules (ce sont les petits pois).

La cerise résulte de la transformation d'une feuille carpellaire, contenant un seul ovule.

Cinq feuilles carpellaires contribuent à la constitution d'une pomme (**fig. 134**) : on reconnaît les cinq loges contenant les pépins (c'est-à-dire les graines, qui résultent de la maturation des ovules).

Ainsi conçue, la fleur est homologue d'un rameau feuillé dont les feuilles sont adaptées à des fonctions spécialisées, et les entrenœuds excessivement courts. Chez certaines plantes dont on dit la fleur particulièrement primitive, comme les *Magnolia*, la fleur termine un rameau ; les pièces florales sont en nombre variable, comme le sont les feuilles le long du rameau ; elles sont en outre disposées en une suite spiralée le long d'un axe moins court que celui de la plupart des fleurs ; cette disposition prolonge celle, spiralée sur un axe à entrenœuds longs, des feuilles ordinaires sur le rameau. L'étude de ces plantes à fleurs dites primitives et des cas tératologiques, fréquents surtout chez les plantes horticoles à fleurs doubles, révèle souvent l'existence de pièces de nature intermédiaire, qui expriment un passage feuille-sépale, ou sépale-pétale, ou pétale-étamine (**fig. 59**). L'unité foliaire fondamentale de la plante n'est pas une vue de l'esprit, elle correspond à une réalité mise en évidence par l'observation du passage continu en une séquence feuille-sépale-pétale-étamine-carpelle.

Il arrive parfois qu'un sépale de rose se développe anormalement en une feuille semblable aux feuilles végétatives (**fig. 59**).

Chez des roses à fleurs doubles, on peut rencontrer un pétale externe dont une moitié est plus petite, de texture épaisse, et colorée en vert ; cette pièce est pour une part de type sépale, pour le reste, de type pétale. C'est typiquement un organe ambigu, intermédiaire.

Chez les roses et les pivoines à fleurs doubles, on observe fréquemment des pièces internes semblables à de petits pétales, colorés, portant d'un côté un sac jaune pollinifère ; ce sont des intermédiaires entre pétales et étamines (**fig. 59**). Ces anomalies rappellent que roses et pivoines à fleurs simples (dans leurs formes sauvages) ont cinq pétales et de nombreuses étamines ; dans les formes horticoles, les pétales sont nombreux et les étamines, absentes ou peu nombreuses : les étamines sont toutes ou presque transformées en pétales, ce qui donne à la fleur un volume qui réjouit l'homme mais qui, biologiquement, est une absurdité puisque la duplication de la fleur entraîne dans ce cas sa castration.

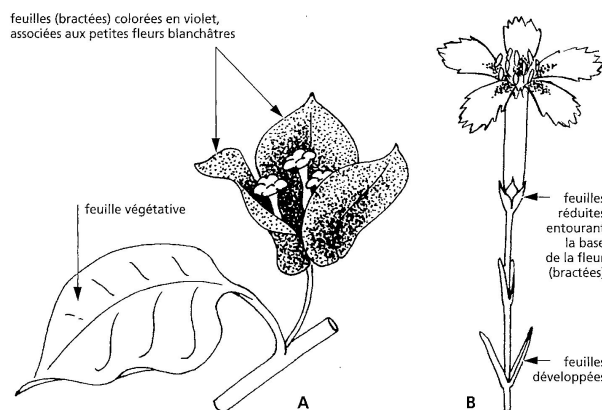


Fig. 58 - Feuilles et bractées.

A - Le bougainvillier est décoratif par ses grandes bractées colorées de rouge pourpré et non par ses fleurs blanchâtres, petites et discrètes.

B - Les bractées de l'œillet sauvage (*Dianthus deltoides*) passent inaperçues ; ce sont les petites écailles triangulaires qui entourent la base du calice.

Cette progression qui montre la nature foliaire des pièces florales est généralement masquée par la profonde différenciation des organes. Dans la plupart des fleurs qui nous entourent, on ne peut pas

reconnaître facilement le rameau feuillé qu'elles représentent tant leur architecture et la structure de leurs organes sont spécialisées.

Chez le pêcher, l'insertion des feuilles trace une spirale le long du rameau ; la fleur a, au contraire, un plan d'organisation cyclique : sépales et pétales sont disposés en cercles superposés, le long d'un axe extrêmement court.

Les recherches morphogénétiques récentes, les comparaisons avec des plantes primitives et fossiles, les études tératologiques, s'accordent à montrer que toutes les parties de la plante, sauf sa racine, sont des unités foliaires homologues. Mais la notion d'homologie ne doit pas faire oublier l'importance de la différenciation et la précocité de la prédestination des futurs organes. Quand un méristème cesse de produire des feuilles végétatives pour se transformer en fleur, son aspect change profondément ; dès lors, et sauf accident, il ne produira plus de feuilles, mais des pièces florales : sépales, pétales, étamines, carpelles, sont déjà prédéterminés bien qu'aucune de leurs ébauches ne soit encore matériellement constituée.

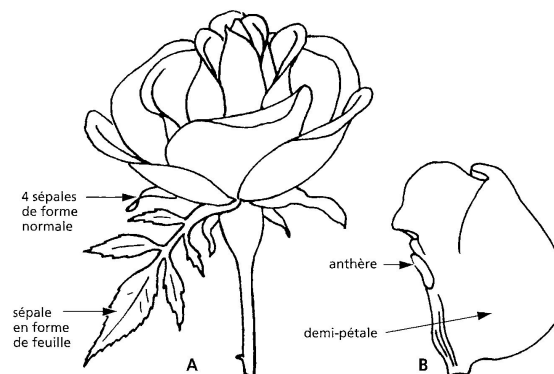


Fig. 59 - Formes de passage entre différentes catégories d'organes, chez la rose.

A - L'un des cinq sépales de la fleur ressemble à une petite feuille de rosier à base élargie ; deux des autres sépales sont terminés par une sorte de petite foliole, évoquant une feuille de rosier encore plus réduite ; les deux derniers sépales n'ont rien des feuilles végétatives. On voit donc dans ce calice un passage graduel entre feuilles végétatives et sépales morphologiquement typiques.

B - Pétale situé près du cœur de la fleur, au niveau des étamines. La moitié droite de l'organe est celle d'un pétale ; la moitié gauche porte une loge d'anthère et est donc une demi-étamine (qui ne contient toutefois pas de pollen normal). C'est une pièce intermédiaire entre pétale et étamine.

Le monde des plantes à fleurs, riche de 240 000 espèces, présente une immense variété de formes et d'organisations, qui se résout à des modifications et adaptations d'organes unitaires de nature foliaire, ou d'appareils complexes composés de tels organes.

Le sommet de la feuille de pois est transformé en vrilles grâce auxquelles la plante peut grimper dans la végétation environnante (**fig. 56** et **113**).

La vigne produit aussi des vrilles qui lui permettent de monter à l'assaut des arbres ; ces organes préhensiles correspondent ici à des inflorescences transformées : on observe d'ailleurs souvent des vrilles portant un petit grappillon de raisin.

La fleur de la rose de Noël (hellébore noir²²) comprend de grands sépales blanc-rosé et de petits pétales vert pâle, discrets, en forme de cornets dont la face interne est nectarifère (**fig. 60**) : les pétales ne sont pas de grandes pièces colorées, mais sont transformés en glandes attractives à l'égard des insectes qui visitent la fleur.

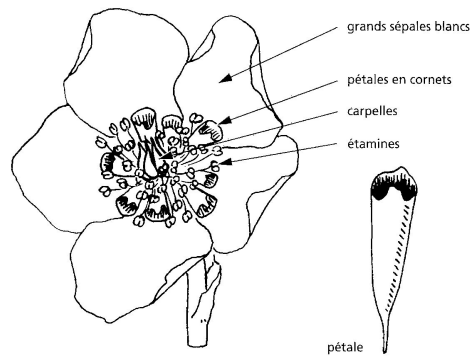


Fig. 60 - Les pétales cachés de la rose de Noël (*Helleborus niger*). Les grandes pièces périphériques blanches et décoratives sont les sépales ; par contre, les pétales passent facilement inaperçus : ils sont transformés en petits cornets verts ; leur face interne sécrète du nectar.

Il n'est pas nouveau de voir dans la plante le résultat de la répétition d'un module unique (la feuille) modifié et assemblé de façons très diverses ; cette conception avait été pressentie dès la fin du XVIII^e siècle par le savant poète Goethe. Se basant sur d'excellentes observations qu'il avait faites dans le jardin botanique de Palerme, il a reconnu l'unité foliaire fondamentale, dénominateur commun de toutes les formes, de toutes les organisations qui différencient les plantes les unes des autres ; et il appela *Métamorphose des plantes* cette variabilité d'une structure élémentaire.

Notion de développement indéfini

Lorsqu'un animal se développe, la croissance puis la différenciation affectent progressivement l'organisme entier, jusqu'au moment où tous ses organes, tous ses tissus, sont différenciés ; son développement est alors achevé. Il n'y a plus aucune possibilité d'apparition d'un nouvel organe.

Chez les végétaux au contraire, la croissance s'accompagne de la mise en réserve de massifs juvéniles tout le long des tiges, dans les bourgeons. Tout au long de la vie de la plante, ces îlots méristématiques permettent l'apparition de nouveaux organes : l'individu se développe aussi longtemps qu'il reste en vie. Dans des cas particuliers, des méristèmes nouveaux peuvent même apparaître à partir de tissus déjà différenciés.

Parallèlement, la prédétermination des territoires indifférenciés est incomplète et tardive ; ces deux phénomènes confèrent au végétal des possibilités de régénération, de renouvellement, de réajustement des structures et des fonctionnements dont les animaux organisés ne présentent guère d'équivalent.

Cette souplesse biologique permet la régénération d'un organisme végétal endommagé (comme chez les arbres d'alignement outrageusement taillés) ; elle permet aussi, chez de nombreuses espèces végétales, des redémarrages successifs du cycle vital à partir de fragments de plantes (par bouturage par exemple).

Chez un arbre sénescant s'installent des déséquilibres dont le plus important, peut-être, est dû à une disharmonie entre le volume des tissus conducteurs des sèves et les besoins de l'organisme entier ; l'arbre perd progressivement sa vigueur et s'achemine vers la mort. Mais si l'on bouture un fragment de rameau (portant au moins un bourgeon), on obtiendra une jeune plante vigoureuse, ne portant pas trace de l'amoindrissement physiologique de la plante-mère (**fig. 61**). Cette jeune plante n'aura cependant pas les caractéristiques d'une plantule germée depuis peu. Le peuplier d'Italie fut à l'origine un arbre à branches redressées en raison d'un accident génétique, apparu, semble-t-il, au début du XVIII^e siècle. L'accident n'affectait qu'un seul individu, mâle (les peupliers sont unisexués) ; bouturé à des millions d'exemplaires, ce même individu se rencontre sous la forme de vieux arbres mourants ou de jeunes plants au départ d'un nouveau développement.

Le framboisier produit une touffe de tiges qui s'épaississent avec l'âge et deviennent séniles en peu d'années ; dans les conditions naturelles, la plante émet des jeunes tiges à partir de ses racines, à quelque distance de la vieille touffe qui périt ; les jeunes tiges, vigoureuses, lui succèdent. La plante se régénère ainsi spontanément, sans intervention humaine.

Dans tous les cas, il s'agit d'un seul et même individu génétique, exprimant des âges physiologiques différents. Cette possibilité du végétal est largement utilisée pour la propagation des variétés améliorées.

Remarque. Une différence profonde entre l'animal et le végétal apparaît ici. Le devenir de l'animal est déterminé dès la formation de l'embryon ; son développement aboutit à différencier des organes ayant chacun une fonction propre, et dont le fonctionnement est sous la dépendance d'un système régulateur hiérarchisé et d'autant plus centralisé que l'animal se place à un niveau élevé dans l'échelle de l'évolution (et de la classification) ; l'ontogénie animale est un phénomène prédéfini, centralisé et achevé.

L'ontogénie végétale, jamais terminée, se déploie tout au long de la vie de la plante ; le devenir d'un bourgeon ne se détermine que très tardivement ; la centralisation de la régulation morphogénétique et fonctionnelle est très faible, chaque rameau ayant une relative autonomie dans son développement. Corrélativement, les sièges des diverses fonctions (par exemple, évacuation des déchets gazeux, assimilation, biosynthèses de toutes sortes et en particulier hormonales, perception des stimulus...) sont dispersés dans l'organisme et non centralisés en un organe (ou une région) spécialisé.

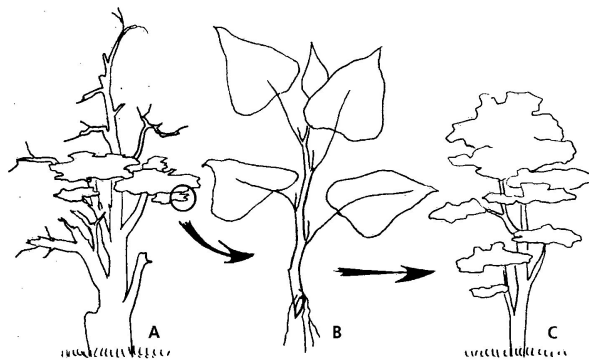


Fig. 61 - L'ontogénie des végétaux n'est pas définie : un vieil individu peut (dans certaines conditions) retrouver un état juvénile.

A - Arbre sénescant, sur le point de mourir de vieillesse. On en prélève un rameau bien vivant.

B - Ce rameau est bouturé : on permet l'apparition de racines à sa base. On obtient ainsi une jeune plante.

C - Un jeune arbre vigoureux résulte de la croissance de la bouture. L'individu génétique initial se perpétue sous la forme d'un nouvel arbre.

Cette remarque permet de considérer en quelque sorte le végétal comme un être dont la vie repose sur la souplesse, l'adaptation ; toute différenciation laisse, en réserve dans les bourgeons, la possibilité d'autres différenciations. L'efficacité fonctionnelle est atteinte sans gros organes centraux, sans régulation centralisée, sans lourd investissement d'énergie. C'est peut-être cette forme d'inventivité qui est responsable du succès biologique des Angiospermes.

3 - STRUCTURE DES ORGANES

La cellule végétale

Tous les êtres vivants, à l'exception des Procaryotes, sont constitués de cellules parfaites, très comparables entre elles dans leur organisation et dans leur fonctionnement ; toutes ont en commun un cytoplasme limité à l'extérieur par la membrane plasmique ; un noyau et son nucléole ; deux réticulum endoplasmiques, lisse et rugueux ; un appareil de Golgi ; des mitochondries et peroxysomes ; un cytosquelette fibreux avec ses microtubules et un centrosome qui semble les contrôler (mais seuls les animaux ont un centriole dans le centrosome). Corrélativement, le fonctionnement de base de la cellule vivante est le même dans l'ensemble du monde vivant. Cependant, la cellule végétale se distingue de la cellule animale par sa paroi pecto-cellulosique, par ses vacuoles très développées et par ses plastides dont certains assurent une fonction typiquement végétale, la photosynthèse (**fig. 62**).

Nous nous bornerons à présenter, dans le cadre des végétaux supérieurs essentiellement, ces caractéristiques remarquables.

La paroi cellulosique (de *Cella* = loge, pièce d'une maison ; *Cellula* = logette, petite case ; la cellulose forme la paroi des petites cases que sont les cellules).

Si la cellule animale est généralement nue, la cellule végétale est entourée d'une paroi renforcée d'un dépôt cellulosique ; cette caractéristique se rencontre chez tous les végétaux, à l'exception des bactéries et de certains champignons.

Rappelons que chez les champignons dits «supérieurs» la paroi cellulaire est renforcée par de la chitine et non par de la cellulose (chap. 5, 2).

Les seuls végétaux à cellules nues sont quelques algues flagellées, et des champignons «inférieurs» comme les Myxomycètes ; en outre, les gamètes, et en particulier les cellules sexuelles des plantes supérieures, sont dépourvus de parois cellulosiques. La paroi cellulosique est apparue très tôt dans l'histoire de la vie, chez les Algues bleues (Procaryotes) dont la paroi est constituée d'une fine membrane cellulosique entourée, à l'extérieur, d'une enveloppe gélatineuse.

La membrane plasmique (étymologie : *Plasma* = forme) de la cellule végétale est doublée extérieurement d'une paroi cellulosique qui devient rigide au terme de la différenciation cellulaire ; les cellules végétales ont donc une *forme définie*. La paroi séparant deux cellules contiguës est double (**fig. 63**) : elle est constituée d'une lamelle moyenne pectique²³ de part et d'autre de laquelle sont appliquées les parois cellulosiques de chacune des deux cellules ; puis, au contact des cytoplasmes, se trouvent les deux membranes plasmiques. La paroi pecto-cellulosique est perméable.

La cellulose est un polysaccharide dont la molécule est formée de milliers d'unités glucose assemblées en une chaîne parfaitement droite.

Les molécules s'assemblent en *miaofibrilles* (qui mesurent 10 nm de diamètre et plusieurs µm de longueur) à l'intérieur desquelles les molécules, unies entre elles par des liaisons hydrogène, sont très cohérentes. Les microfibrilles s'assemblent en faisceaux de dix pour former les *macrofibrilles* (d'un diamètre d'environ 50 nm). Cette organisation donne à la cellulose des propriétés mécaniques qui justifient l'utilisation textile des fibres végétales.

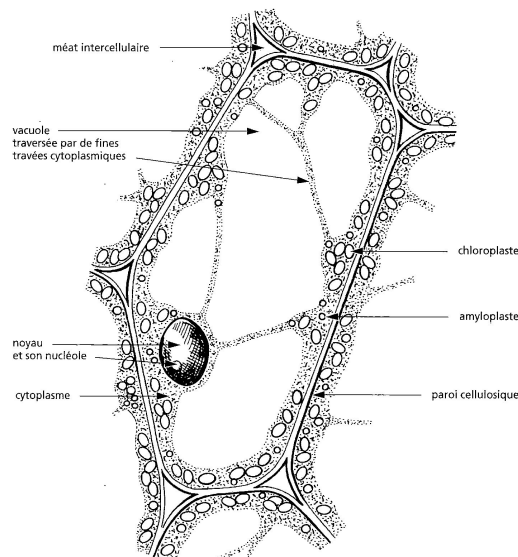


Fig. 62 - Les principales caractéristiques de la cellule végétale (schéma). La paroi cellulosique rigide donne à la cellule sa forme définie ; les méats intercellulaires sont pleins d'air. La grande vacuole, traversée par des filets de cytoplasme ténus, occupe la plus grande partie du volume cellulaire.

La cellulose est le composé organique le plus abondant à la surface du globe.

La paroi cellulosique est formée de plusieurs couches qui se déposent successivement, de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule (**fig. 64**). L'orientation et la disposition des fibrilles de cellulose ne sont

pas identiques dans les différentes couches : le premier niveau de cellulose (paroi primaire) permet la multiplication des cellules ; les suivants (paroi secondaire) permettent leur allongement ; enfin la paroi devient indéformable quand la différenciation cellulaire est achevée.

La paroi cellulosique est interrompue par des pores, les *plasmodesmes* (de *Desmos* = lien), propres aux végétaux. A leur niveau, il y a continuité entre les cytoplasmes des deux cellules adjacentes ; ils autorisent les molécules à migrer plus facilement d'une cellule à l'autre chez les végétaux que chez les animaux (**fig. 63**).

Au niveau d'un plasmodesme, les deux cytoplasmes communiquent par un canal cytoplasmique ténu, d'un diamètre de 20 à 40 nm.

Chez des cellules jeunes, les parois de deux cellules contiguës sont étroitement jointives ; mais rapidement, avec leur différenciation, la lamelle moyenne se fend dans les angles des cellules, déterminant des petits volumes (tri- ou tétragones en général), pleins d'air, appelés méats ou espaces intercellulaires. Progressivement, ces fentes peuvent s'allonger, séparant partiellement deux faces cellulaires accolées. Ce phénomène crée un espace atmosphérique intratissulaire qui pénètre tous les organes de la plante et favorise les échanges gazeux entre les tissus et l'atmosphère ambiante.

Cette atmosphère interne à la plante a une composition variable ; elle s'enrichit en oxygène lorsque la photosynthèse est intense, et en dioxyde de carbone lorsque la respiration tissulaire consomme cet oxygène.

La vacuole (de *Vacuum* = vide). La vacuole est une inclusion de grande taille, propre à la cellule végétale, contenant un liquide ; elle apparaît généralement vide au microscope (**fig. 62**).

La cellule jeune contient quelques petites vacuoles qui, pendant la différenciation cellulaire, s'accroissent et fusionnent en une seule ou un petit nombre (**fig. 64**) ; la vacuole d'une cellule adulte peut occuper au moins 80% de son volume.

Dans le cas général, les vacuoles contiennent de l'eau, des ions et des nutriments solubles que la cellule y stocke. La concentration du suc vacuolaire est très élevée, plus que celle du cytosol et des liquides extracellulaires.

L'entrée d'eau dans la vacuole provoque la *turgescence*, pression hydrostatique à l'intérieur de la cellule, équilibrée par la force de résistance de la paroi.

La pression de turgescence varie entre 5 et 20 atmosphères, chez la plupart des végétaux, et peut être plus élevée chez certains ; la paroi cellulosique doit pouvoir résister à cette pression élevée.

Cette pression permet un allongement des cellules végétales bien plus rapide que celui qu'on observe dans les cellules animales.

Une cellule végétale peut s'accroître de 20 à 75 µm par heure.

Les substances les plus souvent contenues dans des vacuoles sont glucidiques, et en particulier des substances de réserve solubles (voir **fig. 67**).

Les vacuoles renferment généralement du glucose, du fructose, du saccharose, du maltose.

C'est dans les vacuoles qu'est contenu le saccharose stocké dans la racine de la betterave à sucre, ou dans la grosse tige de la canne à sucre.

Il en est de même de l'inuline, glucide de réserve synthétisé par les Composées entre autres, responsable du goût douceâtre des légumes fournis par ces familles (le fond d'artichaut, ou encore le topinambour).

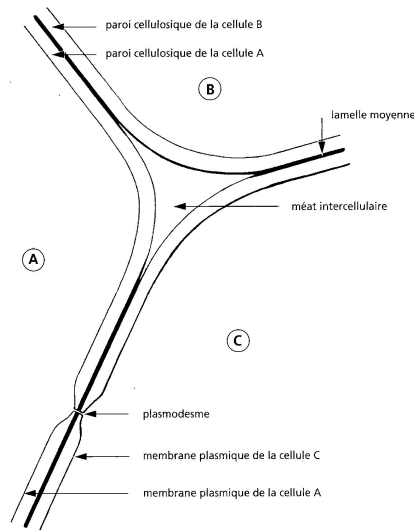


Fig. 63 - La paroi pecto-cellulosique de la cellule végétale (schéma de la zone de contact entre trois cellules contiguës, A, B et C).

La membrane plasmique de chaque cellule est doublée extérieurement par un dépôt de cellulose : la paroi séparant deux cellules voisines est formée de ces deux niveaux celluloseux accolés, séparés par la lamelle moyenne pectique.

Les méats intercellulaires résultent du décollement, au niveau de la lamelle moyenne, des parois celluloseuses des cellules en contact ; ils contiennent des gaz constituant une atmosphère interne au tissu, et dont la composition n'est pas exactement celle de l'air en raison de l'activité métabolique et photosynthétique des cellules.

Au niveau du plasmodesme, il y a continuité entre les cytoplasmes des cellules A et C (pour une raison didactique, le plasmodesme est plus agrandi que le reste du schéma).

Dans les tubercules des *Ophrys*, *Orchis* et autres Orchidées, les vacuoles cellulaires contiennent un mucilage.

Mais bien d'autres substances peuvent se rassembler dans des vacuoles, comme des réserves protéiques, des pigments, des hétérosides, des alcaïdes, des lipides, des huiles essentielles, des tanins, des résines ou des latex, ainsi que des substances qui cristallisent dans les vacuoles (des oxalates ou des carbonates de calcium, de la silice). Les substances hydrophobes ou solidifiées se trouvent souvent dans des vacuoles spécialisées, de tailles diverses.

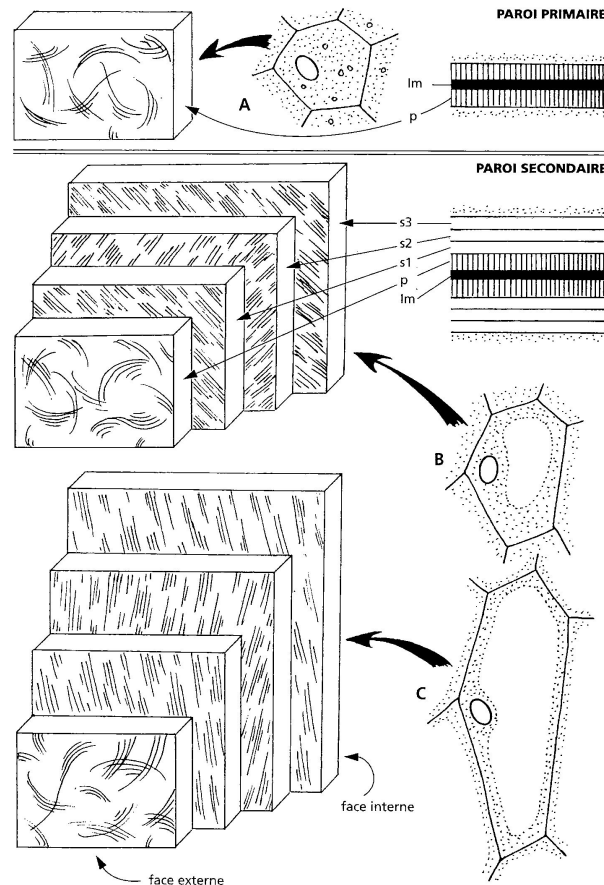


Fig. 64 - Édification de la paroi cellulosique et croissance cellulaire (explication schématique). **A** - Cellule juvénile (méristématique). Sa membrane est doublée d'une paroi cellulosique primaire dans laquelle les faisceaux de fibres de cellulose ne sont pas orientés. De telles parois cellulaires s'observent dans des tissus qui s'accroissent par divisions cellulaires (mèrese) ; elles sont peu épaisses, souples et déformables.

A droite, schéma de la paroi séparant deux cellules contiguës : une paroi cellulosique primaire (**p**) se trouve de part et d'autre de la lamelle moyenne (**lm**).

A gauche, représentation cavalière de la paroi primaire sur laquelle on a indiqué que les fibres de cellulose sont disposées sans orientation.

B - Cellule en cours de différenciation. La paroi cellulosique secondaire s'est édifiée sur la paroi primaire, à l'intérieur de chaque cellule ; constituée ici de trois couches successives.

A droite, schéma de la paroi séparant deux cellules contiguës : de part et d'autre de la lamelle moyenne (**lm**), on observe une paroi cellulosique complexe qui s'est édifiée progressivement, couche par couche : sur chaque paroi primaire (**p**), se sont déposées les trois couches successives (**s1**, **s2**, **s3**) de la paroi secondaire.

A gauche, vue cavalière de la paroi d'une cellule en cours de différenciation. Chaque couche vient s'appliquer à la face interne de la précédente et contient des fibrilles toutes parallèles entre elles. D'une couche à la suivante, l'orientation des fibrilles s'inverse. Cette orientation est suggérée schématiquement sur chaque couche.

La paroi de cette cellule est plus épaisse que celle de la cellule **A**. Elle est rigide mais reste relativement déformable par extension.

C - Cellule différenciée, au terme de la phase d'auxèse (croissance par allongement cellulaire).

A gauche, l'allongement de la cellule a entraîné une extension des parois secondaires au cours de laquelle les fibrilles de cellulose se sont redressées. Lorsque la croissance est terminée, les fibrilles sont toutes orientées dans le sens d'allongement de la cellule ; ses parois sont alors devenues à peu près indéformables.

lm = lamelle moyenne, **p** = paroi cellulosique primaire

s1, s2, s3 = paroi secondaire, couches de cellulose déposées successivement, de l'extérieur à l'intérieur de la cellule.

La solution colloïdale contenue dans la vacuole constitue une réserve

- d'eau,
- de substances minérales et organiques,
- de déchets et/ou de substances qui ne semblent pas intervenir dans le métabolisme de la plante (tanins, alcaloïdes, oxalate de calcium...).

Les plastes (de *plastos* = formé, modelé, en relief ; allusion à une forme tridimensionnelle apparaissant, au microscope optique, dans le cytoplasme qui semble uniforme et amorphe). Ce sont des sortes de mitochondries spécialisées, caractéristiques des végétaux ; ils manquent cependant chez les Procaryotes et les champignons.

Les divers types de plastes colorés, chloroplastes et chromoplastes, portent le nom générique de chromatophores (de *Chroma* = couleur et *phorein* = porter).

La majorité des plantes actuelles contiennent des *chloroplastes* (de *chloros* = vert). Ils sont le siège de la photosynthèse, réaction qui occupe la première place parmi tous les phénomènes chimiques ayant lieu sur Terre, qu'ils soient d'origine naturelle ou industrielle. Première place en raison :

- de la masse de substances mises en jeu,
- de la production de glucides, essentielle pour l'ensemble du monde vivant dont la principale source d'énergie cellulaire est le glucose et dont la nutrition doit comporter les sucres hydrolysables en glucose,
- et surtout de l'émission d'oxygène, nécessaire à la vie aérobie, et dont c'est la seule source.

Les plastes actifs dans une photosynthèse ne se différencient qu'à la lumière.

Exceptions : les embryons du gui ou des agrumes par exemple, contenus dans des graines elles-mêmes enfermées dans des fruits, se développent à l'abri de la lumière. Ils sont cependant verts et contiennent des chloroplastes.

Les chloroplastes des plantes supérieures sont des organites ovoïdes de grande taille, comparés aux autres organites cytoplasmiques ; leur longueur peut atteindre 10 µm. Comme les mitochondries, il se déplacent dans le cytoplasme, entraînés par le mouvement de cyclose. Les chloroplastes des Algues vertes peuvent être beaucoup plus grands et avoir des formes variées.

Les chloroplastes de *Spirogyra* (algue filamenteuse), en lame étroite et denticulée, enroulés en spirale, forment plusieurs spires sur la longueur de la cellule ; celle-ci, très grande, mesure environ 0,25 mm. Chez *Ædogonium*, un unique chloroplaste plan dessine un réseau et s'étend dans toute la cellule. Chez *Chlamydomonas*, l'unique chloroplaste de la cellule, en forme de vase hémisphérique, contient le noyau et le cytoplasme périnucléaire (voir [fig. 26](#)).

Les chloroplastes de type «plantes supérieures» se trouvent, bien sûr, chez les Cormophytes (plantes vasculaires et Bryophytes), mais ils existaient déjà chez des plantes plus anciennes comme les Charophytes.

Le chloroplaste est entouré de deux membranes, l'une externe, l'autre interne ; elles contrôlent sélectivement le passage des métabolites et des ions. A l'intérieur du chloroplaste, une troisième membrane forme, par ses replis, les vésicules thylacoïdes (de *Thulacos* = poche, bourse ; en forme de poche) dont l'empilement donne les granums, images observées depuis des dizaines d'années au microscope optique. Les capteurs d'énergie lumineuse (chlorophylle et enzymes), producteurs d'ATP (adénosine triphosphate), sont situés dans les membranes des thylacoïdes.

Les produits de la photosynthèse (glucose) se forment entre les thylacoïdes et passent dans le cytoplasme en traversant les membranes grâce à des enzymes (les perméases) ; mais leur synthèse est plus rapide que leur élimination : le glucose se polymérise en amidon qui apparaît sous forme de granules dans les chloroplastes quand la photosynthèse est active.

Les leucoplastes (de *leucos* = incolore), contenant des protéines ou de l'amidon, sont des organites très voisins des chloroplastes dont ils semblent dériver, mais ils ne portent pas de chlorophylle. Ils sont très inégalement répartis dans les divers organes du végétal, et sont particulièrement abondants dans les tissus de réserves. Les amyloplastes (de *Amylos* = amidon) sont chargés d'amidon, forme de stockage par excellence.

La chair blanche de la pomme de terre est un tissu dont les grosses cellules sont bourrées de leucoplastes (**fig. 67**).

Les chromoplastes (de *Chroma* = couleur). Ils ont une organisation très semblable à celle des chloroplastes, mais ils portent des pigments autres que la chlorophylle ; certains chromoplastes sont le siège de photosynthèses.

C'est le cas de ceux qu'on trouve chez certaines Algues, tels que les rhodoplastes des Rhodophytes, colorés en rouge par la phycobiline.

D'autres chromoplastes sont photosynthétiquement inactifs bien qu'ils puissent intervenir en tant que capteurs d'énergie lumineuse. Ils sont chargés de pigments dits accessoires, comme les caroténoïdes (carotènes et xanthophylles), et peuvent se trouver, plus ou moins abondants, dans la plupart des organes verts.

Ils sont présents dans les feuilles. Le phénomène de jaunissement des feuilles à l'automne est dû à la disparition de la chlorophylle qui cesse alors de masquer la coloration des caroténoïdes qui pourtant existaient dans la feuille verte.

Les caroténoïdes permettent la récupération (et la mise à la disposition de la chlorophylle) de 40 à 45% de l'énergie qu'ils reçoivent sous la forme de radiations bleu-vert.

La différenciation de ces plastes à pigments accessoires n'est pas dépendante de la lumière ; ils colorent certains organes que la lumière n'atteint jamais dans les conditions normales.

La racine de carotte, toujours souterraine, est colorée en orangé par les carotènes contenus dans des chromoplastes.

De tels pigments accessoires sont encore responsables de la coloration de nombreux fleurs et fruits.

On peut citer :

les fleurs jaunes ou orangé de capucine, d'*Arnica*, des pensées jaunes, des renoncules, des narcisses, des *Forsythia* ;

les fruits rouge-orangé des tomates, de famour-en-cage (*Physalis*), plus ou moins jaune ou orangé du maïs ;

l'arille rouge qui entoure l'ovule d'if ;

les graines brun-orangé du roucou (*Bixa*), qui donnent un colorant naturel utilisé autrefois pour améliorer l'aspect du beurre ;

les stigmates de la fleur de safran qui parfument et colorent la cuisine orientale.

Les chromoplastes se différencient soit directement à partir de proplastides, soit à partir de chloroplastes préalablement différenciés.

Les fleurs de trolle sont d'abord vertes, colorées par des chloroplastes, puis elles deviennent progressivement jaunes à l'approche de la floraison : les chloroplastes se transforment et se chargent de caroténoïdes.

Les tissus végétaux

Les organes des végétaux supérieurs sont constitués de tissus plus ou moins spécialisés qui se juxtaposent ou s'imbriquent les uns dans les autres. Chacun d'eux assure un rôle spécifique dans le fonctionnement de l'individu végétal. L'étude descriptive des tissus constitue **l'anatomie végétale** ; elle permet de comprendre le fonctionnement des organes et de l'organisme dans sa totalité. Elle apporte des critères de ressemblance utiles à la systématique ; en outre, elle permet de caractériser des fragments d'organes et parfois d'approcher une détermination de la plante dont ils proviennent, alors même que ces fragments, trop partiels, ne permettent pas une étude morphologique classique.

Tissus méristématiques et méristèmes

(De *Meros* = partage et *Stema* = filament ; allusion aux divisions cellulaires et aux images de mitoses qui caractérisent ces tissus).

Un méristème est un massif de cellules juvéniles qui génère de nouveaux organes, de nouveaux tissus ; ceux-ci garderont, pendant un temps plus ou moins long, les caractéristiques

méristématiques. Certains méristèmes (ceux des bourgeons dormants par exemple) peuvent rester inactifs pendant longtemps (de nombreuses années) sans perdre leurs particularités ni leurs potentialités.

Ces tissus sont encore indifférenciés (même s'ils sont, dans certains cas, prédéterminés). On trouve un massif méristématique dans chaque bourgeon, ainsi qu'à la pointe de chaque racine ; les très jeunes organes, l'individu embryonnaire contenu dans une graine, sont constitués de tissus méristématiques ; enfin, toutes les zones où ont lieu des divisions cellulaires abondantes, et en particulier les cambiums, produisent des tissus méristématiques.

Les cellules méristématiques sont de petite taille ; leurs parois, fines, contiennent peu de cellulose ; leur cytoplasme, dense, apparaît bourré d'organites ; les vacuoles sont très petites, et les plastes n'existent que sous forme de minuscules proplastides ; le noyau occupe une partie importante du volume cellulaire (son volume restera constant, mais la cellule s'accroîtra considérablement au cours du développement de l'organe). Les cellules des méristèmes primaires sont à peu près isodiamétriques, celles des méristèmes secondaires, résultant du fonctionnement d'un cambium, sont au contraire parallélipédiques aplaties (**fig. 70**). Le contenu cellulaire se colore intensément aux colorants cytologiques usuels. Étroitement appliquées les unes contre les autres, les cellules ne laissent pas d'espaces entre elles (**fig. 65**).

Dans un tissu méristématique actif, les mitoses sont nombreuses et fréquentes. D'une manière générale, l'orientation de l'axe des mitoses n'est jamais quelconque ; elles se produisent, majoritairement, selon des orientations définies par la forme de l'organe en cours d'élaboration.

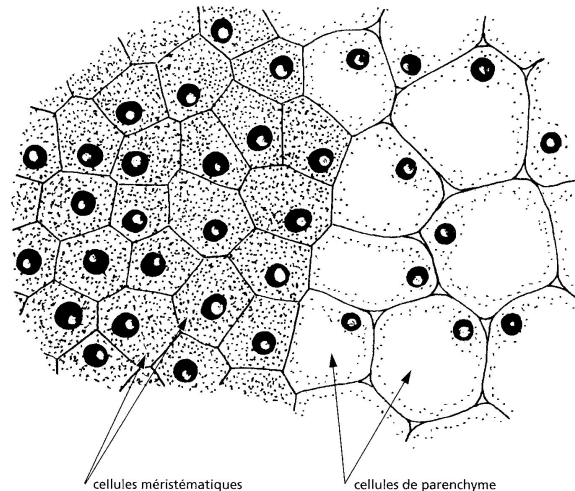


Fig. 65 - Cellules méristématiques (juvéniles et indifférenciées) à aspect caractéristique : petites, isodiamétriques, à noyau relativement gros et vacuoles très petites. Les **cellules de parenchyme**, même peu différenciées comme dans ce cas, ont un noyau comparativement moins volumineux, des vacuoles plus développées., un cytoplasme optiquement plus clair ; les méats intercellulaires sont plus développés.

Les divisions cellulaires se font transversalement au sens d'allongement d'un organe destiné à être long (tige, pétiole, racine) : les deux cellules résultant de la mitose se trouvent superposées dans le sens de la longueur.

Dans un organe destiné à être arrondi, isodiamétrique, les divisions cellulaires se font tangentielle (on les dit péricleines) : les deux cellules-filles résultant d'une mitose sont superposées dans le sens d'un rayon du volume à construire.

Chez certaines plantes, des portions d'organes restent méristématiques alors que le reste se spécialise ; ces portions pourront assurer une croissance tardive, appelée croissance intercalaire, intervenant alors que l'organe, dans son ensemble, est déjà différencié. C'est ce qu'on observe dans de nombreuses tiges de Monocotylédones, les chaumes de Graminées en particulier, où une croissance intercalaire se produit dans la région basale de chaque entrenœud ; elle permet l'allongement brutal de la tige, déjà complètement différenciée par ailleurs.

On distingue deux types de méristèmes ; ils diffèrent par l'aspect de leurs cellules et par leurs origines.

- Les méristèmes primaires sont ceux des bourgeons et des apex de racines ; ils proviennent tous, par divisions successives (de méristèmes) des deux premiers appareils dans l'individu encore embryonnaire, le méristème du sommet de la jeune tige (c'est la gemmule) et celui de la radicule.
- Les méristèmes secondaires résultent d'une réorganisation et dédifférenciation de tissus préalablement différenciés ; ce sont les deux cambiums. Leurs cellules diffèrent de celles des méristèmes primaires par leur forme, parallélipédique-allongée et non isodiamétrique, et leurs vacuoles bien développées.

Les parenchymes

(Étymologie : *Parenchyme* = épanchement, remplissage). Le fonctionnement des méristèmes donne un tissu fondamental appelé parenchyme. Les parenchymes ont des rôles précis et variés, ils ne doivent en aucun cas être considérés comme des «tissus de remplissage». Ce sont des tissus intensément vivants.

Le volume, la forme, l'épaisseur des organes, résultent généralement du développement de masses de parenchyme dont les cellules, bien que différenciées, sont peu spécialisées (**fig. 65**). Ce type de parenchyme est très répandu et constitue la plus grande partie des organes herbacés et tendres. Il est typiquement formé de cellules toutes semblables, assez grosses, à peu près isodiamétriques, à parois fines. Les méats intercellulaires sont bien développés.

Ces cellules ont généralement un contour un peu arrondi qui résulte du fait que leur suc vacuolaire est sous pression ; la forte turgescence du tissu contribue largement à la fermeté des tissus herbacés. Quand une plante manque d'eau (elle est alors en état de plasmolyse), le premier indice de fanaison est une perte d'eau au niveau du parenchyme.

Les parenchymes assimilateurs sont le siège de la photosynthèse ; leurs cellules sont chlorophylliennes et ils sont responsables de la couleur verte des organes. Pour assurer leur fonction, ces parenchymes sont nécessairement exposés à la lumière. On en distingue deux types, le parenchyme palissadique et le parenchyme lacuneux (**fig. 66**).

Le parenchyme palissadique est exposé à un fort éclaircissement. Il forme une couche peu épaisse qui tapisse la face supérieure des feuilles, immédiatement sous l'épiderme. Il est formé de peu de rangées de cellules hautes et étroites, allongées perpendiculairement à la surface qui reçoit la lumière ; étroitement appliquées les unes contre les autres, elles ne réservent pas de méats entre elles. Le cytoplasme de ces cellules est bourré de chloroplastes.

Le parenchyme palissadique est bien développé dans les plantes de lieux ensoleillés ; il est au contraire peu distinct, voire absent, dans les plantes qui croissent à l'ombre et à la fraîcheur.

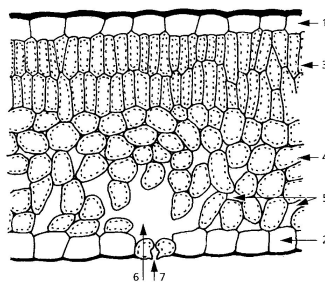


Fig. 66 - Coupe transversale d'un limbe de feuille (schéma). Les pointillés suggèrent les chloroplastes.

1 - Épiderme supérieure recouvert d'une cuticule épaisse. Cette face de la feuille, exposée au soleil et au vent, est généralement démunie de stomates.

2 - Épiderme inférieure recouvert d'une cuticule peu épaisse. Cette face, normalement à l'ombre, porte des stomates.

3 - Parenchyme palissadique ; cellules hautes et étroites, jointives, riches en chloroplastes.

4 - Parenchyme lacuneux ; les cellules, chlorophylliennes et de forme quelconque, admettent entre elles des lacunes aérifères.

5 - Lacunes aérifères, intercellulaires, dans lesquelles circulent les gaz intervenant dans le métabolisme.

6 - Chambre sous-stomatique ; cavité de forme anfractueuse dans laquelle aboutit le réseau de lacunes aérifères.

7 - Stomate, vu en coupe ; les deux cellules stomatiques encadrent l'ostiole (pore par lequel s'effectuent les échanges gazeux avec l'atmosphère). Par leurs mouvements, ces deux cellules ouvrent et ferment l'ostiole.

Les chloroplastes se déplacent sans cesse, tournant autour de la grande vacuole centrale ; ce mouvement qui anime les organites à l'intérieur des cellules est le phénomène de cyclose. Mais si la lumière et la chaleur sont excessives, par exemple, les chloroplastes vont stagner au pôle cellulaire opposé à l'arrivée de la lumière et ainsi contribuer à limiter l'activité photosynthétique.

Le parenchyme lacuneux prolonge le parenchyme palissadique vers la face opposée à celle qui reçoit la lumière. Il est également chlorophyllien. Ses cellules, grandes, ont des formes variées ; les espaces intercellulaires sont si développés qu'on ne peut plus parler de méats, mais de lacunes anastomosées, formant un réseau aérifère en relation directe avec le milieu extérieur.

Le volume occupé par les lacunes aérifères peut être plus important que celui occupé par les cellules, au moins chez les plantes croissant à l'ombre et à l'humidité.

Les échanges gazeux de la photosynthèse et de la respiration s'effectuent grâce au réseau de lacunes aérifères (fig. 66) qui s'ouvre sur l'atmosphère ambiante au niveau des stomates (voir aussi fig. 75).

Les parenchymes de réserve constituent la part essentielle d'organes spécialisés. Ils contiennent des réserves nutritionnelles qui seront rapidement disponibles pour l'organisme lors de la reprise d'une activité métabolique après un repos, ou lorsque la croissance et l'activité métabolique sont intenses alors que les conditions de nutrition sont limitées.

Les tubercules, les bulbes, sont presque entièrement formés de parenchyme de réserve.

Le parenchyme ligneux du bois des troncs d'arbres est un tissu de réserve.

Ces types de tissus tiennent une place importante dans les graines ; ils peuvent alors avoir une faible teneur en eau.

Les cellules des parenchymes de réserve (fig. 67) sont hypertrophiées, isodiamétriques, à parois fines.

Leur cytoplasme est chargé d'inclusions renfermant les substances de réserve, contenues dans des plastes (amidon), en solution dans la grande vacuole (inuline), ou dans de petites vacuoles spécialisées (inclusions lipidiques, grains d'aleurone).

Dans les parenchymes aquifères, les plantes grasses (dites aussi « plantes succulentes », c'est-à-dire plantes gorgées de suc) emmagasinent des réserves d'eau qui leur permettent de survivre à une longue période sèche. L'eau est stockée dans d'énormes vacuoles, au sein des cellules hypertrophiées, à parois très fines.

Les Cactées, les Aizoacées, les Crassulacées et bien d'autres plantes présentent ce type de tissus. Elles sont liées à des écologies arides ; mais il est inexact de les considérer comme des plantes adaptées à la vie dans les déserts proprement dits ; elles exigent, en effet, un certain apport d'eau de temps en temps, leur permettant de reconstituer leurs réserves hydriques. Ce sont des plantes de semi-déserts. Les rares plantes adaptées aux déserts sévères²⁴ contiennent peu d'eau.

Les autres types de parenchymes sont multiples. Des parenchymes non chlorophylliens sont dits lacuneux ou spongieux lorsque les espaces intercellulaires sont très importants et anastomosés. Ils constituent la moëlle de certaines tiges (sureau, papyrus, feuilles de jonc).

Chez les plantes aquatiques submergées, des parenchymes aérifères occupent de grands volumes dans des organes divers ; les cellules constituent d'étroites travées qui maintiennent la forme de l'organe ; l'essentiel du volume est occupé par de vastes lacunes aérifères confluentes où

s'accumulent des gaz résultant de la photosynthèse (oxygène) et de la respiration (dioxyde de carbone). A la faveur de ces lacunes, l'oxygène migre vers les organes situés au fond de l'eau et permet leur respiration (**fig. 67**).

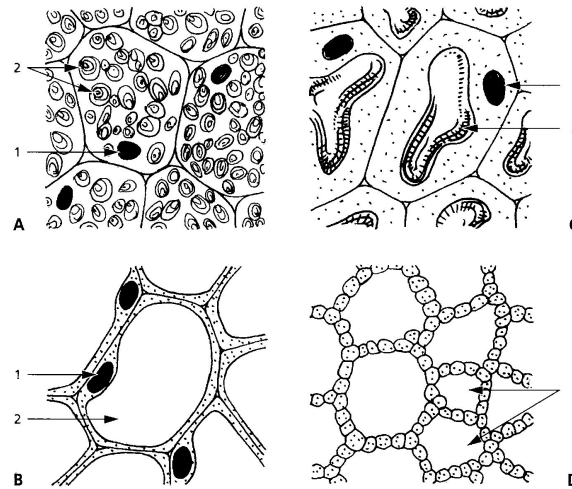


Fig. 67 - Parenchymes de réserve.

A - Cellules du parenchyme amylofère de la pomme de terre ; 1, noyau ; 2, grains d'amidon (amyloplast) dans lesquels sont stockées les réserves glucidiques insolubles.

B - Cellule du parenchyme à inuline du topinambour ; 1, noyau ; 2, vacuole contenant l'inuline en solution dans l'eau ; dans ce cas, les réserves glucidiques sont solubles.

C - Cellule du parenchyme à réserves lipidiques de la graine de ricin ; 1, noyau ; 2, vacuole contenant l'huile réfringente.

D - Parenchyme aérifère dans la tige d'une plante aquatique (*Elodea*) ; 1, canaux pleins d'air, délimités par des travées cellulaires.

Chez les *Nymphaea*, les limbes foliaires, sièges de la photosynthèse, flottent étalés sur la surface de l'eau ; ils sont reliés par des pétioles cylindriques à la courte tige épaisse, fixée au fond, porteuse de bourgeons et de racines. Ces plantes vivant en eau assez profonde, les pétioles sont généralement longs de plusieurs mètres. Ils sont parcourus de canaux aérifères continus qui assurent une aération de la souche.

Les tissus de soutien

Ils constituent la charpente qui soutient l'organisme végétal dont le volume et les conditions de vie sont tels que la turgescence des tissus ne peut plus, seule, assurer le maintien de sa forme. L'appareil de soutien permet à une tige grêle d'être dressée et de porter des organes relativement pesants.

Un épi de seigle est porté à 1,5 m du sol par une tige creuse, parfaitement droite, épaisse seulement de 3 à 4 mm. Une tige de sorgho épaisse de 2 à 3 cm porte la lourde panicule fructifiée à 3 m au-dessus du sol.

Outre la rigidité, les tissus de soutien doivent assurer souplesse et élasticité aux végétaux soumis, par nature, aux intempéries. Ces tissus ont donc des propriétés mécaniques très particulières que l'homme a exploitées en utilisant à des fins multiples les bois et les fibres.

Les tissus de soutien sont constitués de cellules toutes de même type. On peut les considérer comme des parenchymes très spécialisés, dans lesquels les cellules, plus ou moins allongées, ont des parois épaissies.

Le *collenchyme* (de *Colla* = glu, colle ; allusion au développement des parois pecto-cellulosiques, dont la partie pectique unit les cellules entre elles) est un tissu de soutien cellulosique (**fig. 68**). Les parois cellulaires portent des épaississements souvent considérables résultant de dépôts successifs, essentiellement hémicellulosiques. Les méats intercellulaires sont très réduits.

Les épaississements sont généralement importants dans les angles, et faibles (voire à peu près nuls) au milieu des faces de la cellule (c'est un cas souvent observé chez les herbes de grande taille et à port rigide comme les Labiées ou les mauves).

Parfois (dans la tige de *Datura* par exemple) les parois cellulaires tangentielles (parallèles à la périphérie de l'organe) seules sont épaissies et non les parois radiales (perpendiculaires à la périphérie).

Les parois restent perméables ; le volume interne de la cellule demeure assez grand et son contenu, actif. Le collenchyme est un tissu vivant, souple, élastique et riche en eau. Il conserve, dans une certaine mesure, une possibilité d'allongement : c'est le tissu de soutien qui apparaît précocement dans les organes jeunes, dont la croissance n'est pas encore achevée.

Les massifs de collenchyme sont le plus souvent superficiels, situés peu au-dessous de l'épiderme.

Les cannelures saillantes de la tige des Ombellifères, les quatre angles de la tige des Labiées, correspondent à des lignes de collenchyme qui parcourent la tige sur toute sa longueur.

Le jeune rameau de sureau est ainsi parcouru par huit lignes de collenchyme (quatre lignes épaisses avec lesquelles alternent quatre plus fines) ; ensuite, ces lignes tendent à s'élargir et à constituer un cylindre gainant le rameau. Dans les feuilles, les nervures sont accompagnées d'armatures collenchymateuses.

Le sclérenchyme (de *scleros* = dur) est un tissu de soutien lignifié ; les parois cellulaires sont imprégnées de lignine qui se dépose, par couches successives, dans les micelles de cellulose (**fig. 68**).

La paroi des cellules scléreuses est épaissie et souvent traversée de canalicules radiaux.

Le sclérenchyme qui forme la partie osseuse des noyaux de pêche, de cerise, de prune, d'abricot, est formé de cellules dont toutes les parois sont également épaissies jusqu'à combler (ou presque) la cavité cellulaire interne.

Les parois des cellules scléreuses de l'écorce de cannelle sont épaissies sur une face plus que sur les autres.

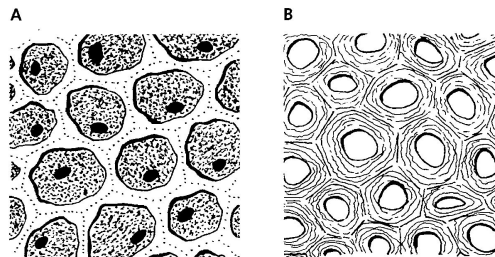


Fig. 68 - Tissus de soutien.

A - Collenchyme, formé de cellules vivantes dont les parois sont tapissées intérieurement d'une forte épaisseur de cellulose.

B - Sclérenchyme, formé de cellules mortes dont les parois portent d'épais dépôts de lignine.

La paroi lignifiée est imperméable : les cellules scléreuses meurent rapidement au cours de leur différenciation et leur contenu disparaît. Le sclérenchyme est donc un tissu mort, rigide et remarquablement tenace, pauvre en eau et évidemment incapable de croissance : la sclérification des cellules intervient tardivement, dans les organes ayant achevé leur différenciation.

On ne peut comparer la résistance à la traction et l'élasticité des tissus scléreux qu'à celles des meilleurs aciers.

En ce qui concerne l'élasticité, les fibres scléreuses peuvent être, à volume égal, dix à cinquante fois plus performantes que l'acier et sont en outre beaucoup plus légères ; mais elles cassent brutalement quand l'épreuve dépasse leurs possibilités d'élasticité, tandis que l'acier ne cassera que pour une charge trois fois supérieure à celle pour laquelle il cesse d'être élastique.

Des armatures de sclérenchyme renforcent les tiges de nombreuses espèces herbacées (les chaumes des Graminées par exemple) et constituent l'essentiel de cette énorme structure rigide qu'est le tronc d'arbre.

Les cellules scléreuses peuvent avoir des formes et des propriétés mécaniques particulières. C'est le cas des *sclérites* et des *fibres*.

Les sclérites sont des cellules scléreuses de grande taille, ramifiées en étoile, qui se présentent isolément au sein de tissus non sclérifiés. On les trouve surtout dans des tissus peu rigides, comme ceux des feuilles.

On observe de grands sclérites à branches ténues dans le parenchyme aérifère du pétiole de *Nymphæa* ; ils sont situés aux confluent des travées cellulaires de ce tissu spongieux et mou. Les limbes foliaires de l'olivier, du thé, de l'*Hamamelis*, en contiennent.

Les fibres sont des cellules scléreuses étroitement allongées, à extrémités effilées (ou parfois un peu ramifiées, comme chez le chanvre), dont la lumière est généralement très réduite. Dans certains cas, les fibres résultent de la confluence de quelques cellules disposées bout à bout. Ces cellules sont toujours mortes dans l'organisme vivant.

D'une manière générale, les fibres sont lignifiées.

il y a cependant quelques exceptions dans lesquelles la paroi des fibres, d'abord cellulosique, ne se lignifie pas entièrement.

Dans le chanvre ou le jute, la partie externe de la paroi est lignifiée, le reste étant cellulosique ; à l'inverse, chez les Apocynacées et les Asclépiadacées, la couche interne de la paroi est seule lignifiée. Les fibres du lin et de la ramie (*Bœhmeria*) sont presque entièrement cellulosiques.

La longueur des fibres, variable selon les espèces, est toujours remarquablement grande si l'on considère que ce sont de simples cellules.

Les fibres mesurent généralement 1 à 2 mm. Mais elles atteignent la longueur de 7,5 cm dans l'ortie dioïque, de 6,5 cm dans le lin et de ... 55 cm dans la ramie !

L'utilisation des fibres par l'industrie textile est la conséquence de leurs caractéristiques mécaniques et de leur allongement. Leur extraction des tissus végétaux qui les contiennent, préliminaire à leur transformation en objets d'utilisation courante, est pratiquée depuis des temps très reculés.

Les fibres sont isolées par le rouissage ; les plantes à exploiter sont immergées dans une eau favorable au développement de microorganismes responsables d'une fermentation pectique ; les lamelles moyennes (pectiques) qui assurent la cohésion des cellules entre elles sont détruites, et les fibres se trouvent libérées.

Les tissus conducteurs

Un double flux incessant circule, en sens opposés, dans les tissus conducteurs qui irriguent tout l'organisme des plantes supérieures (fig. 42 et 70). il y a deux appareils conducteurs distincts et parallèles, dont les rôles sont complémentaires :

- le xylème (ou bois) dans lequel circule la sève brute ou ascendante, résultant de l'absorption par les racines de l'eau et des sels minéraux (y compris les substances azotées) ;
- le phloème (ou liber) dans lequel circule la sève élaborée ou descendante, transportant les substances élaborées par les feuilles, produits carbonés résultant de la photosynthèse et régulateurs hormonaux, pour ne citer qu'eux.

Plus la partie aérienne d'une plante est développée, plus ses racines sont étendues ; et plus le débit de cette double circulation doit être important pour irriguer de ces deux sèves, également nécessaires, toutes les parties du grand organisme. L'appareil conducteur d'un individu jeune et de petite taille aura donc une structure différente de celui d'un individu ayant atteint une grande taille ; on distinguera une structure primaire (chez le jeune et le végétal à vie courte) et une structure secondaire (chez le végétal à vie prolongée).

Le xylème (de *Xylon* = bois) est caractérisé par la présence de vaisseaux (ou de trachéides) dans lesquels circule la sève brute.

Les vaisseaux vrais sont des files de longues cellules mortes à parois plus ou moins lignifiées (fig. 69), dont les cloisons transversales ont disparu, ne laissant qu'un bourrelet annulaire le long des parois : ce sont des tubes continus. Leur différenciation s'accompagne de la disparition du contenu cellulaire, tandis que les parois se rigidifient.

La plupart des Angiospermes ont des vaisseaux vrais.

Chez les plantes moins évoluées (Ptéridophytes, Gymnospermes et quelques Angiospermes) les vaisseaux demeurent cloisonnés par les cloisons transversales, diversement perforées, des cellules qui les constituent. Au sens strict, ce sont des trachéides et non des vaisseaux.

Le phloème (de *Phloios* = écorce d'un arbre) véhicule la sève élaborée, qui circule dans les tubes criblés.

Ces éléments conducteurs sont constitués de files de cellules vivantes, étroites et allongées, à parois fines et fragiles ; elles conservent des restes de cytoplasme, mais ont perdu leur noyau. Les cloisons séparant deux cellules superposées sont perforées de multiples pores (ou ponctuations) et constituent un crible. Au niveau de ces pores, des restes de cytoplasme et des protéines unissent les deux cellules voisines ; la sève transite progressivement de cellule en cellule.

Les pores sont toujours très fins ; les plus grands (ceux des Cucurbitacées ou de la vigne) sont de l'ordre du μm ; chez les Gymnospermes et les Ptéridophytes, ils sont à peine plus grands que des plasmodesmes.

Le fonctionnement des tubes criblés s'interrompt pendant la saison défavorable : les cribles s'obturent par des cals formés de callose qui se dépose de part et d'autre des cribles, ce qui entraîne généralement leur mort. Des unités conductrices nouvellement différenciées, semblables aux précédentes, leur succéderont.

Les tubes criblés sont groupés en faisceaux, associés ou non aux faisceaux vasculaires, mais dont l'emplacement n'est jamais quelconque.

Dans ces faisceaux, ils sont associés à un parenchyme et à des cellules-compagnes de petite taille, qui forment des files appliquées aux tubes criblés. Les cellules-compagnes ont une activité métabolique intense, mais leur rôle précis n'est pas élucidé. La présence de ces cellules caractérise les Angiospermes.

Structure primaire. Les premiers vaisseaux se différencient dans un organe jeune avant la fin de sa croissance : la paroi de ces éléments conducteurs doit être souple et susceptible d'allongement ; les épaisissements ligneux sont limités à des anneaux ou des rubans enroulés en spirale (**fig. 69**). Ces vaisseaux, dits imparfaits, caractérisent le protoxylème (bois primordial).

Quand le développement de l'organe est terminé, ses vaisseaux deviennent parfaits et constituent le xylème vrai ; leurs parois sont entièrement incrustées de lignine, à l'exception de fentes irrégulières, ou de ponctuations (**fig. 69**) ; ils restent béants grâce à ce revêtement rigide.

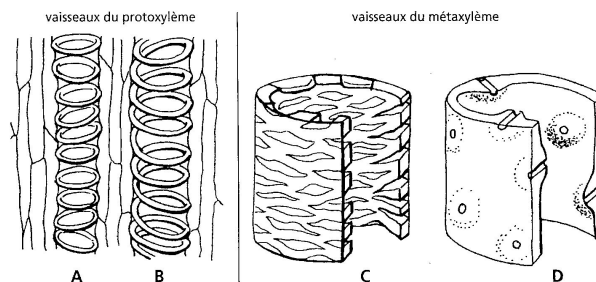


Fig. 69 - Différents types de renforts ligneux dans les vaisseaux vrais. La lignine forme un dépôt discontinu à la face interne des parois des vaisseaux qui acquièrent ainsi une résistance à l'écrasement. Selon la forme de ces dépôts, on distingue : **A** - les vaisseaux annelés ; **B** - les vaisseaux spiralés ; **C** - les vaisseaux réticulés ; **D** - les vaisseaux ponctués.

Les vaisseaux à renforts ligneux légers (**A** et **B**) s'observent dans les organes jeunes, au début de l'établissement de la vascularisation ; ils constituent le protoxylème. Les vaisseaux à parois presque entièrement couvertes d'un épais dépôt de lignine (**C** et **D**) s'observent dans des organes développés à organisation primaire ; ils constituent le métaxylème.

Chaque vaisseau fonctionne peu de temps ; ils dégèrent et sont remplacés par de nouveaux éléments dont le diamètre est de plus en plus grand. Ces nouveaux vaisseaux apparaissent dans une direction précise par rapport aux précédents, direction qui est fonction de l'âge de l'organe et de son niveau de différenciation (**fig. 71**).

Vaisseaux et tubes criblés sont groupés et intégrés à des *faisceaux conducteurs* organisés. Ils sont associés à du parenchyme qui assure leur activité métabolique.

Dans les tiges et les racines, les faisceaux conducteurs se situent à la périphérie du «cylindre central» dont le centre est occupé par la moëlle ; le cylindre central est entouré par la zone corticale, vivante et plus ou moins épaisse (**fig. 72**).

Chez les Dicotylédones, les faisceaux sont disposés en une couronne (on dit un «cycle») ; chez les Monocotylédones au contraire, ils sont disposés en plusieurs cycles concentriques.

Dans les jeunes racines, xylème et phloème sont dans des faisceaux séparés, disposés en alternance (**fig. 72**). Ils sont au contraire réunis, superposés, dans les faisceaux des jeunes tiges ; ils sont alors dits *faisceaux cribro-vasculaires* (car ils contiennent des tubes criblés et des vaisseaux) (**fig. 70**).

Dans le faisceau cribro-vasculaire, la disposition relative du xylème et du phloème est rigoureusement définie : le phloème est toujours externe par rapport au xylème.

Chez certaines plantes, telles que les Solanacées, Convolvulacées, Apocynacées, Asclépiadacées, Gentianacées, Lythracées, Myrtacées, Cucurbitacées, quelques Euphorbiacées et Composées, le faisceau contient deux cordons de phloème, l'un à la place normale, externe au xylème, l'autre, surnuméraire, situé à la face interne du xylème. On dit de ces plantes qu'elles ont un «phloème interne».

Plusieurs caractéristiques permettent de distinguer l'organisation anatomique de la racine de celle de la tige. Outre l'alternance régulière des faisceaux de xylème et de phloème, la racine présente deux assises cellulaires superposées qui entourent le cylindre central (**fig. 72**) :

- l'endoderme dont les parois radiales, étroitement appliquées les unes contre les autres, sont lignifiées et donc imperméables ;
- le péricycle, assise cellulaire appliquée à la face interne de l'endoderme. Enfin, le diamètre du cylindre central de la racine, contenant l'appareil conducteur, est proportionnellement plus étroit que celui de la tige.

Le passage de la structure racine à la structure tige se fait dans la région du collet ; la continuité des éléments conducteurs est maintenue malgré la réorganisation anatomique qui implique que les faisceaux perdent leur individualité.

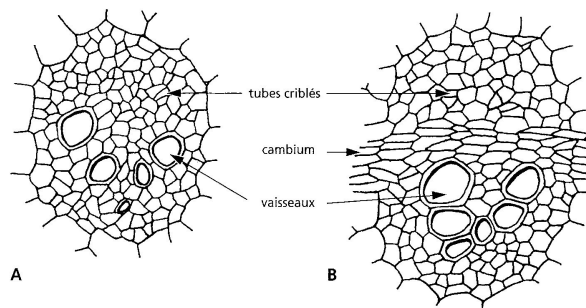


Fig. 70 - Faisceaux cribro-vasculaires dans une coupe transversale de tige (schématique). La sève élaborée circule dans les tubes criblés, cellules vivantes, étroites et très allongées ; la sève brute circule dans les vaisseaux, cellules lignifiées, mortes, formant des tubes continus.

A - Structure primaire, : faisceau de très jeune plantule.

B - Acquisition de la structure secondaire : le cambium apparaît mais n'est pas encore fonctionnel ici (faisceau de plantule un peu plus âgée).

Le collet est la zone limitrophe entre racine et tige, généralement sans caractères externes spéciaux, qui se situe, chez l'individu très jeune, peu au-dessous de l'insertion des cotylédons.

Structure secondaire de l'appareil cribro-vasculaire. C'est l'organisation du tronc d'arbre, déjà présentée à propos du bois des Gymnospermes (chapitre 6, 2), mais bien des plantes de taille modeste en sont munies ; elle résulte du fonctionnement d'un cambium (voir **fig. 42, 71 et 72**) et permet :

- un débit de sève important, grâce à l'augmentation progressive du nombre d'éléments conducteurs et à l'efficacité de leur renouvellement ;
- la mise en place d'une structure rigide et résistante qui s'accroît peu à peu ;

— et corrélativement, l'augmentation régulière, d'année en année, du diamètre des tiges.

Cela explique que les structures secondaires se développent dans les plantes atteignant une taille relativement importante et ayant une vie prolongée.

La structure secondaire correspond donc au développement ultime de l'appareil conducteur.

Les organes présentant un appareil conducteur secondaire sont ceux dont le diamètre s'accroît régulièrement, c'est-à-dire les tiges et les racines.

La croissance en épaisseur de ces organes provoque rapidement l'éclatement des tissus superficiels ; peu après la mise en place du cambium cribro-vasculaire, apparaît un second cambium, externe par rapport au premier, qui produira l'écorce (fig. 42 et 77).

Cette structure s'observe chez les Gymnospermes et les Angiospermes Dicotylédones. A quelques exceptions près, elle manque chez les Monocotylédones.

Les petites Dicotylédones herbacées à vie brève, surtout si elles habitent des milieux humides, peuvent ne pas développer de formations secondaires.

Les Monocotylédones à formations secondaires sont des arbustes ou petits arbres dont les branches sont terminées par des bouquets de grandes feuilles linéaires ; on peut citer les genres *Dracæna*, *Yucca*, *Cordyline*, *Aloë*. Leurs troncs et branches s'accroissent en diamètre. Malgré leur grande taille, des Monocotylédones comme les palmiers, les bambous, n'ont aucune formation secondaire (fig. 74).

La structure secondaire a existé chez certaines Ptéridophytes actuellement disparues ; seuls deux petits genres de ce groupe en gardent trace, *Isoëtes* et *Botrychium*.

L'appareil conducteur d'un tronc d'arbre. Nous avons déjà vu cette organisation à propos des Gymnospermes (chapitre 6, 2 et fig. 42). Le cambium produit, à la périphérie du bois, les éléments vasculaires jeunes et fonctionnels. Vers le centre, les vaisseaux âgés et obturés, accompagnés de parenchyme lignifié et de fibres scléreuses, forment des secteurs de tissus morts ; ils n'ont plus qu'un rôle de soutien et de réserve. Des zones rayonnantes de tissus vivants alternent avec ces secteurs (ce sont les rayons médullaires). La partie centrale du tronc persiste, indurée ; elle est formée de cellules mortes, où s'accumulent des substances insolubles telles que lignine et callose.

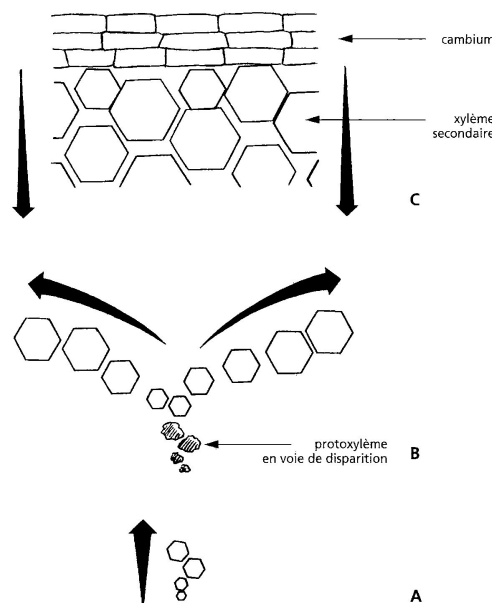


Fig. 71 - Les types de xylèmes qui se succèdent au cours du développement de la très jeune plante. Les nouveaux vaisseaux apparaissent selon un schéma rigoureusement orienté ; l'appareil vasculaire de la plante passe par des phases successives définies par le sens d'apparition des vaisseaux les uns par rapport aux autres et par leur type d'ornementation (épaississement lignifié). Le xylème représentant une phase disparaît lorsque celui de la phase suivante est bien installé.

A - Protoxylème. Les vaisseaux se succèdent le long d'une ligne radiale, dans un ordre centrifuge ; ils sont ornés d'épaississements ligneux annelés ou spiralés. Ce type de vascularisation s'observe dans l'embryon contenu dans la graine mûre.

B - Métaxylème, organisation primaire. Les vaisseaux apparaissent tangentielle, de part et d'autre du pôle actif du protoxylème ; les plus jeunes sont les plus éloignés du protoxylème. Ils sont réticulés ou ponctués (cf. [fig. 69](#)). Ce type de vascularisation s'installe dans la plantule, dès le début de la germination.

C - Xylème secondaire. Le cambium s'est mis en place, il produit des vaisseaux qui se succèdent dans un sens centripète ; les plus jeunes sont vers la périphérie. Ce type de vascularisation s'installe dans la jeune plante en cours de développement, peu après la germination. Orientation des schémas : l'axe de la tige est vers le bas, la périphérie, vers le haut. Les flèches indiquent le sens de l'apparition des vaisseaux.

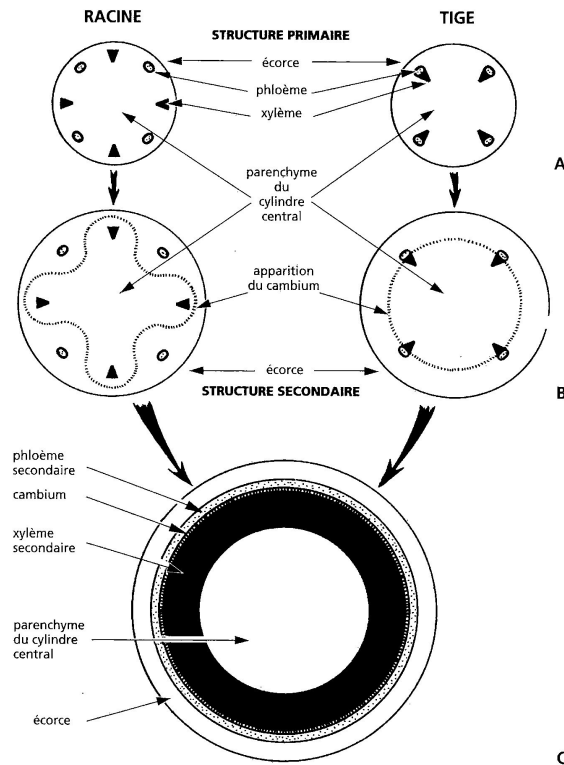


Fig. 72 - Schémas comparés du cylindre central dans une racine et dans une tige (l'écorce qui l'entoure n'est pas figurée) ; ils montrent : — la disposition comparée des faisceaux de xylème et de phloème dans la racine et dans la tige ; — l'acquisition de la structure secondaire dans ces deux organes au cours du développement de la jeune plante.

A partir de deux organisations différentes, le fonctionnement du cambium aboutit à des structures secondaires de même type. **A** - Organisation de l'appareil vasculaire dans un embryon achevé, contenu dans une graine mûre ; à ce stade, les vaisseaux constituent le protoxylème. **B** - Le cambium commence à apparaître chez une jeune plantule, au moment où la germination commence (la petite plante n'a encore que ses cotylédons) ; le métaxylème apparaît également. **C** - L'organisation secondaire est établie ; le développement, de la jeune plante est en cours, sa tige porte déjà plusieurs feuilles.

Rappelons que le bois périphérique, dont les vaisseaux véhiculent la sève brute, est l'«aubiers (de albus = blanc), plus poreux, plus tendre, plus clair, plus léger, plus hydraté que le «bois de cœur» qui est presque entièrement mort.

Le cambium, aux cellules juvéniles parallélipédiques et fragiles, se prolonge vers l'extérieur par le phloème, également formé de cellules petites à parois fines ; les tubes criblés sont noyés dans un parenchyme non lignifié. L'apparition de phloème jeune repousse le phloème ancien vers la périphérie ; contrairement à ce qu'on observe dans le xylème, les tissus les plus âgés sont les plus externes ; ils dégénèrent et se lysent dans une zone située juste sous l'écorce.

C'est dans la partie périphérique de l'appareil conducteur que circulent les sèves ; la sève élaborée «descend» dans un tissu tendre et fragile, la sève brute «monte» dans l'auréole la plus externe du bois. La moindre blessure dans cette zone superficielle du tronc entraîne un grave préjudice pour l'arbre. Les tissus du phloème, fragiles, peuvent facilement être enlevés, empêchant la circulation de la sève élaborée : si cette couche vitale est supprimée sur toute la circonférence du tronc (c'est une «décortication annulaire») l'arbre meurt peu à peu.

Buffon, le célèbre naturaliste du XVIII^e siècle, exploitait ses forêts bourguignonnes de façon originale. Il faisait pratiquer une décortication annulaire à la base des chênes à exploiter, mais les laissait sur pied. L'arbre, bien que condamné à mort par cette opération, poursuivait tant bien que mal son fonctionnement.

Pendant la saison d'activité végétative, la sève brute puisée par les racines pouvait continuer à monter dans le bois intact, et les synthèses, dans les feuilles, à se faire ; mais la sève élaborée ne pouvait plus circuler puisque la gaine de phloème était interrompue, les substances qu'elle véhicule se trouvaient piégées dans le tronc ; elles s'y accumulaient dans les cellules du bois, qui se trouvaient obturées et indurées de dépôts multiples.

L'arbre était abattu à la saison suivante, sans attendre qu'il meure. Son bois était plus dur, plus lourd, plus blanc, moins poreux qu'il n'aurait été sans ce traitement. Buffon obtenait ainsi des bois de très haute qualité que la marine royale, en complet renouvellement sous Louis XVI, recherchait pour construire ses bâtiments. Une forme de compréhension empirique du fonctionnement du tronc d'arbre, bien avant qu'on en ait une connaissance scientifique, contribua à faire la fortune du naturaliste-homme d'affaires.

Passage de la structure primaire à la structure secondaire. Dans une *jeune tige* herbacée de Dicotylédone, le cambium apparaît d'abord de façon fragmentaire, dans chaque faisceau cribro-vasculaire, entre le xylème et le phloème.

Souvent, chez les plantes herbacées, la structure secondaire ne dépasse pas ce stade : les faisceaux cribro-vasculaires restent individualisés.

Chez les plantes ligneuses, arbustes ou arbres, ces fragments de cambium s'étendent progressivement hors des faisceaux et se rejoignent, formant un cylindre continu (**fig. 72**).

Des anomalies de fonctionnement du cambium aboutissent à des structures particulières. Chez les *Strychnos*, le cambium peut localement et momentanément produire du phloème au lieu de xylème : on observe des massifs de phloème à l'intérieur du bois. Chez les lianes d'une manière générale, un fonctionnement inégal aboutit à donner des tiges cannelées, ailées, ou aplaties en ruban selon les espèces.

Dans une *jeune racine* de Dicotylédone, le cambium apparaît au pôle externe des faisceaux de xylème, et interne de ceux de phloème ; les faisceaux étant séparés et alternants, ces premiers éléments cambiaux ne sont pas face à face, ils se raccordent cependant en sinuant d'un faisceau au suivant (**fig. 72**). Son fonctionnement l'amène peu à peu à devenir cylindrique comme celui de la tige.

Les tissus de revêtement

Ils tapissent la surface externe des organes végétaux ; malgré ce rôle commun fondamental, ils ont des natures et des fonctions différentes selon les cas.

Des tissus de revêtement primaires très diversifiés recouvrent les organes jeunes ; ils sont homologues des épithéliums animaux, mais, contrairement à eux, ils ne se renouvellent pas. Dans les organes destinés à persister longtemps, ils disparaissent et sont remplacés par des tissus de revêtement secondaires, issus du fonctionnement d'un cambium et donc profondément différents des précédents.

Les tissus de revêtement primaires. Tous les organes sont revêtus d'un *épiderme* , au moins lorsqu'ils sont jeunes (**fig. 66**). C'est un tissu vivant, mince et continu, formé d'une seule couche de cellules. Il ne dure souvent qu'une saison.

Il peut, dans certains cas, persister plus longtemps : les feuilles persistantes des végétaux toujours verts sont revêtues d'un épiderme qui reste en activité aussi longtemps que dure la feuille, bien que ses cellules ne se renouvellent pas. Chez le laurier-rose, les pins, les sapins par exemple, il est parfois doublé à sa face interne d'un hypoderme, formé de quelques assises, qui résulte du dédoublement des cellules de l'épiderme. Dans ces cas, l'épiderme tapisse des feuilles qui vivent jusqu'à trois ans.

Chez les plantes supérieures, l'épiderme des organes aériens est imperméable, mais il admet des ouvertures spécialisées, les stomates (voir [fig. 66](#) et [75](#)). La face externe des cellules épidermiques est recouverte d'une cuticule relativement imperméable. Elle est produite par le cytoplasme de ces cellules et excrétée à travers leur paroi cellulosique. Elle forme un film continu.

La cuticule est un dépôt de cutine associée à des cires hydrofuges ; plus les cires sont abondantes et moins la cuticule est mouillable. La molécule de cutine forme un réseau lâche en atmosphère humide et dense en atmosphère sèche : elle autorise une certaine transpiration dans le premier cas, et l'interdit dans le second. La cuticule assure une protection efficace contre une déperdition d'eau excessive.

La cuticule empêche la pénétration de l'eau de pluie dans les cellules, où elle pourrait provoquer des accidents osmotiques, et limite l'invasion parasitaire de l'organisme. L'épiderme des racines se distingue de celui des organes aériens par l'absence de cuticule et de stomates ; il porte généralement les poils absorbants (voir [fig. 76](#)).

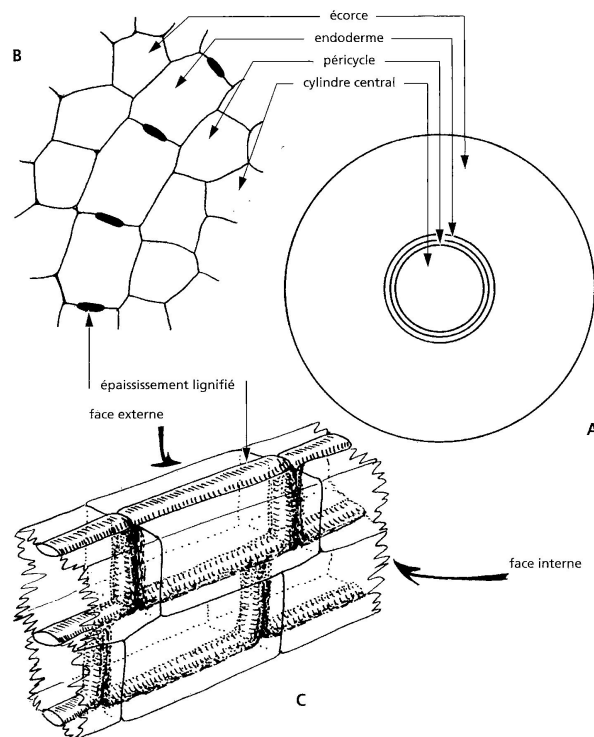


Fig. 73 - L'endoderme, assise cellulaire caractéristique de la racine. L'endoderme, doublé intérieurement du péricycle, forme un cylindre entourant le cylindre central dans lequel circule la vascularisation de la racine (voir [fig. 72](#)). Il se singularise par la présence d'une bande lignifiée présente sur les parois radiales de chaque cellule endodermique.

A - Schéma d'une coupe transversale de racine.

B - Cellules de l'endoderme et du péricycle vues en coupe transversale.

C - Schéma montrant l'organisation des cellules de l'endoderme. Chacune est ceinturée par une bande lignifiée qui fut appelée «anneau de Caspary».

L'épiderme ne contient généralement pas de chloroplastes.

Il en contient toutefois chez certaines plantes aquatiques. L'épiderme des Ptéridophytes est chlorophyllien.

Certains épidermes excrètent des cires qui cristallisent sous forme de paillettes ou de minuscules filaments.

La pruine blanchâtre qui couvre l'épiderme des prunes ou du raisin, et qui s'essuie du doigt, est une efflorescence de fines paillettes de cires.

Les tiges et jeunes feuilles de sorgho sont couvertes d'un abondant dépôt cireux blanc.

Primula farinosa doit son nom, non pas à une «farine», mais à un dépôt de paillettes cireuses blanches sur ses jeunes inflorescences.

Des écailles de cire blanc-nacrée se forment sur les pétioles et les jeunes feuilles du carnauba, palmier brésilien, *Copernicia cerifera*. On récolte cette cire en secouant les feuilles au-dessus d'une pièce de toile ; ce produit fut très recherché avant l'«ère des matières plastiques» pour la fabrication des disques (d'enregistrements musicaux) et de certains vernis, il sert encore, localement, à fabriquer des emballages et feuilles protectrices d'apparence plastique ; il avait aussi des usages cosmétiques.

Les *stomates* (de *Stoma* = bouche) sont les pores, ouverts dans l'épiderme, par lesquels l'atmosphère interne des organes, contenue dans les parenchymes lacuneux et les méats intercellulaires, débouche sur l'extérieur ; ils permettent les échanges gazeux avec l'air ambiant, et l'élimination de la transpiration tissulaire.

Ils sont constitués par deux cellules chlorophylliennes, en forme de rein, arc-boutées l'une contre l'autre ; leurs parois concaves face à face délimitent une ouverture elliptique, l'ostiole (de *Ostium* = porte). Ces parois concaves sont épaissies de cellulose, et non les autres (fig. 66 et 75).

La dissymétrie de leurs parois confère aux cellules stomatiques la propriété de se déformer en fonction de leur état de turgescence. Les deux parois concaves s'écartent l'une de l'autre (ouvrant l'ostiole) si la turgescence augmente ; elles se rapprochent et s'appliquent l'une sur l'autre (fermant l'ostiole) en cas contraire. Les mouvements stomatiques, facilitant ou limitant les échanges gazeux, jouent un rôle essentiel dans la régulation de l'intensité de la photosynthèse et de la transpiration.

La photosynthèse ne peut s'opérer que si l'ouverture des stomates assure l'entrée du dioxyde de carbone dans les tissus chlorophylliens et l'élimination de l'oxygène produit.

L'ouverture et la fermeture des stomates dépendent de multiples facteurs, internes et externes à la plante, tels que le manque d'eau, l'encombrement des chloroplastes par de l'amidon, l'intensité lumineuse et les conditions météorologiques du moment. A la suite d'une modification d'un de ces facteurs, la réponse des stomates est rapide.

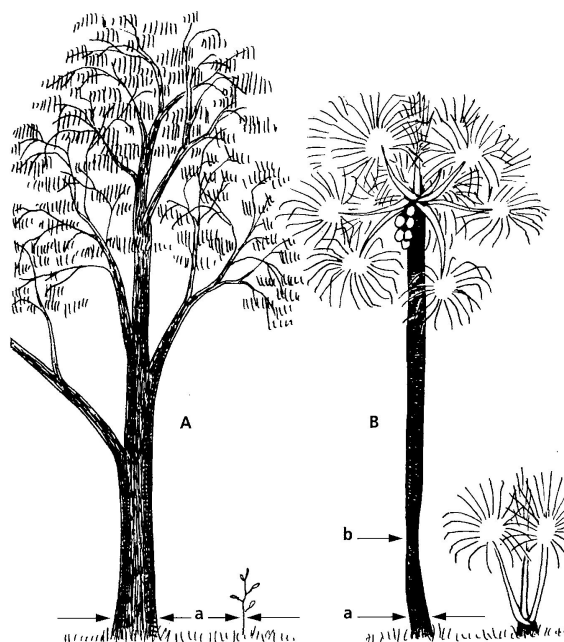


Fig. 74 - Une différence entre Monocotylédones et Dicotylédones : les tiges des Monocotylédones, dépourvues de cambiums et de formations secondaires, ne s'épaississent pas avec l'âge.

A - Un hêtre (Dicotylédone). Le diamètre de sa tige s'accroît avec l'âge, c'est un tronc. Au **niveau a** : au début de sa vie (très jeune arbre à droite), le tronc fut une petite tige ténue ; le fonctionnement des cambiums a assuré, année après année, l'accroissement de son diamètre ; la partie inférieure du tronc est la plus ancienne et aussi la plus grosse. Les fins rameaux de la cime sont appelés à devenir des branches épaisses après de nombreuses années.

B - Un palmier, le rônier (Monocotylédone). La tige est produite par le gros bourgeon terminal situé au centre de la rosette de feuilles. Cette tige a d'emblée le diamètre qu'elle conservera par la suite ; c'est pourquoi on considère que, au sens strict, les palmiers n'ont pas un tronc (on l'appelle un stipe). Au **niveau a**, le diamètre de la partie la plus ancienne de la tige est le même que celui de la tige du jeune plant (à droite). Au **niveau b**, l'amincissement de la tige résulte d'une inégalité de la production du bourgeon, qui s'est rétablie par la suite (cette production momentanée d'une tige plus fine est probablement liée à une période écologiquement moins favorable) ; l'irrégularité de diamètre ne s'atténuera jamais.

Il semble qu'une «pompe à potassium» intervienne, faisant passer rapidement l'eau à travers la membrane plasmique des cellules stomatiques ; leur turgescence varie ainsi indépendamment de celle de l'organisme dans son entier.

On ne trouve les stomates que sur les organes aériens ; leur répartition, en outre, n'est pas quelconque. Chez les plantes des milieux découverts, ils sont cantonnés à la face inférieure des feuilles, où ils sont protégés des influences extérieures extrêmes (vent, pluie, ensoleillement direct) et de leurs variations brusques et temporaires. La plante est ainsi garantie contre une transpiration excessive et contre des mouvements stomatiques intempestifs qui entraveraient la photosynthèse.

Les stomates se trouvent dans des positions protégées chez les plantes des milieux secs et ensoleillés. Ils sont situés dans des cryptes creusées à la face inférieure des feuilles chez le laurier-rose. Chez les *Stipa*, les *Festuca*, ils sont au fond de sillons qui parcourent la face supérieure de la feuille ; par temps sec et ensoleillé, la feuille s'enroule en gouttière protégeant ainsi les lignes de stomates qui ne sont exposées que par temps frais et humide.

Chez les *Nymphaea*, le limbe, étalé sur l'eau, porte des stomates sur sa face supérieure en contact avec l'atmosphère. Il n'y en a pas à la face inférieure en contact avec l'eau.

Expansions épidermiques. Les cellules épidermiques peuvent se différencier en poils et autres structures plus ou moins complexes (**fig. 75**), et dont les rôles sont divers. Ces structures très variées permettent d'identifier des fragments de plantes que l'on ne saurait reconnaître par des techniques plus classiques.

Toutes les cellules de l'épiderme des pétales de rose ont leur face externe élevée en cône ; ce sont des papilles, responsables de l'aspect velouté de ces pétales (**fig. 75**).

Les poils peuvent résulter de l'allongement d'une seule cellule (poils unicellulaires). L'ensemble des poils revêtant un organe constitue le *trichorne* (de *Thrix* = poil), terme collectif : un trichome est un revêtement de poils et non pas un poil.

La vipérine, certaines Ombellifères, ont des poils unicellulaires droits.

Le gaillet gratteron a des poils unicellulaires raides, arqués en crochets tous dans le même sens : ses feuilles, et surtout ses fruits, s'accrochent aux vêtements et au pelage des animaux.

Ils peuvent être multicellulaires ; dans ce cas, ils sont soit unisériés (formés d'une file de cellules), soit multisériés.

La digitale a des poils unisériés, formés chacun de deux ou trois cellules superposées. Les poils multisériés de l'olivier sont épais et massifs.

Les aiguillons portés par les feuilles des ronces et des rosiers ne sont autres que des sortes de poils multisériés très épais et sclérifiés.

Les poils, unicellulaires ou non, peuvent être ramifiés.

La giroflée a des poils unicellulaires ramifiés en deux branches qui s'étalent parallèlement à l'épiderme. Les poils du houblon ont une base multisériée qui porte une cellule ramifiée en deux branches étalées transversalement : le poil est en forme de T. On trouve chez les *Indigofera* des poils également en T, mais dont la base est unicellulaire.

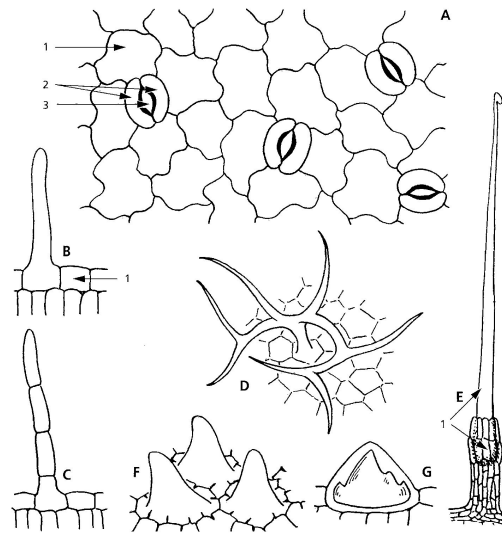


Fig. 75 - Épidermes et poils épidermiques (schémas).

A - Épiderme vu de dessus. **1**, cellule épidermique ; **2**, cellules stomatiques ; noter les parois épaissies sur la face bordant l'ostiole ; **3**, ostiole (orifice permettant les échanges gazeux avec l'air ambiant) ; des modifications dans la courbure des parois épaissies, dues à des variations de turgescence de la cellule stomatique, entraînent l'ouverture et la fermeture de l'ostiole.

B - Poil unicellulaire, résultant de l'allongement d'une cellule épidermique ; **1**, cellule épidermique non modifiée.

C - Poil pluricellulaire.

D - Poil ramifié de matthiole ; il résulte de la différenciation d'une cellule épidermique. De tels poils recouvrent les feuilles d'un revêtement laineux.

E - Poil urticant d'ortie. Une grosse cellule (**1**) est portée par une base pluricellulaire ; elle s'allonge en un tube silicifié, rigide et cassant, aigu, terminé par un renflement fragile.

F - Épiderme papilleux d'un pétale de pensée sauvage ; il est responsable de l'aspect velouté de ces pétales ; les cellules épidermiques sont surélevées en papilles.

G - Cône de silice dans une cellule épidermique de feuille de *Carex*. Ces corpuscules de silice, transparents, durs et acérés, rendent les feuilles de certaines Monocotylédones coupantes. (D et F d'après Strasburger's Textbook of Botany, 1965).

Les *Verbascum* portent des poils à plusieurs étages de ramifications.

Lorsque les ramifications transversales sont très nombreuses, elles forment un écusson porté par son milieu, qui se tient parallèle à l'épiderme c'est le cas des poils de l'*Hippophaë* ou des Broméliacées.

Certains poils sont extrêmement spécialisés, comme les poils urticants des orties (**fig. 75**).

Ces plantes portent plusieurs sortes de poils en mélange ; parmi eux, les poils urticants se remarquent par leur grande longueur et leur transparence. Une base multisériée porte une longue cellule aiguë dont l'apex, à paroi siliceuse raide et cassante, est renflé en crochet ; elle contient de grandes vacuoles riches en acide formique et en histamine. Au moindre contact, ce sommet se brise en biseau et pénètre la peau : le contenu de la vacuole se déverse dans la micro-blessure, provoquant une réaction de type allergique.

Les poils glanduleux de diverses formes seront décrits plus loin ([fig. 78](#)). On a avancé de multiples hypothèses sur le rôle des poils épidermiques.

Il semble raisonnable de considérer qu'un revêtement pileux dense peut, selon les cas :

protéger l'épiderme et les stomates de la sécheresse et de l'ensoleillement excessifs ; *Ærva javanica*, herbe des confins sud du Sahara, est tapissée d'un feutrage de poils blanc pur ;

ou protéger les tissus contre des gelées de peu de durée, survenant quand la plante est en activité ; les génépis des Alpes, accrochés aux rochers, à plus de 3 000 m d'altitude (il peut geler chaque matin pendant l'été), sont couverts d'un revêtement pileux blanc-gris.

Épidermes absorbants. Dans l'immense majorité des cas, l'absorption de l'eau et des sels minéraux du sol, constituant la nutrition hydro-minérale et azotée de la plante supérieure terrestre, est le fait de l'épiderme (appelé alors rhizoderme) des racines jeunes.

Quelques cas d'absorption hydro-minérale non racinaire.

Les algues et même à un degré moindre les Bryophytes, absorbent l'eau par toute leur surface. Parmi les Angiospermes adaptées à la vie aquatique submergée, certaines ne développent jamais de racines (*Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Aldrovanda*) ; leur absorption est également assurée par la surface de l'organisme entier.

Cet épiderme racinaire (le rhizoderme, de *Rhiza* = racine et *Derma* = peau) est étroitement spécialisé.

Il ne se développe, dans les conditions naturelles, que dans le sol.

Les racines aériennes, chez les plantes qui en développent (Orchidées épiphytes par exemple, [fig. 103](#)), en sont démunies.

De même, beaucoup de plantes aquatiques dont les racines sont dans l'eau (*Elodea*, *Najas*) et non dans le sol au fond de l'eau, n'ont pas de poils absorbants.

Ses cellules sont transformées *en poils absorbants* ([fig. 76](#)) ; il couvre la partie de la jeune racine qui a cessé sa croissance : les poils absorbants, visibles à l'œil nu bien que généralement brisés lors de l'arrachage d'une racine, se situent donc à quelques centimètres en arrière du sommet racinaire.

Seules les racines très jeunes portent des poils absorbants.

L'apex de la racine contient le point végétatif, méristème dont les cellules se divisent activement (phénomène de mérése) ; il produit, en arrière de l'apex, un grand nombre de petites cellules destinées à édifier la racine.

Phase suivante : le méristème poursuit son activité, il est arrivé un peu plus loin dans le sol. Les cellules produites précédemment, situées maintenant à quelque distance de l'apex, s'allongent (phénomène d'auxèse) ; en conséquence, la racine s'accroît considérablement ; épiderme, par divisions et accroissement cellulaires, s'ajuste à la taille de l'organe.

Troisième phase : les cellules achèvent leur élongation ; l'épiderme commence sa différenciation : chacune de ses cellules s'allonge à l'extérieur de la racine et devient un poil absorbant.

Quatrième phase : les poils absorbants vieillissent vite, ils cessent leur activité et se dessèchent, tandis que de jeunes poils absorbants se différencient un peu plus loin dans le sol, plus près de l'apex racinaire. L'épiderme disparu est remplacé par une écorce de liège.

Les poils absorbants, tous unicellulaires, sont des appendices pouvant atteindre 8 mm de longueur sur 12 à 15 μm d'épaisseur. Leurs parois, extrêmement fines et délicates, sont tapissées extérieurement de mucilages qui retiennent l'eau et sur lesquels les particules du sol restent collées. Grossièrement cylindriques, leurs formes sont en fait irrégulièrement bosselées et contournées par les particules du sol sur lesquelles ils se sont moulés en se développant.

La vie de la plante dépend strictement de la présence de poils absorbants ; ils constituent l'interface entre l'organisme et le sol, c'est à leur niveau qu'interviennent les phénomènes qui régissent l'absorption racinaire. Leur nombre est considérable ; ils couvrent d'un manchon long de plusieurs centimètres toutes les jeunes racines d'une plante.

La densité des poils absorbants est généralement de l'ordre de 500 par cm^2 ; chez les Graminées, elle atteint 2 000. Un pied de seigle, qui n'est qu'une herbe modeste, en comporte 14 milliards.

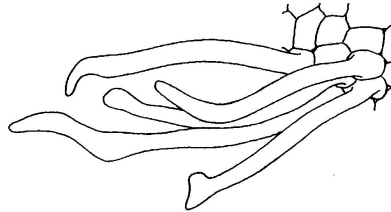


Fig. 76 - Poils absorbants (sur la racine d'une plantule d'*Exacum affine*). Les cellules de l'épiderme s'allongent en un long appendice fragile; elles s'insinuent entre les particules du sol qui provoquent leur déformation.

Dans la plupart des cas, chaque cellule de l'épiderme racinaire développe un poil absorbant ; mais chez certaines plantes (comme le maïs ou les *Nymphaea*) les poils absorbants n'apparaissent qu'à partir de zones épidermiques précises dont les cellules ont subi des mitoses particulières (dites endomitoses) aboutissant à une polyploidie.

Chez les plantes à racines aériennes, l'absorption de l'eau est assurée par le *voile*, manchon épais de plusieurs assises cellulaires issues de l'épiderme.

C'est le cas de nombreuses Orchidées tropicales épiphytes dont les racines sont plaquées sur l'écorce des arbres : *Dendrobium*, *Epidendrum*, *Vanilla* et de certaines Aracées.

Ces racines, généralement chlorophylliennes, épaisses, cylindriques et lisses, sont couvertes d'un tissu dont les cellules, grandes et mortes, ont leurs parois renforcées d'un réseau lignifié qui les maintient béantes.

Après une pluie, le voile des racines d'une Orchidée devient translucide et laisse voir la couleur verte des tissus sous jacents : il est gorgé d'eau.

Par temps sec, le voile est blanc ou grisâtre, et opaque : les interstices entre les cellules sont pleins d'air. Il semble que la structure des renforts ligneux des parois cellulaires favorise la condensation (par effet de rosée, au petit matin) ; la plante transforme alors l'humidité atmosphérique en eau liquide et absorbable.

L'épiderme foliaire de certaines Broméliacées épiphytes, démunies de racines, assure le rôle d'absorption.

Les feuilles de nombreuses Broméliacées (*Vriesea*, *Guzmania*, *Billbergia*, *Tillandsia*) absorbent l'eau nécessaire à la plante ; leur épiderme est muni de poils en écusson à face externe fortement cutinisée. En période sèche, les bords de l'écusson s'appliquent étroitement à l'épiderme, emprisonnant une petite quantité d'eau qui assure à la plante une certaine réserve hydrique.

La ligule de certaines Ptéridophytes (*Selaginella* et *Isoetes*) est une languette non chlorophyllienne insérée à la base de leurs feuilles (à la face supérieure). Elle est capable d'absorber rapidement l'eau qui mouille les feuilles et est reliée à la vascularisation générale par un faisceau vasculaire qui permet l'entrée de l'eau absorbée dans le circuit de la sève. Cet organe était très développé chez les grandes Lépidodendrales du Secondaire.

Ces plantes ont donc un double appareil d'absorption : les racines (n'oublions pas que celles-ci figurent parmi les innovations apparues avec les Ptéridophytes) et les ligules, qui assurent une absorption foliaire ; ce phénomène rappelle qu'avant l'apparition de ces végétaux, l'absorption était le fait de l'ensemble de la surface (homologue des feuilles) de l'organisme.

L'écorce secondaire. La mise en place des structures secondaires de l'appareil conducteur entraîne un accroissement du diamètre de la région vascularisée des organes ; mais leurs tissus périphériques

ne s'accroissent pas. L'épiderme ne peut donc assurer son rôle protecteur que pendant un temps limité. Avant sa disparition, il sera remplacé par une écorce complexe issue d'un cambium périphérique (le cambium subéro-phellodermique), apparu plus tard que le cambium cribro-vasculaire.

Ce cambium produit (**fig. 77**)

- vers l'extérieur, le liège (de *levis* = léger) ou suber (= liège en latin), tissu qui meurt dès que ses parois cellulaires se chargent de subérine, imperméable ;
- vers l'intérieur, le phelloderme (de *Phellos* = liège en grec) ou parenchyme cortical vivant.

Le liège se différencie à partir de cellules parallélipédiques produites par le cambium ; leur paroi se double intérieurement d'un dépôt imperméable de subérine. Ces cellules mortes, imperméables, pleines d'air, sont repoussées vers l'extérieur par l'apparition de nouvelles assises ; elles finissent par se desquamer isolément, ou en plaques (pins, platanes, *Eucalyptus*). L'ensemble des couches successives de liège constitue le rhytidome (de *Rhytis* = faux-pli, ride).

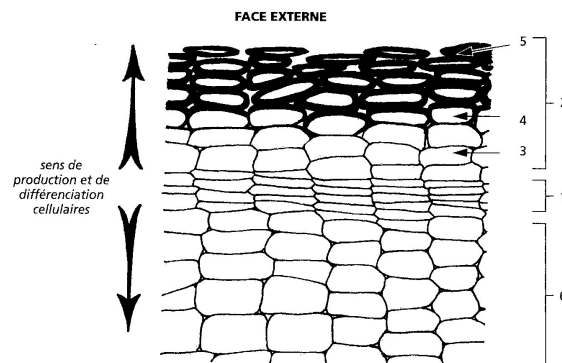


Fig. 77 - L'écorce secondaire (schéma).

1 - Cambium (assise génératrice) ; il produit de nouvelles cellules sur ses deux faces, interne et externe, régénérant ainsi constamment le phelloderme (vers l'intérieur) et le liège (vers l'extérieur).

2 - Liège (ou suber) ; les cellules meurent après que leurs parois se soient chargées de subérine ; repoussées vers l'extérieur, les cellules se desquament ; elles sont remplacées par les cellules plus jeunes, produites par le cambium sous-jacent.

3 - Jeune cellule encore indifférenciée, à parois minces ;

4 - Cellule en cours de subérisation, encore vivante ;

5 - Cellule morte, à parois entièrement subérisées, destinée à se détacher.

6 - Phelloderme ; parenchyme constituant une écorce vivante, interne à l'écorce subérifiée.

La structure du liège en fait un revêtement étanche et un isolant thermique remarquable : les arbres soumis régulièrement au passage du feu développent une écorce liégeuse épaisse ; c'est le cas du karité des savanes africaines.

L'écorce secondaire étant imperméable, elle est ponctuée de pores permettant les échanges gazeux, les lenticelles.

Chez les plantes à vie prolongée, des cambiums successifs peuvent se former, à des niveaux de plus en plus profonds dans l'écorce.

Le jeune chêne-liège différencie un premier cambium subéro-phellodermique immédiatement sous l'épiderme de sa tige ; il fonctionne pendant une quinzaine d'années, donnant un liège mince et dur, inexploitable. Puis, tandis que le tronc grossit, apparaît un second cambium, situé plus profondément, tandis que le premier disparaît ; ce second cambium produit un liège épais et souple, que l'on peut exploiter. D'autres cambiums se succéderont, chacun étant situé dans des tissus plus profonds que le précédent.

Les tissus sécréteurs

Les substances chimiques produites par les cellules sécrétrices résultent d'une activité métabolique normale chez la plante considérée ; ces substances peuvent demeurer incluses dans l'organisme, ou être rejetées à l'extérieur. Dans les deux cas, la sécrétion aboutit à leur élimination du cycle biochimique de l'organisme. C'est pourquoi on considère certaines sécrétions comme des produits inutiles à la plante, voire des déchets, sans qu'on sache s'ils peuvent, ou non, être éventuellement repris ultérieurement par le métabolisme.

Les tanins sont des substances très stables qui s'accumulent dans les cellules qui les sécrètent ; certains fruits (poires) contiennent, lorsqu'ils sont jeunes, des cellules tanifères actives ; au cours de la maturation du fruit, les tanins formés dans ses tissus disparaissent peu à peu. Peut-être sont ils alors réutilisés par la plante.

Les cellules sécrétrices forment les glandes végétales ; elles se trouvent dans les organes les plus divers et peuvent être :

- des cellules isolées, à la surface ou à l'intérieur d'un organe ;
- des cellules assemblées en une couche constituée formant une surface glanduleuse, épidermique ou tapissant une cavité interne ;
- des cellules assemblées en un massif tridimensionnel, saillant à la surface d'un organe ou inclus dans ses tissus.

La nature de la sécrétion, l'organisation et la localisation de l'appareil sécréteur, sont des caractères propres aux diverses catégories de plantes.

Les cellules sécrétrices sont de petite taille, isodiamétriques, à noyau relativement gros et inclusions cytoplasmiques abondantes ; leurs vacuoles sont peu développées, sauf quand le produit de la sécrétion s'y accumule. La surface des cellules glanduleuses est généralement couverte d'une cuticule épaisse.

Selon les espèces et les types de substances produites, la sécrétion peut être émise hors des cellules, ou s'accumuler dans les cellules.

Les glandes excrétrices. Leur sécrétion est émise hors de la membrane cellulaire, mais elle n'est rejetée à l'extérieur de l'organisme que si l'appareil glandulaire est ouvert.

Les glandes les plus fréquentes émettent leurs sécrétions à l'extérieur de l'organisme, les cellules glandulaires sont à la surfaces de la plante. Le produit s'accumule entre elles et la forte cuticule qui les couvre (fig. 78) ; cette dernière se déchire si la tension devient trop forte, ou au moindre attouchement d'un agent extérieur. Les substances élaborées sont, dans tous les cas, chassées de la plante productrice.

Les nectaires sont des glandes superficielles ou massives plus ou moins étendues qui produisent des nectars dont se nourrissent diverses catégories d'animaux.

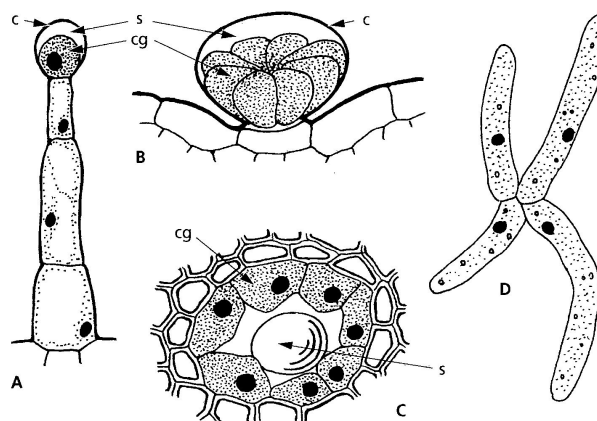


Fig. 78 - Quelques glandes végétales.

A - Poil capité (poil glanduleux) ; un poil pluricellulaire porte une cellule glanduleuse unique (cg) ; l'essence sécrétée (s) est retenue sous la cuticule (c) qui se décolle de la cellule (épiderme de la feuille de *Pelargonium hortorum*).

B - Glande de l'épiderme de la feuille de thym. Une cellule surbaissée porte 8 cellules glanduleuses (cg) disposées en rosette ; l'essence produite (s) est encore retenue sous la cuticule (c).

C - Canal résinifère de l'aiguille de pin (en coupe transversale). La résine sécrétée (s) s'accumule dans la lumière du canal entourée des cellules productrices (cg).

D - Glande sécrétant les protéases digestives dans les pièges d'*Utricularia* (plante carnivore), comparable à un poil quadrifide porté par l'épiderme interne de l'utricule.

c : cuticule emprisonnant la substance sécrétée ; **cg** : cellule glanduleuse ; **s** : substance sécrétée.

Les nectaires de la fleur de *Liriodendron* sont des taches orangées situées près de la base, à la face interne, de chaque pièce du périanthe. Chez les *Impatiens*, le nectar est produit par l'épiderme interne de l'éperon de la corolle.

Dans la fleur de saxifrage, un gros nectaire charnu entoure la base des carpelles.

Des nectaires floraux particulièrement complexes s'observent chez les *Gymnosiphon* (Burmanniacées), petites plantes saprophytes sans chlorophylle vivant dans la litière de feuilles mortes des forêts équatoriales ; des glandes massives, sphériques, sont incluses dans les tissus de l'ovaire infère ; chacune est parcourue par un canal bordé de cellules sécrétrices, dans lequel le nectar se rassemble ; ce canal aboutit à un canal non sécréteur par lequel le nectar s'écoule et parvient au fond de la fleur. C'est, semble-t-il, la seule glande végétale connue dont la structure est directement comparable à celle d'une glande animale puisqu'elle présente un canal sécréteur et un canal excréteur.

Certains nectaires sont portés par des organes végétatifs et non dans des fleurs.

On trouve des nectaires sur les pétioles de *Prunus* ou de *Passiflora*, sur le rachis de la feuille composée des *Inga*, sur les stipules de *Vicia* par exemple.

Les épidermes glanduleux se trouvent chez de très nombreuses plantes, et couvrent des organes divers, feuilles, tiges, pétales, ovaires. Les cellules sécrétrices, isolées ou en petits groupes, saillent au-dessus de l'épiderme ; elles peuvent être portées par des poils.

Dans certains cas, la sécrétion est émise dans une *cavité fermée* dont l'intérieur est tapissé de cellules glanduleuses. Ces cavités spécialisées et closes sont de divers types.

Les «poches à essences» des agrumes, des *Eucalyptus*, des *Eugenia*, des *Hypericum*, sont des cavités isodiamétriques incluses dans les tissus des feuilles, des fleurs ou des fruits ; elles contiennent chacune une goutte d'huile essentielle.

Les pins produisent des résines dans des canaux sécréteurs qui circulent sur de grandes longueurs dans l'organisme ; ce sont des tubes dont la paroi est tapissée de cellules sécrétrices (fig. 78) ; la résine s'accumule dans la lumière du tube. Des canaux à huiles essentielles se trouvent dans les Ombellifères, dans les *Pistacia* ; chez les Sterculiacées, les *Cycas*, des canaux de ce type produisent des mucilages et des gommes.

Glandes dont le produit s'accumule dans les cellules sécrétrices. Les substances élaborées sont stockées dans la cellule productrice elle-même ; elles restent, dans tous les cas, à l'intérieur de l'organisme (sauf en cas de blessure, bien sûr). Ces glandes peuvent être unicellulaires, ou constituées d'un ensemble de cellules organisé de façon très particulière (laticifères).

On a pu parfois qualifier ces structures sécrétrices de «glandes à sécrétion interne» ce qui, intrinsèquement, les définit bien ; mais elles ne correspondent nullement aux glandes animales portant ce nom puisque leurs produits ne sont pas déversés dans le circuit général de la sève ; cet usage pourrait créer une confusion.

Chez certaines plantes, des cellules sécrétrices sont *disséminées* dans tous les organes, même les racines. Elles se reconnaissent généralement à leur grande taille et à leur paroi légèrement épaissie.

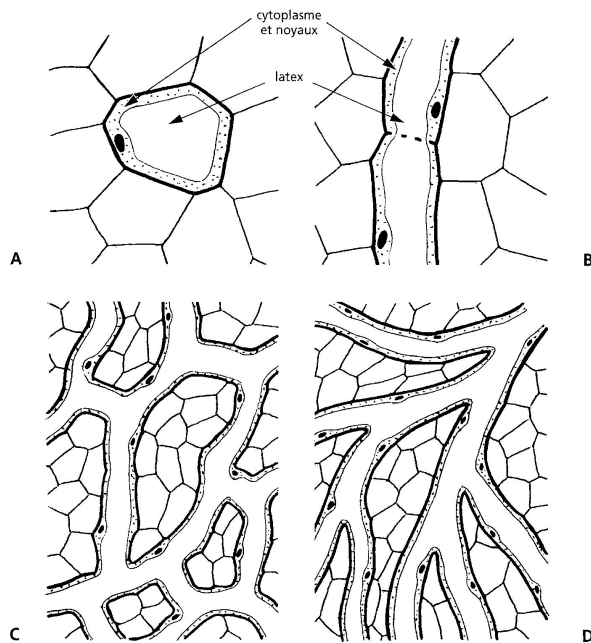


Fig. 79 - Les laticifères, structures produisant et renfermant les latex qui y demeurent : ils ne s'écoulent que par des blessures. Le latex est contenu dans une grande vacuole entourée d'un film de cytoplasme plaqué contre les parois et contenant des noyaux.

A - Cellule laticifère isolée. **B - Cellules laticifères en files.** Les cloisons intercellulaires sont perforées : le latex est en continuité, la file de cellules forme un canal (dans d'autres cas présentant la même disposition, les cloisons peuvent être entières ou au contraire avoir complètement disparu). **C - Canaux lactifères anastomosés**, constituant un réseau. Cette disposition est comparable à la précédente, mais les files de cellules laticifères se ramifient en tous sens et s'interconnectent (les cloisons qui séparent les cellules laticifères les unes des autres peuvent être complètes, perforées ou disparues, selon les espèces). **D - Laticifère vrai.** Il résulte de l'allongement et de la ramification d'un seul élément qui n'est jamais ni cloisonné ni anastomosé. Cet élément représente un très grand nombre de cellules (puisque'il contient un grand nombre de noyaux dans son cytoplasme). Un petit nombre de laticifères vrais est déjà présent dans l'embryon contenu dans la graine ; ce nombre restera constant lors du développement de la jeune plante ; chaque laticifère s'allongera, se ramifiera, contenant de plus en plus de noyaux au fur et à mesure de son accroissement ; il peut atteindre une longueur de quelques dizaines de mètres (chez les grands arbres comme l'*Hevea* par exemple).

L'échelle des schémas C et D est environ deux fois plus grande que celle des schémas A et B.

Des cellules contenant des huiles essentielles se trouvent, plus ou moins abondantes, dans les tissus des Pipéracées (exemple : le poivrier), des Lauracées (exemples : laurier, camphrier, cannellier), des Myristicacées (exemple : le muscadier).

Chez la valériane, de telles cellules ne se trouvent que sous l'écorce de la racine. Des cellules à tanins se trouvent dans un grand nombre de plantes ; le bois de beaucoup d'espèces ligneuses en est particulièrement riche.

Les *laticifères* (de *Latex* = liquide) sont des canaux résultant de la différenciation d'une cellule ou d'une file de cellules sécrétrices à l'intérieur desquelles s'accumule le latex produit (**fig. 79**).

Les latex sont des hauts polymères de l'isoprène ; exposés à l'air ils acquièrent des propriétés mécaniques qui justifient l'exploitation du caoutchouc (*Hevea brasiliensis*) et de la gutta-percha (*Palaquium gutta*). Ces substances ne se trouvent que chez environ 300 espèces.

Les cellules restent vivantes, le cytoplasme conserve son noyau ; le produit de la sécrétion est contenu dans une vaste vacuole centrale. Les canaux laticifères sont plus ou moins spécialisés ; ils se présentent comme des tubes dont la paroi est tapissée intérieurement de cytoplasme, et dont la « lumière » contient le latex. Les différents types de laticifères caractérisent des groupes systématiques.

Les «laticifères vrais» sont formés d'une file de cellules sans cloisons transversales, parcourue d'un bout à l'autre par une vacuole unique ; un tel laticifère, déjà présent dans l'embryon, croît et se ramifie au fur et à mesure de la croissance de la plante.

Les sécrétions végétales jouent un rôle particulièrement important dans l'industrie humaine, à l'échelle traditionnelle ou à l'échelle du commerce mondial. Leur nature, la structure et la localisation des appareils qui les produisent définissent leur mode d'exploitation.

Il est intéressant de remarquer que les organes sécréteurs (ou excréteurs) chez les végétaux ne sont jamais comparables aux émonctoires, constants chez les animaux (même chez les Protistes). Aucune sécrétion végétale ne peut être directement assimilée à une élimination des déchets du métabolisme ; ces déchets, pourtant, existent ; ils sont essentiellement gazeux (oxygène, dioxyde de carbone, eau) et sont donc éliminés, à partir des parenchymes foliaires, à travers les stomates.



TROISIÈRE PARTIE

le succès des angiospermes

CHAPITRE 8

Originalité des Angiospermes : les modes de vie



Dernières apparues dans l'histoire des plantes, les Angiospermes se singularisent par de multiples caractères qui les séparent, structuralement ou fonctionnellement, des groupes qui les ont précédées ; nous nous bornerons à attirer l'attention sur quelques points majeurs.

1 - DIVERSITÉ DES MODES DE VIE

Outre des arbres, on trouve parmi les Angiospermes les modes de vie les plus variés. Certaines sont des herbes à vie brève ; le cycle des annuelles printanières dure environ trois mois, les plantes éphémères de l'«acheb»²⁵ saharien font le leur en quelques jours pendant la brève saison des pluies.

D'autres herbes envahissent de grandes surfaces de sol, grâce à des tiges souterraines susceptibles d'avoir une durée de vie fort longue, tandis que leurs tiges aériennes peuvent être fugaces. De nombreuses plantes ont des périodes de latence pendant lesquelles elles subsistent sous forme de bulbes, de tubercules, et échappent ainsi aux saisons défavorables. Certaines plantes à fleurs en utilisent d'autres comme substrat, ce sont les lianes qui grimpent au sommet des arbres, les épiphytes qui s'accrochent aux branches sans rien leur emprunter d'autre qu'un support mécanique ; les Angiospermes parasites, souvent elles aussi fixées sur les branches d'autres plantes, pénètrent au contraire dans leur support végétal et vivant, et y puisent la sève.

Des Angiospermes poussent dans les eaux, les cataractes, la mer même ; sur les rochers, dans les déserts, sur les vases salées ; exposées au vent, aux embruns marins, au gel quotidien, à la

brûlure du rocher surchauffé, à la crue des grands fleuves, à la pénombre des grandes forêts tropicales.

Des stratégies biologiques diverses permettent le succès de modes de vie très différents les uns des autres.

Prenons l'exemple de deux plantes vivaces, qui toutes deux constituent de vastes peuplements et sont responsables de la physionomie de territoires entiers : le chêne et le roseau.

L'arbre, le chêne (*Quercus petraea*), accumule d'année en année de nouvelles structures à la périphérie de son tronc, il augmente sa ramure et ses racines ; l'individu s'accroît, dans les trois dimensions, à partir d'un centre fixe, pendant des siècles. Il a constitué de grandes forêts en Europe, actuellement souvent réduites à des vestiges. L'herbe, le roseau (*Phragmites australis*), progresse souterrainement par la croissance annuelle de son rhizome dont, chaque année, les parties les plus anciennes se détruisent et disparaissent : la plante persiste sans augmenter de volume ; elle est toujours représentée par des organes jeunes ; enfin elle migre, d'année en année, au gré de l'avancée de son rhizome. Ce fonctionnement a pour corollaire une multiplication végétative : l'individu unitaire reste de petite taille, mais il parvient à lui seul à constituer une population clonale (voir le *chapitre 9*, 1). Le roseau couvre de grands marais, parfois saumâtres, dans le monde entier.

Une autre herbe, le pâturin annuel (*Poa annua*), germe aisément en toute saison tant que le froid est modéré et l'humidité suffisante, elle pousse vite et produit d'abondantes graines. Les individus, annuels, sont toujours remplacés par d'autres individus, tous de même volume, toujours jeunes, et qui n'occupent jamais exactement la même place. Sa stratégie correspond, dans un autre registre, à celle du roseau. Le pâturin annuel forme des pelouses naturelles dans les régions tempérées humides du monde entier.

Ces modes de vie, opposés dans leurs stratégies, permettent des adaptations complémentaires à des circonstances écologiques

diverses ; c'est là une des raisons essentielles du succès des Angiospermes dans la colonisation de la planète.

Adaptations biologiques

Les descriptions globales, et quelque peu théoriques, que l'on donne pour exposer les caractères généraux des plantes ne correspondent qu'à une catégorie moyenne de végétaux, adaptée à des conditions écologiques sans contraintes extrêmes. Bien que nombreuses, ces plantes ne représentent qu'une fraction limitée du monde végétal ; mais c'est parmi elles que se trouvent celles qui environnent la plupart des habitats humains, celles que l'on cultive, celles que nous voyons le plus souvent.

Ces plantes adaptées à des conditions de vie moyennes sont les *mésophytes* (de *Mesos* = milieu). Elles vivent, pendant leur période d'activité, dans des milieux humides mais sans excès, ensoleillés, dans des sols aérés ; elles n'ont à subir ni sécheresse, ni vents forts, ni froid... Leurs feuilles sont assez grandes, et leurs deux faces sont différentes l'une de l'autre par la répartition des parenchymes assimilateurs (parenchymes palissadique à la face supérieure, lacuneux à la face inférieure). Elles n'ont ni revêtement cireux épais, ni pilosité remarquable, ni tissus succulents chargés de réserves d'eau.

Les plantes des jardins et des prairies, les arbres fruitiers et ceux des forêts claires sont des *mésophytes*.

Les xérophytes (de *xeros* = sec). Elles sont adaptées à la vie dans des conditions de sécheresse. On les trouve, certes, dans les déserts, semi-déserts et steppes, où l'eau du sol manque ; mais également dans des milieux tels que les dunes de sable, les rochers ou les landes exposés, où l'évaporation est intense du fait du vent, de l'ensoleillement, de la chaleur, et où aucune réserve hydrique n'atténue les variations dans la teneur en eau du substrat à chaque brève période sèche.

On peut rencontrer des plantes à caractères xérophytiques en climat humide, dans la mesure où elles habitent des biotopes sans aucune réserve d'eau (plantes accrochées aux branches d'arbres, aux rochers). On en trouve même dans les régions équatoriales, où les pluies sont abondantes et régulièrement réparties durant toute l'année.

Les xérophytes développent plusieurs stratégies d'économie d'eau, concurremment ou séparément. Certaines plantes résistent à la fanaison par manque d'eau grâce au développement de sclérenchyme ; en activité, elles sont petites, sèches et dures ; leur métabolisme fonctionne malgré une faible teneur en eau des tissus ; elles subissent la sécheresse à laquelle elles sont réellement adaptées. D'autres plantes résistent en accumulant des réserves hydriques, elles sont grasses, charnues, tendres et juteuses ; elles évitent la sécheresse plus qu'elles ne la subissent, leurs spécialisations, poussées, leur assurent le maintien d'une forte teneur en eau.

La réduction de l'évaporation est obtenue, selon les cas, par réduction ou par protection de la surface transpirante, ou encore par protection des stomates. C'est parmi les plantes présentant ces adaptations que se trouvent celles qui résistent le mieux aux conditions de sécheresse extrêmes des régions désertiques.

Les feuilles sont fugaces, et/ou petites (*Spartium junceum*, diverses *Euphorbia* cactiformes), ou même réduites à des écailles ; elles sont alors fonctionnellement relayées par les pétioles ou par les tiges (rameaux chlorophylliens de *Leptadenia pyrotechnica*, portant des feuilles en minuscules écailles papyracées ; rameaux modifiés en cladodes de *Muehlenbeckia*, de *Phyllanthus epiphyllanthus* ou de nombreuses Cactacées ; pétioles aplatis en lame d'*Acacia* à phyllodes). Elles sont enroulées (chez *Festuca*, *Erica*), ce qui diminue leur surface exposée et protège les stomates, tous situés sur la face interne dans l'enroulement. Chez les *Eucalyptus*, les limbes pendent verticalement et ne reçoivent jamais directement les rayons solaires.

Divers organes sont transformés en épines (stipules des *Ziziphus*, des *Acacia*, d'*Euphorbia desmondii* ; rameaux d'*Euphorbia pulvinata*, de *Colletia* ; feuilles de *Berberis*, des *Acanthophyllum* ou de nombreuses espèces d'*Astragalus*).

La cuticule épidermique de tous les organes riches en eau est très développée, réduisant la déperdition d'eau à travers les membranes ; les petites feuilles du

Capparis spinosa sont couvertes d'un enduit cireux. Un rôle comparable est dévolu aux poils laineux qui couvrent les feuilles d'un revêtement blanc chez *Lachnophyllum gossypium* ou *Bassia latifolia* par exemple.

Les stomates sont protégés dans des cryptes (*Nerium*) ou des sillons (*Stipa*, *Festuca*).

L'accumulation de réserves d'eau est le fait des plantes grasses ; leur mode de résistance à la sécheresse relève des *stratégies d'évitement*. Elles développent des parenchymes aquifères dans des organes qualifiés de crassulescents (de *crassus* = épais) ou de succulents (de *Succus* = jus), dont la surface évaporante est réduite. Leurs organes sont peu lignifiés. Ces plantes sont adaptées aux climats secs à brève saison des pluies annuelle.

Les plantes grasses ont des formes massives, parfois sphériques (*Melocactus*, *Gymnocalycium*) ; des feuilles fugaces (*Adenium*), ou réduites (Cactées), ou crassulescentes (*Lithops*, *Sedum*, *Kalanchoë*) ; une cuticule très développée.

Outre les plantes cactiformes, on peut citer des Crassulacées, Aizoacées, Agavacées, Géraniacées, Cucurbitacées, Oxalidacées.

Les plantes cactiformes ont, quelles qu'elles soient, le même type de silhouette, correspondant à tout un syndrome adaptatif ; cependant, elles appartiennent à des familles très différentes les unes des autres.

Chez une plante cactiforme, la tige primaire se transforme en un organe aquifère épais, qu'on ne peut comparer qu'à un tubercule ; ses feuilles sont tôt caduques ou réduites à des épines ; la plupart de ses bourgeons axillaires ne se développent pas. Les emplacements foliaires forment des lignes longitudinales (les «hélices foliaires», lignes théoriques le long desquelles se répartissent les feuilles sur une tige, sont redressées) ; dans bien des cas, ces lignes correspondent à des reliefs, des crêtes ou des ailes dont l'ombre portée protège, un moment, une partie de la tige de l'ensoleillement (voir [fig. 106](#)).

Outre les Cactées, on trouve des plantes cactiformes chez les Asclépiadacées, les Vitacées, les Composées, les Euphorbiacées, les Didiéracées.

L'efficacité dans l'absorption de l'eau disponible résulte d'appareils absorbants adaptés aux différentes conditions de vie des plantes (**fig. 80**).

Certaines plantes ont des racines qui descendent verticalement à de grandes profondeurs où elles trouvent un peu d'humidité ; ce sont des plantes des déserts. *Alhagi camelorum*, petit buisson saharien haut de moins de 50 cm, développe des racines verticales longues de plus de 6 m. En Asie moyenne, *Cachrys odontalgica* germe à la faveur des faibles pluies printanières, mais, au cours de la première année, ses cotylédons ne croissent pas, il demeure à l'état de plantule et ne produit aucune autre feuille ; pendant ce temps, il développe un système racinaire profond. D'autres au contraire développent des racines très superficielles, qui courent sur une grande surface ; elles récoltent les faibles pluies saisonnières, parfois les petites condensations de la rosée. Les racines horizontales d'un petit buisson de *Calligonum*, en Asie centrale, dépassent généralement 15 m de longueur.

Les deux systèmes racinaires coexistent souvent, surtout chez les plantes des sables dunaires. En fait, une plante peut présenter plusieurs systèmes racinaires superposés, exploitant chacun un niveau du sol offrant, à certains moments, un peu d'humidité ; *Anabasis turkestanica* a quelques racines verticales à partir desquelles se développent : un réseau racinaire horizontal superficiel (situé entre 20 et 30 cm de profondeur) ; un second réseau horizontal, situé entre 110 et 140 cm de profondeur ; et un troisième, situé à quelques mètres de profondeur.

Certaines Cactées ont un système racinaire superficiel et réduit ; il fonctionne pendant la brève saison des pluies, puis se dessèche et meurt en grande partie ; un nouveau système racinaire se développera à la saison humide suivante. Non seulement inutile pendant la

saison sèche, il pourrait être en outre, s'il subsistait, le lieu d'une certaine évaporation dans le sol sec et chaud.

Un revêtement de poils denses, souvent ramifiés, peut favoriser la condensation de la rosée ; les tissus sous-jacents sont probablement susceptibles d'absorber cette eau.

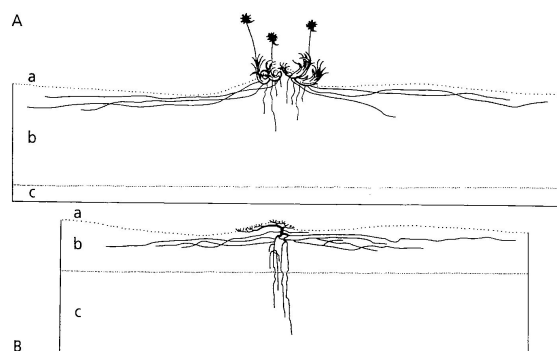


Fig. 80 - *L'appareil racinaire chez des plantes de sables secs (Sénégal septentrional).*

A - *Cyperus maritimus*, pionnière des sables secs. La plante développe de longues racines horizontales, proches de la surface (**a**), et quelques courtes racines verticales : aucune d'elles n'atteint la zone profonde de sable humide (**c**). Les rares pluies fournissent à la plante ses ressources en eau (chez l'individu observé, les racines s'étendent sur un cercle d'un diamètre de 2,8 m).

B - *Polycarpon* sp. (plante en coussinet) développe un double système racinaire : — de longues racines horizontales rayonnantes, dans le sable superficiel (**b**) qui recueillent l'eau des pluies ; — des racines verticales qui s'enfoncent jusqu'à la zone de sable humide (**c**) sous-jacente (dans ce cas, les racines horizontales s'étendent sur un cercle d'un diamètre de 4 m, dimension remarquable quand on la compare à la partie aérienne de la plante, formant un coussinet discontinu haut de quelques centimètres seulement).

a, surface de la dune ; **b**, sable sec ; **c**, sable humide. (d'après A. R.-R., Ann. de la Fac. des Sciences de Dakar, 1963).

Les **éphémérophytes** (de *ephemeros* = qui dure un seul jour) sont des annuelles dont le cycle biologique est suffisamment court pour qu'elles puissent germer, croître, fleurir et fructifier pendant

une brève période humide. Inféodées aux milieux désertiques, ces plantes ne présentent cependant aucun caractère xérophytique ; il est vrai qu'elles ne sont en activité que pendant les quelques jours où la sécheresse est atténuée. Leur adaptation réside dans la simplification de leur appareil végétatif et la rapidité de leur reproduction.

Les éphémérophytes germent rapidement après une pluie : plus de la moitié des espèces germent en deux jours. La plupart d'entre elles produisent leurs graines deux semaines après la germination. D'après Th. Monod, *Bærhavia repens* est susceptible d'effectuer son cycle complet en huit jours.

Ces plantes ont en général une tige non ramifiée et produisent un petit nombre de fleurs (**fig. 81**) ; elles demeurent très petites, leur taille n'excède souvent pas 1 à 2 cm ; mais dans les régions où l'humidité persiste plus longtemps, elles peuvent atteindre des dimensions plus importantes.

Les **hydrophytes** (de *Hydor* = eau, ce sont les plantes aquatiques). Elles présentent des adaptations d'autant plus profondes que leur vie est plus inféodée au milieu aquatique. Leurs spécialisations répondent aux contraintes que ce milieu leur impose.

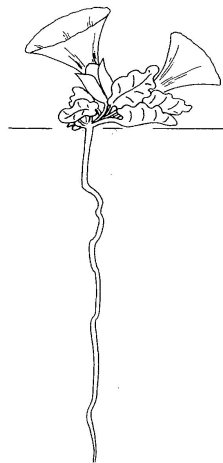


Fig. 81 - *Convolvulus fatmensis*, éphémérophyte saharienne. La plante fleurit ici dès après la germination, alors que sa taille est minuscule : le diamètre de la fleur est d'environ 1 cm. Le trait horizontal indique le niveau du sol. Dans les milieux où l'humidité persiste plus longtemps, la plante développe une

longue tige traînante le long de laquelle s'échelonnent des fleurs.

(D'après un dessin de Th. Monod, in Kachkarov & Korovine, La vie dans les déserts, 1942).

Les organes submergés sont démunis de lignine ; la forte turgescence des cellules et la pression des gaz contenus dans les aérénchymes assurent la rigidité des tissus, d'autant plus que le milieu aquatique est assez dense pour en assurer le soutien. L'appareil vasculaire est rudimentaire et presque indifférencié : la circulation de la sève, démontrée dans certains cas, n'a pas pu être mise en évidence chez d'autres hydrophytes ; tous leurs organes submergés absorbent directement l'eau ambiante. Le plus souvent, les stomates manquent, et l'épiderme est chlorophyllien.

Les plantes supérieures aquatiques présentent une spécialisation biochimique curieuse ; elles sont susceptibles de pratiquer la photosynthèse en utilisant comme source de carbone, outre le dioxyde de carbone (peu abondant en solution dans les eaux, au moins quand la température est élevée et le pH bas), les hydrogénocarbonates (bicarbonates) dissous.

Le grand développement des aérénchymes assure l'oxygénation des organes situés en conditions asphyxiques, et permet la sustentation des plantes dont, généralement, la fleur doit s'épanouir hors de l'eau.

Chez de nombreuses espèces, les inflorescences sont soutenues par des flotteurs spongieux-aérifères (**fig. 82**), développés à partir de différents organes tels que :
la tige creuse et pleine d'air d'*Ipomœa aquatica* ;

la tige entourée d'une écorce spongieuse, blanche, aérifère, de *Neptunia plena* ;

la gaine des feuilles, devenue charnue-aérifère, de *Hygroryza aristata* ;

la base du pétiole, renflée-aérifère, de la jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes* ;

le revêtement pileux non mouillable des feuilles de *Pistia stratiotes*, qui emprisonne un film d'air, externe aux tissus mais qui joue un rôle de flotteur ;

la face inférieure de la feuille d'*Hydromystria laevigata*, tapissée d'un aérénchyme blanc et épais ;

à chaque nœud de la tige, un bouquet de quelques racines transformées en flotteurs fusiformes, spongieux, blanc rosé, chez *Ludwigia stolomfera* ;

encore des petits flotteurs fusiformes et spongieux, mais qui ont ici valeur de bractées, groupés en un verticille à la base de l'inflorescence de *Utricularia benjaminiana*.

Certaines plantes aquatiques sont adaptées aux courants violents, auxquels elles résistent en développant des tissus de soutien ; malgré cela, leur vascularisation est très réduite et à peu près pas lignifiée.

Les deux cent soixante quinze espèces qui forment la famille des Podostémacées habitent toutes des chutes d'eau, des rapides ou des cataractes tropicaux ; elles vivent accrochées aux rochers, battues par le flot. Certaines, au moins, ont des tissus de soutien développés.

Les *Zostera* et autres Angiospermes marines, soumises au ressac, ont également des tissus de soutien.

On trouve tous les intermédiaires adaptatifs entre les hydrophytes submergés et les **hélophytes** (de *Helos* = marécage), plantes dressées dont seule la partie inférieure est submergée.

Les **hygrophytes** (de *hygros* = mouillé) sont des plantes de terre ferme qui vivent dans un milieu saturé d'eau en permanence et où parfois aucun vent ne souffle. Très peu lignifiées, leur rigidité est assurée par la turgescence ; en conséquence, elles fanent très facilement si elles manquent d'eau.

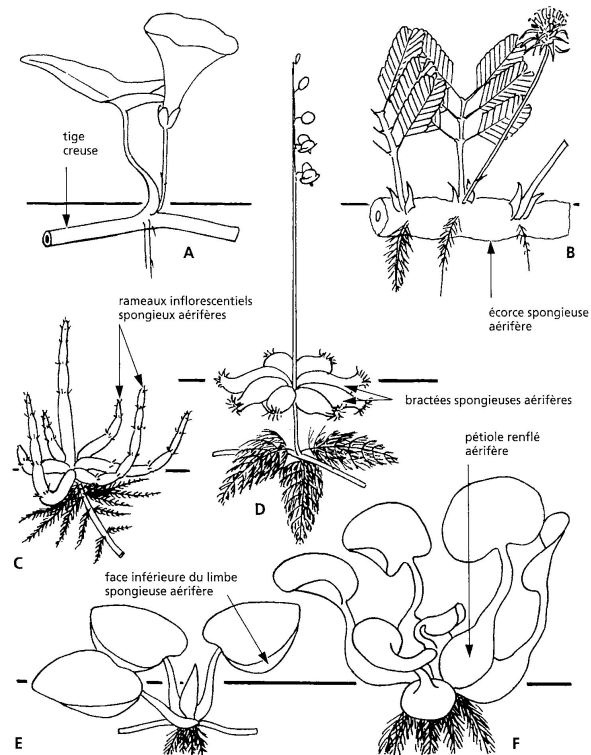


Fig. 82 - Les flotteurs des plantes aquatiques les soutiennent à la surface de l'eau ; ils résultent de la spécialisation d'organes divers (voir aussi [fig. 103](#)).

A - La tige creuse gonflée d'air d'*Ipomœa aquatica* flotte à la surface de l'eau. **B** - *Neptunia plena* : l'écorce de la tige est très épaisse, blanche, spongieuse, gonflée d'air. **C** - Les rameaux de l'inflorescence d'*Hottonia inflata* sont épais, spongieux et groupés en verticille. **D** - Les bractées d'*Utricularia stellata* sont renflées, spongieuses, pleines d'air. **E** - La face inférieure des limbes foliaires d'*Hydromystria /ævigata* est tapissée par un aérénchyme blanc, spongieux, épais. **F** - Le pétiole des feuilles d'*Eichhornia crassipes* est renflé et gonflé d'air.

La transpiration s'effectue difficilement en raison de la forte hygrométrie atmosphérique ; l'élimination d'eau nécessaire au transit de la sève se fait par excrétion d'eau au niveau de pores spécialisés, situés au bord des feuilles, les hydátodes ; c'est la guttation, phénomène résultant d'une activité métabolique qu'il ne faut pas confondre avec un simple dépôt de rosée.

Quand l'humidité atmosphérique est saturante, une goutte d'eau apparaît au sommet de chaque dent du limbe foliaire d'*Alchemilla glabra* : la feuille orbiculaire porte une couronne de gouttes scintillantes ; chacune correspond à un hydátode. De la même

manière, une goutte d'eau s'écoule de l'hydrotome situé au sommet de l'acumen de la feuille de *Dieffenbachia* ou de *Philodendron*.

Les stomates de certaines hygrophytes sont exposés au moindre souffle d'air, qui favorise l'évaporation : ils s'ouvrent au sommet de petites protubérances.

On trouve de tels stomates sous les feuilles de petites plantes qui vivent dans l'ombre humide de la forêt équatoriale, où aucun vent ne parvient jamais.

Les halophytes (de *Halos* = mer). Elles peuplent les sols salés. L'alimentation en eau de ces plantes est gênée par la présence de sel ; aussi n'en puisent-elles que le moins possible ; elles doivent donc économiser l'eau. C'est pourquoi elles sont généralement grasses et charnues, très cutinisées, comme les xérophytes. Mais cet aspect xérophytique n'implique pas qu'elles tolèrent la sécheresse ; très peu d'espèces acceptent de vivre dans les déserts salés.

Pour absorber l'eau du sol, leurs racines doivent avoir, dans leurs tissus, une pression osmotique supérieure à celle du sol : certaines développent des pressions osmotiques pouvant largement dépasser 100 bars.

Les plantes en coussinets. Ce sont de minuscules arbuscules à tiges courtes, très ramifiées, tassées les unes contre les autres ; elles forment un ensemble compact, plus ou moins aplati ou hémisphérique, qui peut atteindre une grande taille malgré une croissance très lente. Chaque rameau porte quelques très petites feuilles à son sommet : du fait de l'architecture de la plante, toutes ces petites feuilles se trouvent à la surface du coussinet.

Ce port est particulièrement adapté au vent. On trouve ce type d'adaptation dans des familles très diverses (Caryophyllacées, Crucifères, Gentianacées, Primulacées, Renonculacées...) dont les représentants ont des physionomies très semblables.

Les vieilles feuilles sont emprisonnées dans le coussinet où elles se décomposent ; l'humidité s'y conserve ; la plante trouve donc dans son propre édifice la nutrition nécessaire.

Les plantes en coussinets se trouvent dans les régions balayées de vents glacés (comme les *Acæna* ou les

Azorella des îles antarctiques), sur les rochers et les éboulis des hautes montagnes (par exemple *Saxifrage cæsia*, *Androsace alpina* ou *Silene acaulis* des Alpes), mais aussi dans les vrais déserts où la température diurne est très élevée (comme les *Calligonum* des déserts d'Asie centrale) (**fig. 80**) ; elles sont très abondantes dans les Andes.

Les lianes

Plantes de grande taille dont les tiges demeurent faibles et incapables de porter l'ensemble de l'organisme, elles grimpent, par des moyens divers, sur les plantes voisines et, éventuellement, sur des rochers ou des falaises. Elles développent ainsi des stratégies leur permettant d'accéder à la lumière alors que leurs tiges ne leur permettent pas de dominer la végétation qui les environne.

Le bougainvillier s'accroche aux arbres par des rameaux latéraux épineux, divergents ou même un peu réfléchis par rapport à la tige principale.

Le gaillet-gratteron s'agrippe grâce à des poils raides et rétrorses ; les ronces, grâce à leurs aiguillons.

Le haricot, le liseron, la glycine, ont des tiges volubiles qui montent en s'enroulant autour d'un support. Chez la clématite, chez la capucine ou chez *Fumaria*, les pétioles des feuilles sont volubiles.

Les vrilles qui accrochent les lianes aux autres plantes ont des natures diverses, les unes sont des feuilles transformées (chez les Cucurbitacées, ou les *Vicia*), d'autres sont des rameaux inflorescentiels transformés (chez la vigne). En général, elles s'enroulent autour du support ; chez les *Parthenocissus*, elles s'accrochent par des disques adhésifs qui terminent chaque ramification de la vrille.

Les palmiers-lianes dont certains produisent le rotin grimpent à 30 ou 40 m de hauteur, bien que leurs tiges soient grêles (la tige d'*Eremospatha macrocazpa* s'étend sur plusieurs dizaines de mètres, mais son diamètre n'excède pas 1,5 cm). Leurs feuilles sont

prolongées par un flagelle armé de forts crochets rétrorses qui ancrent le palmier dans les frondaisons de la forêt équatoriale.

Chez *Triphyophyllum*, grande liane de la forêt dense africaine (voir [fig. 113](#)), des rameaux spécialisés à croissance rapide et entrenœuds longs servent de flagelles d'ancrage : ils portent des feuilles dont le sommet est transformé en deux forts crochets ligneux enroulés. La floraison intervient sur d'autres rameaux, à feuilles non modifiées (d'autres rameaux spécialisés, dont les feuilles sont transformées en grappes de petites glandes, se développent dans la zone inférieure de la liane, dans l'ombre du sous-bois).

Le lierre, le *Campsis radicans*, grimpent en s'accrochant au support par des racines-crampons.

Les épiphytes (littéralement, qui croissent «sur des végétaux»). Ces plantes déploient une autre stratégie de recherche de la lumière. N'ayant aucune relation avec le sol, elles vivent accrochées aux hautes branches des arbres dans les forêts tropicales, dont elles ne supporteraient pas l'ombre qui règne dans le sous-bois. Elles vivent appliquées sur les branches d'arbres auxquels elles n'empruntent aucune substance nutritive ; ces plantes épiphytes ne doivent donc pas être confondues avec des parasites.

Les principaux groupes d'épiphytes se trouvent parmi les Fougères, les Orchidées, les Broméliacées, les Aracées, mais quelques espèces, appartenant aux familles les plus diverses, comme des Rubiacées, des Vacciniacées, des Asclépiadacées, partagent ce mode de vie.

Leurs graines minuscules, emportées par le vent, se disséminent dans la ramure. Les pluies, l'hygrométrie atmosphérique, les poussières de feuilles mortes, suffisent à leur nutrition ; elles ne trouvent, dans leur biotope, aucune réserve nutritionnelle. Le climat doit donc présenter une pluviométrie suffisante ; pratiquement, peu d'épiphytes vivent hors des régions tropicales humides (mais on observe des *Polypodium* épiphytes en certaines zones de Bretagne et du Cotentin, où l'hygrométrie atmosphérique reste élevée presque en permanence !).

Certaines épiphytes édifient une structure où des réserves peuvent s'accumuler. Les *Platyserium* produisent deux types de feuilles : les unes, allongées, dressées, digitées, portent les fructifications ; les autres, courtes, larges et gaufrées, appliquent leur base au support et s'en écartent au sommet, formant une poche où l'humus s'accumule rapidement ; la plante développe des racines dans cette poche et se nourrit de son contenu.

Dischidia rafflesiana, des forêts asiatiques, produit des feuilles transformées en urnes dans lesquelles s'établissent des fourmilières : la plante envoie des racines dans la terre et dans les débris organiques accumulés dans ces feuilles par les insectes.

Les feuilles de nombreuses Broméliacées des forêts équatoriales américaines s'ajustent en un cône étanche où l'eau et l'humus s'accumulent : ces plantes édifient de minuscules marécages où se développe toute une vie aquatique (petits animaux inférieurs et Batraciens) inféodée à ces milieux perchés sur les branches, et dont les déjections et cadavres contribuent à la nutrition de la Broméliacée.

Les pyrophytes (de *Pyros* = feu). La flore annuellement soumise au feu est profondément marquée par ce phénomène. Dans les savanes africaines, de petites plantes ont adapté leur mode de vie au passage du feu pendant la saison sèche ; il s'agit d'adaptations récentes dans l'histoire de la planète puisque la contrainte du feu, apparue probablement bien avant l'agriculture, est cependant liée à la présence de l'homme²⁶.

Leurs organes aériens meurent en saison sèche et sont détruits par le feu ; une souche enterrée chargée de réserves subsiste seule. Elles fleurissent juste après le passage du feu, qui stimule et favorise leur floraison ; en l'absence de feu, elles fleurissent irrégulièrement et moins abondamment. Chez beaucoup d'entre elles, les fleurs s'épanouissent au ras du sol, sans qu'aucune feuille ne se développe ; les feuilles apparaîtront quand la floraison sera terminée, pendant la saison des pluies. Des plantes appartenant à des familles très diverses

partagent ce mode de vie : Composées, Rubiacées, Asclépiadacées, Papilionacées, Scrophulariacées...

La floraison d'autres végétaux est favorisée ou déclenchée par le passage du feu, même si ce phénomène intervient à de grands intervalles. On considère que c'est le cas des *Sequoia* nord-américains.

Nous n'avons vu ici que certains types d'adaptations à des modes de vie particuliers ; il y en a bien d'autres, dont beaucoup font intervenir des interactions avec d'autres êtres vivants. Les diverses voies de l'hétérotrophie, parasitisme, saprophytisme, carnivorie par exemple, s'accompagnent également d'adaptations profondes (voir chapitre 5, 3).

Les types biologiques

L'un des facteurs écologiques majeurs qui limitent l'extension des êtres vivants est l'alternance saisonnière de périodes plus ou moins favorables à l'activité biologique. Des conditions climatiques uniformes d'humidité et de chaleur ne se rencontrent que dans une zone très étroite, près de l'équateur, à basse altitude.

Quand l'altitude croît, dans les montagnes équatoriales, les conditions climatiques sont toujours uniformes, mais la température décroît.

Les plantes qui répondent à l'alternance saisonnière en ralentissant leur activité métabolique sont désignées du nom de ***tropophytes*** (de *Tropè* = changement).

Selon les régions du globe, les saisons défavorables à la végétation sont plus froides ou plus sèches que les saisons favorables.

Les zones tropicales connaissent une (parfois deux) saison sèche annuelle ; dans les régions où la saison humide est prolongée, une brève saison sèche suffit à mettre les plantes en situation de stress. Dans les zones tempérées, la saison défavorable est froide.

L'étude des relations entre la végétation et les conditions écologiques générales nécessite l'appréciation des stratégies permettant aux plantes de survivre à la saison défavorable.

Raunkier en a proposé une classification pratique, utile dans la caractérisation écologique des types de végétation. Elle est basée sur la position, dans l'architecture de l'organisme végétal, des bourgeons qui survivent à la saison défavorable, et du degré de protection dont ils disposent ; mis au point au Danemark, ce système repose sur la hauteur des bourgeons survivants au-dessus du sol, exprimant leur protection par la neige. Des modifications mineures permettent son extension à la végétation tropicale.

Les types biologiques de Raunkier ([fig. 83](#)) :

1. *Les phanérophytes* (de *phaneros* = visible) ; les bourgeons qui assureront la reprise de l'activité végétative sont situés haut au-dessus du sol. La mise en repos de la plante à l'entrée de la saison défavorable n'entraîne pas la disparition d'une partie importante de son appareil aérien.

Ce sont tous les arbres et arbustes, à feuilles persistantes ou caduques ; la plupart des lianes ; les grandes herbes vivaces et les épiphytes des pays tropicaux.

2. *Les chaméphytes* (de *chamai* = reposant à terre) ont leurs bourgeons pérennes situés peu au-dessus du sol (à une hauteur n'excédant pas 20 à 30 cm) ; ils sont protégés du froid par la couverture nivale dans les pays enneigés, mais aussi des vents et de la sécheresse de l'air dans d'autres conditions.

Les sous-arbrisseaux ligneux, les herbes vivaces basses, les plantes en coussinets, sont des chaméphytes. Ces végétaux peuplent la toundra arctique, les landes maritimes, les hautes montagnes, et constituent la grande majorité des plantes des zones arides et même des déserts.

3. Les bourgeons des *hémicryptophytes* (de *hemi-* = à demi, et *cryptos* = caché) sont situés sur le sol ou très près au-dessus. Les conditions de résistance sont encore meilleures que celles des chaméphytes.

C'est le cas d'un grand nombre d'herbes vivaces et bisannuelles adaptées à résister aux conditions

défavorables, telles que les Graminées en touffes, les plantes en rosettes, les vivaces à tiges traînantes ou à stolons... La plupart de ces plantes produisent des tiges dressées et florifères, qui meurent à l'arrivée de la saison défavorable : la plante se trouve amputée de la plus grande partie de son appareil aérien, moins protégée.

4. Chez les *cryptophytes* (de *cryptos* = caché), les bourgeons sont encore mieux protégés, ils sont cachés, le plus souvent dans le sol. Ils sont portés par des rhizomes, des bulbes, des tubercules qui survivent à la saison défavorable en vie latente ; à la bonne saison, ils reprennent une activité biologique et produisent un appareil aérien destiné à disparaître rapidement en entier. Ces plantes résistent aux conditions les plus sévères, à condition qu'il y ait une période favorable annuelle, même brève.

Dans les cas les plus fréquents, les organes de survie des cryptophytes sont enfouis dans le sol ; on peut alors les appeler *géophytes*. Chez les *hydrophytes* submergées, l'eau assure la protection des bourgeons ; ces dernières entrent également dans la définition des cryptophytes.

5. Les *thérophytes* (de *Theros* = été) sont les plantes annuelles : elles germent à l'arrivée de la saison favorable, s'y développent, fleurissent, mûrissent leurs graines et les dispersent avant la saison défavorable. Elles passent la saison défavorable sous forme d'embryons en vie latente, protégés à l'intérieur de graines. Cette forme de vie est fréquente dans toutes les régions à saisons contrastées ; elle est presque absente des zones équatoriales. Les éphémérophytes des régions désertiques représentent l'adaptation extrême au thérophytisme.

La diversité des adaptations aux milieux les plus variés et des stratégies permettant de survivre aux conditions défavorables, caractéristique des Angiospermes, est parmi les premiers facteurs responsables de leur succès dans le monde actuel.

2 - LES MOUVEMENTS DES VÉGÉTAUX

Les plantes ont une apparence d'immobilité responsable de la fausse compréhension que l'homme en a trop souvent. L'homme primitif, sachant utiliser sa perception intuitive, a probablement reconnu leur nature biologique, comme le laisse supposer l'impact du végétal sur l'évolution psychique et mentale humaine. Mais actuellement, l'homme moderne ayant perdu cette façon d'aborder son environnement, il tend à identifier comme vivants les seuls êtres qui bougent ; les plantes, dans leur réalité biologique et réactive, lui sont d'autant moins accessibles qu'elles sont, parmi les êtres vivants de grande taille, ceux qui lui ressemblent le moins. Le végétal est trop souvent considéré comme un matériau ou un décor inerte.

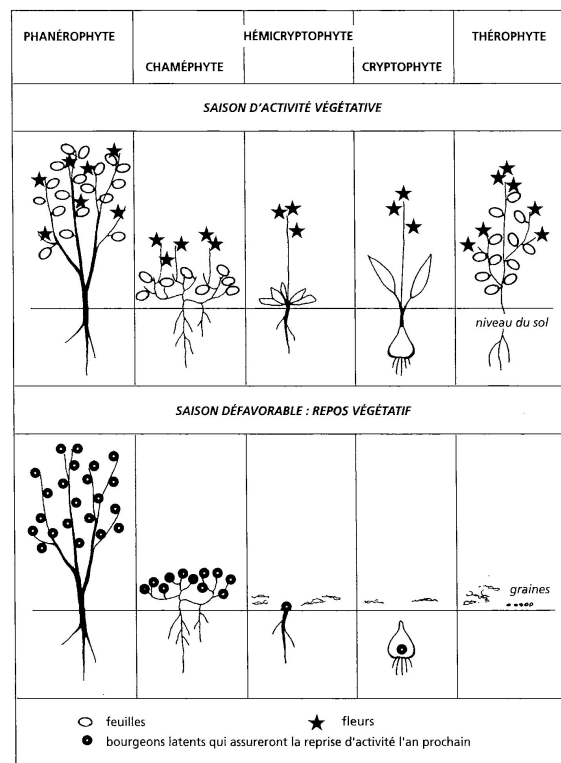


Fig. 83 - Les types biologiques sont définis par la situation par rapport au niveau du sol, des bourgeons qui survivent à la saison défavorable. En fonction de la hauteur au-dessus du sol à laquelle ils se trouvent, les bourgeons profitent d'une protection plus ou moins grande à l'égard des agents climatiques qui les menacent : ils sont pleinement exposés chez les **phanérophytes** ; ils jouissent d'une protection partielle chez les **chaméphytes** (initialement définis par Raunkier en fonction de l'épaisseur protectrice de la couche de neige hivernale) et les

hémicryptophytes ; et d'une protection plus efficace chez les cryptophytes. Les thérophytes disparaissent entièrement et survivent à l'état de graines. (Plantes schématiques).

Pour s'en convaincre, il suffit de constater l'incompréhension à l'égard du végétal qui préside à la création des espaces verts, par exemple.

Arbres et arbustes sont plantés proches les uns des autres, pour créer le décor immédiatement ; leur développement en sera entravé, il faudra en supprimer la plupart : on ne tient pas compte du fait que ces êtres vivants s'accroissent par la simple production de nouvelles feuilles. Pour une partie non négligeable du public, un jardin est un décor immuable ; on n'a pas conscience de la nécessité de soins assidus, ni du fait qu'il n'y a pas, chez les plantes, survie sans croissance ; la notion de vie végétale échappe à beaucoup. Pour ceux-là, le végétal passe pour un *objet inanimé*.

Un exemple : on plante un cèdre de l'Atlas à 5 m de la façade d'un bureau de poste ; à son installation, il mesure 2 m, et crée un décor agréable sur la placette. 20 ans plus tard, il aura poussé mais ne sera encore qu'un très jeune arbre, il commencera à gêner l'édifice : on le détruira pour le remplacer par un autre décor, destiné, lui aussi, à une existence misérable. La considération portée ici au végétal est la même que celle qu'on accorde à une tapisserie collée sur un mur ; elle est utilement agréable, et sera remplacée par une autre dès qu'elle ne plaira plus. Malheureusement, il s'agit ici d'un être vivant à part entière dont on oublie qu'il mérite, à ce titre, le respect.

L'immobilité du végétal est responsable, dans une large mesure, d'une forme de mépris qui veut que la plante ne soit qu'une chose. On oublie le fonctionnement de la cellule, ou la sexualité, phénomènes qui démontrent pourtant l'unité du monde vivant.

Cependant, l'immobilité végétale n'est qu'apparente. Les plantes, sauf quand elles sont en repos profond, sont perpétuellement agitées de mouvements qui n'ont rien à voir avec le vent. Les mouvements des végétaux sont soit trop lents,

soit trop limités dans l'espace pour être directement perceptibles par l'homme ; tout se passe comme s'ils se déroulaient dans un espace-temps auquel l'homme n'a pas accès. Mais bien qu'ils échappent en grande partie à l'observation courante, il faut se garder de sous-estimer leur importance.

La mobilité des plantes

On verra ici les possibilités de déplacement des organismes entiers. Elles ne représentent pas une caractéristique des Angiospermes, bien au contraire, mais certaines modalités correspondent à des adaptations typiquement angiospermiennes.

Les végétaux doués de motilité

Ils se déplacent activement, grâce à des organes locomoteurs. Ce sont des Cryptogames, unicellulaires ou très simplement organisés, que l'on cite ici pour mémoire (voir chap. 5).

Les Algues flagellées utilisent, pour se mouvoir, le battement de flagelles ou de cils dans l'eau (voir [fig. 26](#)).

Les Diatomées, Algues brunes unicellulaires, se déplacent grâce à l'expulsion brutale de fluides à travers les perforations de leurs valves rigides.

Le plasmode des Myxomycètes, organismes proches des Champignons et dont le fonctionnement est voisin de celui des animaux, se déplace par mouvements amiboïdes.

Chez tous les végétaux cryptogames et certaines Gymnospermes, les spermatozoïdes, munis de flagelles, nagent activement à la manière des spermatozoïdes animaux.

Ces êtres seuls manifestent des tactismes à l'égard du milieu ambiant.

Un tactisme est un déplacement directionnel effectué par un organisme entier en réponse à un stimulus externe.

Phases mobiles dans la vie des Angiospermes

Typiquement ancrées au sol, les plantes à fleurs passent, au cours de leur vie, par deux phases au cours desquelles elles sont susceptibles de migrer d'un endroit à un autre :

- le pollen,
- la graine,

Il ne s'agit jamais de mouvements actifs, mais de déplacements passifs qui résultent d'adaptations des plantes à un élément de leur environnement qui pourra servir de vecteur. Lors de ces deux états, les plantes exploitent la mobilité de certains agents grâce à des structures qu'elles édifient spécifiquement : les plantes ne se déplacent pas, elles rendent leur transport possible.

Les principaux vecteurs sont le vent, l'eau, les animaux.

Le pollen. Rappel : le grain de pollen contient le gamétophyte mâle, c'est-à-dire un individu haploïde complet.

Transporté, selon les cas, par des vecteurs variés, grâce à des stratégies souvent très complexes, ce petit individu mâle peut aller féconder une fleur fort éloignée de celle qui a produit le pollen.

La graine. Elle contient un embryon, c'est-à-dire un individu diploïde complet en vie ralentie, susceptible d'un développement complet.

Seule ou entourée du fruit, elle présente de multiples adaptations lui permettant d'être emportée loin de la plante qui l'a produite : l'espèce se trouve ainsi disséminée ; la progéniture, installée loin de la plante-mère, multiplie ses chances de succès.

Des structures complexes, élaborées et coûteuses en énergies de synthèse (telles que les fruits charnus et sucrés par exemple) ont pour but essentiel d'attirer les prédateurs qui, même s'ils détruisent de nombreuses graines, assurent le transport d'un nombre suffisant d'entre elles pour que l'espèce survive et se propage. La plante n'offre pas gratuitement la nourriture aux animaux, elle déjoue l'immobilité végétale par une exploitation raffinée de son environnement animal.

Une mobilité discrète, mais effective

De nombreuses plantes sont capables de déplacements qui, en raison de leur lenteur, passent inaperçus : ils se déroulent dans un cadre dont les coordonnées spatiales et temporelles sont difficilement compatibles avec les nôtres. Ils permettent cependant à ces végétaux de migrer vers des zones écologiques plus favorables à leur vie et à leur reproduction.

Plantes libres. Certaines plantes, peu nombreuses, présentent la particularité de n'être jamais fixées à un support : ce sont des espèces aquatiques qui flottent, sans ancrage, sur ou dans l'eau.

Les plantes libres et flottantes à la surface de l'eau migrent passivement, au gré des vents et des courants. Elles peuvent constituer des populations susceptibles d'être entraînées fort loin par les fleuves.

La jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) édifie des radeaux qui flottent librement à la surface des eaux calmes (voir [fig. 82](#)). Elle contribue souvent à la construction des «barranques», radeaux végétaux qui descendent lentement l'Amazone et les autres grands fleuves ; ils sont peuplés de diverses espèces, qui parcourent des milliers de kilomètres, fleurissant et mûrissant leurs graines, avant de périr quand la salure de l'eau devient excessive.

La châtaigne d'eau (*Trapa*), qui fut cultivée pour ses fruits alimentaires sur les lacs européens dès le Néolithique et jusqu'au début de notre siècle, flotte librement, posée sur l'eau.

D'autres espèces sont également libres, comme *Pistia* stratiotes, *Phyllanthus fluitans*, *Hydromystria lavigata*, la plupart des lentilles d'eau (*Lemna*, *Wolffia* et *Spirodela*).

Parmi les espèces submergées, certaines flottent librement entre deux eaux. Outre une migration passive au gré des courants, elles sont susceptibles de déplacements relativement actifs dans le sens vertical, en fonction des modifications de leur activité physiologique. Elles montent vers la surface quand la photosynthèse est intense et que l'oxygène produit s'accumule dans leurs tissus, pendant la journée ; elles descendent vers le fond quand la photosynthèse diminue, le soir.

C'est le fait, par exemple, des *Ceratophyllum*, des *Utricularia*, des *Wolffiella*, de *Lemna trisulca*.

Le comportement de *Stratiotes aloides* est un peu différent ; la plante est enracinée au fond de l'eau, mais ses racines dégénèrent en été ; alors libérée de toute fixation, la rosette monte à la surface de l'eau où elle fleurit. Pendant la fructification, elle redescend au fond et se ré-enracine.

Ces plantes sont actives, croissent, fleurissent, tandis qu'elles sont mobiles ; la mobilité est un élément de leurs conditions de vie. D'autres espèces sont susceptibles de se déplacer lorsque leur activité biologique s'interrompt ; il s'agit alors d'une mobilité encore plus passive.

Certaines plantes des déserts (*Anastatica hierochuntica*, Crucifère, ou encore *Selaginella lepidophylla*, Ptéridophyte, toutes deux appelées «roses de Jéricho») se dessèchent, leurs rameaux se recroquevillent et la plante prend une forme en boule : poussées par les vents du désert, elles roulent sur d'énormes distances. Toutes deux paraissent mortes, mais si *Anastatica*, annuelle, l'est réellement, la sélaginelle ne l'est pas ; elle est dite reviviscente. Parvenues dans une région plus humide, *Anastatica* rouvrira ses rameaux par un mouvement hygroscopique purement mécanique et ses graines seront libérées ; la sélaginelle se ré-enracinera et reprendra son activité biologique jusqu'à ce que le dessèchement l'amène à poursuivre son errance.

Les plantes qui déplacent leur point de fixation. De très nombreuses espèces d'herbes vivaces, d'arbustes et même quelques arbres, se déplacent progressivement d'année en année. Elles changent de lieu d'implantation et migrent, peu à peu, vers les endroits les plus favorables (**fig. 84**).

Le chiendent (*Agropyrum repens*) a un rhizome qui croît horizontalement dans le sol (voir **fig. 107**) et produit chaque année une nouvelle pousse dressée, qui porte des feuilles et des fleurs. Les pousses des années précédentes disparaissent au fur et à mesure, ainsi que

les parties les plus âgées du rhizome ; la plante avance au rythme d'allongement de son rhizome. Le *Carex arenaria* progresse de la même façon dans les dunes littorales, il peut se déplacer de 10 m dans l'année. Il en est de même du sceau de Salomon, du muguet... dont le rythme de déplacement est plus faible, mais tout aussi réel.

Les *Orchis*, les *Ophrys* et de nombreuses autres Orchidées terrestres, produisent chaque printemps un petit tubercule tandis que se détruit progressivement celui de l'année précédente. La séquence de tubercules progresse en ligne : la plante avance, de tubercule en tubercule, au fil des années. Le déplacement est lent, de l'ordre de quelques centimètres par an.

Le fraisier produit des stolons qui courent à la surface du sol et portent, à leur extrémité, une petite rosette qui s'enracine ; la longueur d'un seul stolon étant de plusieurs décimètres, le déplacement annuel, stolon après stolon, peut dépasser 5 m. Les ronces ont des tiges épineuses longues et souples qui se courbent et dont le sommet finit par toucher le sol ; il s'enracine alors, donnant un nouveau pied de ronce qui peut être éloigné de la plante-mère de plusieurs mètres : l'avancée est rapide. Ces plantes redoutent l'ombre et les tiges s'inclinent vers la lumière ; la plante se déplace vers l'endroit qui lui est le plus favorable.

Certaines épiphytes accrochées dans les arbres de la grande forêt équatoriale peuvent produire en peu de temps des tiges exploratrices grêles, longues de nombreux mètres, munies de feuilles réduites, quand les conditions écologiques leur sont défavorables ; dès que l'une de ces tiges atteint une zone convenable, elle développe une pousse trapue, à grandes feuilles, et florifère, dont le déplacement est lent. C'est le cas des *Philodendron* ; cultivés dans les appartements, où les conditions de croissance sont médiocres, ils ne produisent que des tiges exploratrices (à entrenœuds longs et petites feuilles) ; les rosettes d'énormes feuilles n'apparaissent guère que dans des conditions rarement réalisées dans ce mode de culture.

Un cas particulier : le déplacement vertical des bulbes, des cormes et des tubercules dans le sol.

La plupart des plantes bulbeuses, dans des conditions optimales, ont leur bulbe fixé à une profondeur donnée dans le sol ; cette profondeur varie selon les espèces (le corme des *Crocus* est à une profondeur de 5 à 7 cm ; le bulbe de l'*Amaryllis belladonna* est à 20 ou 25 cm).

Dans les conditions naturelles, le jeune bulbe commence son développement juste sous la surface du sol ; il lui faudra s'enfoncer progressivement pour atteindre la profondeur convenable. Pour cela, il produit des «racines tractrices» qui se développent vers le bas ; puis elles se raccourcissent en prenant un aspect ridé transversalement ; la traction ainsi réalisée entraîne le bulbe vers le bas. La progression est, au plus, de l'ordre de quelques centimètres par an.

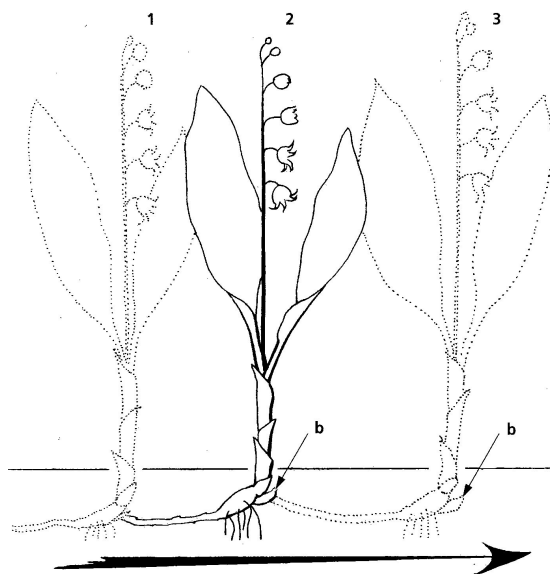


Fig. 84 - Migration progressive d'un pied de muguet. Le même individu se déplace : d'une année à la suivante, il n'apparaît pas au même endroit.

1 - Emplacement où se trouvait la plante l'an dernier.

2 - La plante, cette année.

3 - La plante, l'an prochain.

b, bourgeon qui produira la pousse de l'année suivante. La flèche indique le sens du déplacement de la plante.

Les mouvements d'organes

L'immobilité ne s'observe, chez une plante vivante, que lorsqu'elle est temporairement plongée dans un profond état latent.

C'est le cas d'un embryon contenu dans une graine en dormance, par exemple.

Une activité biologique, même faible, s'accompagne de mouvements intracellulaires, et une plante en état de croissance est animée de mouvements multiples dont certains, contrairement aux idées reçues, sont assez rapides et amples pour être directement observables.

Mouvements internes à la cellule

Pour mémoire, rappelons les mouvements stomatiques, dus à des variations de turgescence cellulaire, qui permettent la régulation des échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère environnante.

Les mouvements endocellulaires de cyclose sont liés à des déformations de la structure protéique du cytoplasme, provoquant une circulation des fluides cytoplasmiques ; au microscope, on observe ces courants qui parcourent le contenu cellulaire et entraînent les organites en une ronde autour de la vacuole.

Chez les Characées, qui présentent de très grandes cellules, on a mis en évidence une protéine contractile proche de la myosine des muscles, dont les mouvements entretiennent une cyclose particulièrement active.

Les mouvements des chloroplastes ne se distinguent pas des mouvements de cyclose lorsque la lumière est également diffusée et d'une intensité convenable.

Mais si ces deux conditions ne sont pas réunies, ils se déplacent de façon à recevoir l'énergie lumineuse permettant le meilleur taux de photosynthèse possible.

— Si l'éclairement est faible, les chloroplastes se répartissent le long des faces cellulaires exposées à la lumière ; ils

reçoivent ainsi un maximum d'énergie lumineuse.

- Si l'éclairement est très violent (supérieur à celui permettant une photosynthèse optimale), les chloroplastes se répartissent le long des faces situées dans le sens de pénétration de la lumière, c'est-à-dire perpendiculairement à la disposition précédente ; ils reçoivent alors une quantité plus faible d'énergie lumineuse.

Les statolithes (dérivé de la racine *sta* qui exprime la fixité, la position dressée ; et de *Lithos* = pierre) sont des grains d'amidon qui sédimentent, sous l'action de la gravité, dans la partie inférieure des cellules qui les contiennent. Si l'orientation d'un organe en croissance est modifiée, les statolithes «tombent» dans le cytoplasme et se retrouvent, en quelques minutes, dans la partie basse de la cellule.

On considère que la présence de statolithes est liée au phénomène de perception des forces gravitationnelles par le végétal ; en raison de leur taille, ils reposent sur une zone sensible riche en microtubules, près de la membrane plasmique, dans la région inférieure des cellules qui les contiennent. Le mécanisme entraînant la réponse est inconnu.

Mouvements liés à la croissance des organes

La croissance des organes n'est rectiligne que dans des conditions théoriques ; dans la réalité, elle s'accompagne toujours de mouvements et de déformations qui jouent un rôle déterminant dans l'aspect caractéristique de chaque catégorie végétale.

Les tropismes (de *Tropos* = direction). Ce sont des réactions d'orientation répondant à des inégalités de certains facteurs du milieu ambiant. Ils se traduisent par des courbures des organes en croissance, dues à des vitesses d'allongement différentes sur les diverses faces de l'organe.

Le *phototropisme* (de *Phos* = lumière) est la réponse d'une plante à des conditions inégales d'éclairement ; sa croissance sera orientée vers l'une des valeurs de l'éclairement.

Une plante d'intérieur placée près d'une fenêtre s'incline vers elle et dispose ses feuilles

perpendiculairement aux rayons lumineux ; son port dissymétrique résulte d'une croissance inégale, dépendant de l'éclairement unilatéral que reçoit la plante.

On distingue :

- le phototropisme positif : l'organe croît vers la lumière ; c'est le cas des tiges, des feuilles ;
- le phototropisme négatif : l'organe croît en fuyant la lumière ; c'est le cas de la plupart des racines, mais certaines y sont indifférentes.

Le mécanisme du phototropisme a été mis en évidence grâce aux expérimentations sur des coléoptiles d'avoine (**fig. 85**).

Le coléoptile (de *Koleos* = étui et *Pti/on* = plume et son rachis tubuleux) est la gaine allongée qui protège le bourgeon et la première feuille lors de la germination des Graminées (voir **fig. 101**).

On expose des coléoptiles en cours de croissance à une lumière d'intensité connue, selon une incidence constante, de telle sorte que l'éclairement n'atteigne que des parties rigoureusement définies du végétal ; la réponse est une courbure du coléoptile, enregistrée optiquement dès qu'elle se manifeste. Le mécanisme se décompose en une perception du stimulus lumineux, et une réponse par l'apparition d'une courbure de l'organe.

Perception : seule une étroite zone de longueurs d'ondes lumineuses est active, dans les bleu-violet-ultraviolet ; ceci permet d'affirmer qu'un pigment orangé (la riboflavine ?) intervient dans la perception.

Lieu de perception : c'est le sommet du coléoptile, constitué d'un massif de cellules indifférenciées.

La réponse au stimulus : elle se manifeste par une courbure du coléoptile qui se produit toujours au même niveau.

Le lieu de réponse : il se situe au-dessous du sommet (à environ 3 mm du sommet), dans la zone d'auxèse où se produit l'allongement des cellules. Lieu de perception et lieu de réponse sont distincts.

La nature de la réponse : la courbure observée est la conséquence d'une répartition inégale de l'auxine (hormone de croissance) ; plus abondante sur la face abritée de la lumière directe, elle y détermine une croissance plus active, provoquant l'inclinaison vers la face la moins riche en auxine.

Causes de l'inégale répartition de l'auxine : elles sont certainement diverses, et encore mal connues ; on invoque une photo-oxydation de l'auxine à la lumière et une migration, dont le processus n'est pas connu, de l'auxine vers la zone moins éclairée.

Durée du phénomène : le stimulus lumineux doit intervenir pendant quelques secondes à quelques minutes, selon l'intensité de la lumière, pour entraîner une réaction ; la réponse par courbure intervient après un temps de latence chiffré en minutes. On peut considérer qu'un coléoptile d'avoine, placé dans des conditions optimales de croissance, manifestera une courbure après 15 à 30 mn d'expérimentation.

Le géotropisme (de *Gé* = la Terre) ou *gravitropisme*, est la réponse à la pesanteur ; la croissance de l'organe est orientée en fonction de la force de gravité.

Observation : un rameau couché accidentellement mais non brisé (sa nutrition doit être assurée par le transit des sèves) poursuit sa croissance en marquant une courbe abrupte qui ramène son sommet en position verticale;

Le géotropisme est (voir [fig. 104](#)) :

- positif quand l'organe croît dans le sens de la force de gravitation, c'est-à-dire vers le bas (c'est le cas des racines en général) ;
- négatif quand l'organe croît en sens contraire, c'est-à-dire vers le haut (cas des tiges dressées).

Le plagiotropisme (de *Plax* = grande surface, plaque) est la croissance orientée perpendiculairement à la force de gravité (voir [fig. 107](#)), c'est-à-dire parallèle à la surface du globe terrestre (tiges rampantes, branches latérales des sapins).

Le géotropisme a été mis en évidence au moyen d'une roue à la périphérie de laquelle sont accrochées des plantes en croissance ; quand la roue tourne suffisamment vite pour que la force centrifuge soit importante, les organes s'orientent selon la résultante des deux forces qu'ils subissent, la force de gravitation d'une part, la force centrifuge d'autre part. Cette technique a permis une certaine compréhension du phénomène.

Perception : dans le cas des racines, le lieu de perception de la force de gravitation est le sommet ; les récepteurs de l'information semblent être les statolithes, grains d'amidon particuliers, très gros et localisés dans les zones sensibles.

La courbure permettant le redressement d'un organe dont l'orientation a été perturbée est due à une inégale répartition de l'auxine.

Le temps de réponse est plus long que dans le phototropisme, la courbure est généralement visible après 30 minutes.

Le thigmotropisme (de *Thigma* = toucher) entraîne une courbure de l'organe en croissance au contact d'un corps étranger : la face en contact croît moins vite que l'autre, l'organe s'incline et contourne l'obstacle.

C'est ainsi que les racines contournent les cailloux du sol.

Les vrilles, organes filiformes susceptibles de s'enrouler autour d'un support et de s'y accrocher fermement, permettent à certaines plantes (la bryone, la vigne, les pois, la passiflore...) de grimper sur les buissons et les treillages ; elles manifestent un thigmotropisme net : dès qu'une vrille est au contact du support, elle croît autour en hélice serrée, sans quitter son contact (**fig. 86**).

Perception : chez la bryone, les cellules épidermiques présentent des amincissements de leur paroi externe cutinisée, auxquels on attribue un rôle tactile (**fig. 86**).

Le mécanisme de ce tropisme est inconnu, mais la réponse au stimulus tactile est, comme toujours dans le cas des tropismes, due à un taux d'auxine plus faible sur la face en contact avec le support.

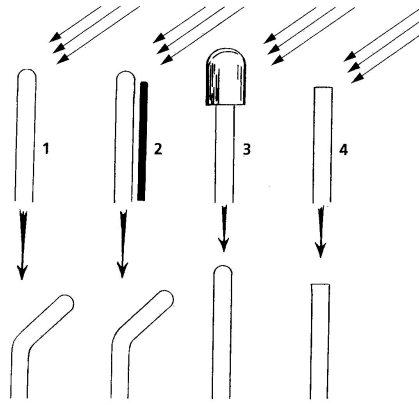


Fig. 85 - Phototropisme de la germination d'avoine : explicitation de la réponse de coléoptiles à un éclairage latéral (schéma résumant les expériences par lesquelles Darwin (1880) a posé les bases du phénomène). En haut, coléoptiles éclairés par une lumière venant de la droite (les flèches supérieures indiquent la direction de l'éclairement). En bas, réponses des mêmes coléoptiles.

1 - Un coléoptile d'avoine reçoit un éclairage latéral. Il va croître en direction de la source lumineuse et marquer une courbure au-dessous de son sommet.

2 - Le coléoptile est protégé de la lumière par une plaque opaque, son sommet seul est exposé à l'éclairement. Il marque une courbure : le stimulus lumineux a été perçu par le sommet de l'organe ; la réponse apparaît nettement au-dessous du sommet, dans la partie qui n'a pas reçu la lumière.

3 - Le sommet du coléoptile est protégé de la lumière par un capuchon opaque. La partie sous-apicale de l'organe reçoit la lumière. Le coléoptile ne marque pas de courbure ; seul le sommet de l'organe perçoit le stimulus lumineux.

4 - Le coléoptile est exposé à la lumière, après amputation de son sommet. Il ne marque pas de courbure, la présence de son sommet est nécessaire à la perception de la lumière. En résumé, le phototropisme se traduit par une courbure du coléoptile en croissance répondant à une dissymétrie de l'éclairement. Le stimulus lumineux est perçu par le sommet du coléoptile ; la réponse au stimulus intervient dans un endroit différent, situé à 3 mm environ au-dessous du sommet.

Divers autres tropismes interviennent lors de la croissance des organes, tels que le *thermotropisme* (à l'égard de la chaleur), le *chimiotropisme* (à l'égard de substances chimiques) ;

particulièrement important chez les plantes lorsqu'il concerne la réaction à l'eau, c'est alors un *hydrotropisme*).

Normalement, plusieurs tropismes interviennent simultanément et on n'observe, dans les conditions naturelles, que leur résultante. Ils définissent l'allure, le port des végétaux. Étant donnée leur nature réactionnelle aux conditions de l'environnement, ils permettent la mise en place des organes dans des situations d'efficacité maximales.

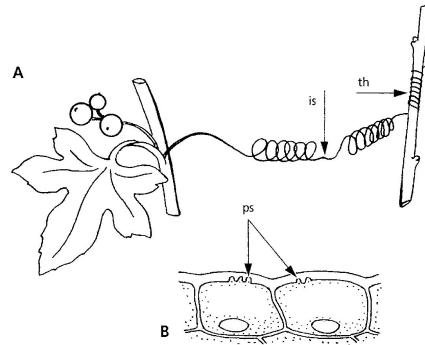


Fig. 86 - Thigmotropisme de la vrille de bryone.

A - La vrille de bryone se développe en deux temps.

1. Phase exploratoire : la vrille croît en hélice enroulée dans un sens, puis dans le sens inverse ; cette inversion de sens (is) donne à la vrille une souplesse et une élasticité remarquables.

2. Phase de fixation : quand le sommet de la vrille parvient au contact d'un support, elle croît en s'y enroulant (th) par thigmotropisme.

B - Cellules épidermiques de la vrille de bryone ; on considère que la perception du contact est le fait des ponctuations sensibles (ps).

(B d'après Heller, 1982).

Il faut remarquer que, dans ce cas, l'efficacité fonctionnelle et l'aspect des plantes dépendent d'un même facteur ; cette conjonction nous rappelle que forme et fonction sont indissolublement liées.

Les mouvements révolutifs

Le sommet d'une tige en croissance décrit une hélice, souvent trop étroite pour être remarquée, due à une croissance inégale sur

sa périphérie. Les racines également croissent en décrivant une hélice.

Ce phénomène permet aux organes d'explorer le milieu ambiant et éventuellement de dévier de leur direction initiale s'ils découvrent des éléments auxquels répondent des tropismes.

Les mouvements révolutifs sont particulièrement importants chez les lianes volubiles ; ce sont des végétaux dont la tige souple (au moins quand elle est jeune) s'enroule autour d'un support et qui, par ce moyen, peuvent grimper parfois jusqu'au sommet des arbres.

Le liseron, le haricot grimpant, la glycine, le houblon, sont des lianes volubiles.

Sauf cas exceptionnels, le sens de rotation est constant pour chaque espèce : il est génétiquement défini.

Vus de dessus, le liseron tourne dans le sens trigonométrique, mais le chèvrefeuille tourne dans le sens rétrograde.

Les mouvements révolutifs ne sont pas propres aux tiges et aux racines, ils sont très nets chez les vrilles en croissance, avant leur rencontre avec un support.

Ces mouvements ont une amplitude et une vitesse telles qu'ils sont, dans certains cas, aisément perceptibles. Les exemples suivants montrent l'efficacité des mouvements révolutifs dans l'exploration du milieu par les plantes grimpantes à la recherche d'un support.

Le sommet d'une tige de haricot décrit une hélice dont le diamètre peut dépasser 15 cm, et effectue un tour en 1 h 30 (soit 16 rotations par 24 h).

Le liseron des haies décrit une hélice de même amplitude, mais tourne un peu plus vite (22 rotations par 24 h).

Le mouvement des vrilles de bryone est large (son diamètre peut dépasser 10 cm) et rapide (25 à 30 rotations par 24 h) ; quand la vrille rencontre un support, ces larges révolutions cessent et elle s'y enroule par thigmotropisme.

La vitesse de rotation d'un organe en croissance correspond à un rythme endogène ; l'amplitude de l'hélice décrite, par contre, n'est maximale que si la plante se trouve dans des conditions écologiques optimales.

Les mouvements révolutifs sont dus à une croissance inégale sur les différents secteurs de la tige, le secteur à croissance la plus rapide se déplaçant dans le sens de la rotation. La nature et les causes de cette inégalité et de son déplacement régulier sont fort peu connues.

Les nasties

Ce sont encore des mouvements d'organes, mais ils se distinguent radicalement de ceux étudiés ci-dessus par les caractéristiques suivantes :

- ils sont dus à des structures anatomiques particulières ;
- ils se produisent dans des organes déjà différenciés, et non pas en cours de croissance ;
- ils sont réversibles,
- et ils sont relativement rapides.

Les mouvements rythmiques: nyctinasties. On les appelle nyctinasties (de *Nyx* = nuit) car ils correspondent à ce qu'on a appelé des «positions de sommeil» chez les plantes : les fleurs ou les feuilles de nombreuses espèces se ferment le soir et se rouvrent le lendemain matin. Les nyctinasties suivent le rythme circadien ; ce rythme peut être propre à la plante (c'est alors un rythme interne) ou plus ou moins dépendant d'un rythme externe de variations (intensité lumineuse, par exemple).

La photonastie est le mouvement de feuilles qui s'étalent dans la journée et se replient pendant la nuit.

Les feuilles de trèfle sont constituées de trois folioles largement étalées dans la journée ; lorsque la nuit tombe, chaque foliole se plie longitudinalement et se rabat ; au lever du jour suivant, elles s'étaleront à nouveau.

De nombreuses espèces présentent ce phénomène, dont les *Oxalis* ([fig. 87](#)), le haricot, le robinier, les Marantacées tropicales.

Fonctionnement : chaque feuille (ou foliole, selon les espèces) est portée par un petit coussinet moteur, appelé parfois pulvinus, constitué de grosses cellules ; les cellules situées à la partie supérieure et à la partie inférieure du coussinet ont des pressions osmotiques différentes. Par un mouvement d'eau passant alternativement d'une zone à l'autre, le gradient osmotique s'inverse rythmiquement matin et soir, provoquant des déformations du coussinet. Ces déformations entraînent les mouvements foliaires. Le mouvement est assez rapide, il s'effectue généralement en moins de 10 mn.

Rythme : on a montré expérimentalement l'existence d'un rythme interne proche de 24 h : les feuilles se ferment à l'heure habituelle, même si la plante est gardée quelques jours en lumière continue.

Mais la photonastie est également une réponse à la chute de l'intensité lumineuse : les feuilles de trèfle peuvent rester fermées dans la journée si le ciel est particulièrement assombri de nuages. En fait, le rythme interne est entraîné par le rythme externe des jours et des nuits.

Ces mouvements liés au rythme circadien sont à l'origine de ce qu'on a appelé l'«horloge biologique» ; les plantes ouvrent et ferment leurs feuilles ou leurs fleurs en réponse à des stimulus précis ou à des rythmes internes, donc à des heures à peu près déterminées et de toutes façons différentes selon les espèces. Au cours d'une journée, on voit s'épanouir et se refermer des fleurs, s'étaler et se rabattre des feuilles, dans un ordre déterminé ; chaque phénomène intervient dans une tranche horaire plus ou moins restreinte, il peut être «lu» comme une indication approximative de l'heure. Linné avait dressé une «horloge florale» en classant un certain nombre d'espèces en fonction des heures d'épanouissement de leurs fleurs.

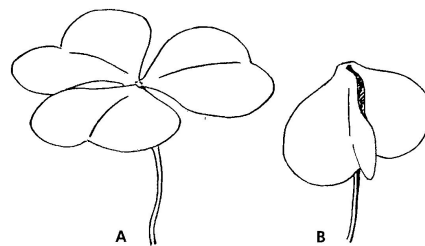


Fig. 87 - Nyctinastie de la feuille d'*Oxalis acetosella*.

A - Feuille épanouie, en position de veille ; les trois folioles sont bien étalées.

B - Feuille «fermée», en position de sommeil ; les folioles sont rabattues vers le bas.

Comment savoir l'heure dans les savanes marécageuses de Guyane ?

	heure d'épanouissement des fleurs	heure de fermeture/fanaison des fleurs
<i>Utricularia foliosa</i>	7-7.30	13-14
<i>Eichhornia polysperma</i>	7-7.30	15-16
<i>Xyris jupicai</i>	7-8	11
<i>Nymphoides indica</i>	8-9	11-12
<i>Oocarpon torulosum</i>	8-9	14
<i>Ilysanthes rotundifolia</i>	9	12-13
<i>Cabomba aquatica</i>	10-10.30	15-16
<i>Abolboda pulchella</i>	12-13	16-17

Si les fleurs de *Nymphoides* et de *Cabomba* sont épanouies en même temps, c'est la fin de la matinée

(de 10 à 12 h) ; mais si vous voyez simultanément les fleurs d'*Abolboda* et d'*Utricularia*, c'est déjà l'après-midi (il est entre 12 et 14 h).

Où que vous soyez, vous pouvez vous amuser à dresser de telles horloges ; il suffit de guetter les mouvements des fleurs.

Les périodes d'épanouissement des fleurs coïncident avec les périodes d'activité des animaux pollinisateurs adaptés à féconder chaque espèce végétale.

La thermonastie est un mouvement qui répond à une variation de température. Ce phénomène concerne essentiellement des fleurs.

La fleur de tulipe, dans les conditions naturelles, s'ouvre le matin et se ferme le soir ; en outre, si le temps est variable pendant la journée, les variations de température entraînent une succession d'ouvertures et de fermetures de la fleur : elle se ferme quand la température diminue, et se rouvre dès qu'elle augmente.

De nombreuses plantes répondent aux variations de température par l'ouverture et la fermeture de leurs fleurs :

Les roses (à fleurs simples seulement, les roses horticoles à fleurs doubles ont perdu cette faculté) ; les soucis, les liserons...

Les thermonasties florales se produisent un nombre limité de jours : la durée de vie d'une fleur est courte par rapport à celle d'une feuille.

La sensibilité aux variations thermiques est grande chez les fleurs thermonastiques ; la tulipe réagit à un réchauffement de 1°C et à un refroidissement de 3°C ; la réponse est rapide, de l'ordre de 10 mn.

Les mouvements sont ici dus à des différences d'extensibilité des parois cellulaires et non à des variations de pression osmotique.

Un rythme interne, lorsqu'il existe, intervient peu ; on considère que la thermonastie est essentiellement une réponse aux variations externes de température qui masque un éventuel rythme interne peu marqué.

Nasties répondant à des stimulations externes. Ce sont des mouvements qui affectent des organes ayant subi un stimulus précis, survenant inopinément, sans rythmicité ni régularité.

La séismonastie (de *Seismos* = séisme, tremblement de terre) : l'organe répond par un mouvement à une secousse, à une agitation, à un choc mécanique, électrique ou thermique, à une excitation chimique.

Ce phénomène est particulièrement spectaculaire chez la sensitive (*Mimosa pudica*), herbe épineuse des bords de route, originaire d'Amérique tropicale.

La feuille, composée, porte à chacune de ses articulations un coussinet moteur ; au moindre contact, elle répond en repliant ses folioles et en rabattant vers le bas l'ensemble de la feuille ; le mouvement s'effectue en 4 à 5 secondes.

Après un temps de récupération de l'ordre de 15 mn, la feuille est à nouveau excitable ; mais elle manifeste une fatigue par l'allongement des temps de réponse et de récupération ; sollicitée plusieurs fois de suite, elle reste pliée plusieurs heures avant d'avoir récupéré ses facultés.

Les mouvements sont dus à des différences de pression osmotique entre les faces des coussinets moteurs.

La stimulation est transmissible ; une excitation faible n'affecte qu'une feuille (ou un secteur de feuille). Une excitation plus forte entraîne une réponse de plusieurs feuilles qui se replient successivement, de proche en proche. La plante entière peut répondre à une excitation assez forte : la réaction se propage le long des rameaux, et de rameau à rameau.

Il semble que la transmission se fasse de deux façons :

- une transmission rapide, par une onde électrique comparable à celle de l'influx nerveux, mais plus lente ; elle progresse à une vitesse de 2 m par minute environ ;
- une transmission lente, qu'on suppose de nature hormonale, qui circule à la vitesse de 0,5 m par minute.

Dans la *thigmonastie*, l'organe réagit à un contact, à un attouchement (voir [fig. 113, D](#), p. 362).

Le *Drosera* est une petite plante carnivore des tourbières dont les feuilles portent des «tentacules» terminés chacun par une gouttelette mucilagineuse collante ; au moindre attouchement, les tentacules s'inclinent vers le point de contact par un mouvement thigmonastique.

Dans la nature, de très petits insectes, attirés par les gouttelettes brillantes, viennent se poser sur la feuille, provoquant la thigmonastie : les tentacules se rabattent sur la bestiole et la retiennent, collée par les mucilages. Ces gouttelettes visqueuses contiennent des enzymes protéolytiques qui assurent la digestion de la victime dont il ne restera que le squelette externe chitineux.

Les tentacules ne se redresseront qu'après plusieurs jours, quand la digestion sera terminée (voir aussi l'ouverture des utricules d'*Utricularia vulgaris*, en réponse à un attouchement, [fig. 37](#)).

Chez certaines fleurs, les organes sexuels sont animés de mouvements qui répondent à l'attouchement des insectes pollinisateurs ; ces thigmonasties sont intégrées dans les stratégies qui favorisent la fécondation.

Les étamines de *Berberis* : la petite fleur contient les étamines dressées et produit, à leur base, du nectar qui attire les insectes. En buvant le nectar, l'insecte frôle l'étamine voisine et provoque la thigmonastie : l'étamine s'incline rapidement vers lui, le heurte de son anthère et le saupoudre ainsi de pollen. Après son repas, l'insecte souillé emportera ce pollen vers d'autres fleurs qui se trouveront fécondées. Chez *Utricularia vulgaris* et de nombreuses autres espèces du genre, les deux stigmates en lames sont appliqués l'un contre l'autre avant la floraison ; quand la fleur s'épanouit, le lobe antérieur s'abaisse, exposant leur face interne réceptrice de pollen. Un insecte pollinisateur, pénétrant dans la fleur, frôle cette face réceptrice et y dépose du pollen provenant d'une fleur visitée précédemment ; ce contact provoque une nastie : le lobe stigmatique antérieur se relève et vient

s'appliquer sur le lobe postérieur, emprisonnant le pollen fécondant.

Déhiscence et mouvements hygroscopiques

Ce sont des mouvements qui se produisent sous l'influence de variations du degré d'hygrométrie ambiante. Ils ne sont pas liés à une activité biologique quelconque et peuvent se manifester dans un organe mort.

Mécanisme de la déhiscence. La déhiscence est l'ouverture spontanée d'organes clos dont le contenu peut être ainsi libéré, sans aucune intervention extérieure.

Chez les Angiospermes, elle intervient :

- dans les anthères, libérant le pollen qui peut ensuite être emporté par les vecteurs auxquels il s'adresse ;
- dans certains fruits à parois sèches, permettant aux graines d'être dispersées. Chez les Cryptogames, les capsules (sporogones) des mousses, les sporanges des fougères, sont déhiscent.

Les phénomènes de déhiscence se traduisent par des mouvements mécaniques qui entraînent la déchirure de tissus morts ou sur le point de mourir. Ils se produisent de la même façon, que la plante soit vivante ou non : ils sont indépendants de l'activité biologique des tissus qui en sont responsables. La déformation des tissus qui aboutit à la déhiscence est due à une variation hygroscopique agissant sur un tissu rigidifié de façon hétérogène.

Dans la paroi des anthères se différencie une « assise mécanique » sous-épidermique. Dans la plupart des cas, ses cellules se lignifient sur les faces internes et radiales, et non sur la face externe ; la face restée cellulosique est beaucoup plus déformable, sous l'action d'un dessèchement, que les faces lignifiées.

Quand l'anthère, mûre, va se dessécher, la face externe cellulosique se rétractera fortement, entraînant la déchirure de la paroi amincie au niveau des « sillons de

déhiscence» ; et la paroi de l'anthère aura tendance à s'enrouler vers l'extérieur, ouvrant largement le sac pollinique.

La déhiscence des fruits est due à la formation d'assises de fibres lignifiées de part et d'autre de la zone où l'ouverture se produira. Sous l'action d'une dessiccation, la contraction des fibres est plus importante dans le sens transversal que dans le sens longitudinal.

Dans chacune des deux zones lignifiées encadrant la ligne de fragilité, on observe deux assises de fibres superposées ; l'orientation des fibres d'une couche est perpendiculaire à celle de l'autre. Dans l'assise externe, les fibres sont disposées parallèlement à la ligne de déchirure ; elles sont perpendiculaires à cette ligne dans l'assise interne.

Quand le dessèchement intervient, l'assise externe se rétracte plus que l'interne, provoquant la rupture de la paroi non renforcée située entre les zones lignifiées ; et la déformation de la paroi du fruit qui s'incurve vers l'extérieur.

Les déformations des parois déhiscentes se produisent alternativement dans un sens ou dans l'autre en fonction des variations d'hygrométrie, ouvrant et réduisant l'ouverture, indépendamment de l'état de vie de la plante.

Autres mouvements hygroscopiques. Ils affectent des organes dont les déformations favorisent la libération et/ou la dissémination de spores ou de semences, mais n'interviennent pas dans l'ouverture d'un organe clos. De nombreux organes sont susceptibles de tels mouvements, on les rencontre dans l'ensemble des Cormophytes.

Chez les Cryptogames, ces organes spécialisés sont à l'échelle cellulaire ; on les appelle des *élatères*.

Parmi les sporanges de certaines Bryophytes (*Marchantia* par exemple), se trouvent des cellules à paroi portant un renfort spiralé, les élatères. Elles se déforment hygroscopiquement et leurs mouvements favorisent la dispersion des spores. Les spores des

Equisetum sont enserrées par quatre bandelettes hygroscopiques enroulées en spirale, qu'on appelle également élatères. La dessiccation provoque leur déroulement ; la spore, alors portée par ces quatre filaments comme par des pattes, offre une certaine prise au vent qui la disperse (voir [fig. 35](#)).

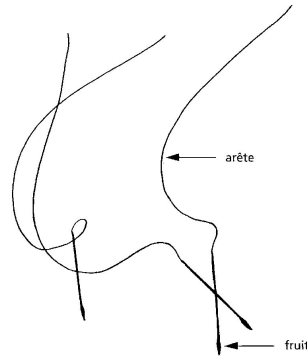


Fig. 88 - Mouvements hygroscopiques des fruits d'*Aristida togoënsis*. La longue arête, rectiligne lorsqu'elle est humide, s'enroule en hélice lâche en se desséchant. Dans la steppe desséchée, les petites graines (ce sont en fait des fruits) aiguës tendent à se ficher dans le sable en tombant ; l'arête hélicoïdale offre une prise au vent, qui la fait tourner : le fruit s'enfonce dans le sol à la manière d'un foret de perceuse.

Chez les plantes à graines, les mouvements hygroscopiques sont le fait de tissus spécialisés ; ils affectent des organes variés et de grande taille.

Les écailles des cônes des Gymnospermes sont des organes hygroscopiques par excellence ; chacun a vu les écailles des pommes de pin s'écarter au soleil, et se rabattre les unes contre les autres dès que le temps devient humide. Le mouvement est rapide et sensible à une faible différence du taux d'hygrométrie. Il se répète inlassablement, tant que la pomme de pin, tombée au sol, n'est pas attaquée par la décomposition. Beaucoup de fruits ou de graines sont munis d'appendices hygroscopiques. Les petits fruits de certaines Graminées, comme les *Aristida*, sont prolongés par une longue arête (responsable du nom de ce genre) rectiligne à l'humidité, qui dessine une courbe spiralée à la sécheresse ; le fruit dur et aigu se fiche dans le sol et le vent, portant sur cette spirale

longue de 10 à 20 cm, la fait tourner : le fruit s'enfonce dans le sol comme un foret (**fig. 88**).

3 - COADAPTATION AUX ANIMAUX

Dans la séquence évolutive que nous avons vue avant les Angiospermes, nous n'avons nulle part pu noter d'étroite adaptation biologique entre certaines plantes et certains animaux, à l'exception de quelques tendances chez les Gymnospermes les plus modernes (*Taxus*, et surtout *Ephedra*) ; il faut attendre la diversification angiospermienne pour que ce phénomène se développe. C'est peut-être là la grande nouveauté apparue avec ces plantes : *l'évolution des deux règnes devient étroitement corrélée* ; la dynamique de l'évolution de chacun intègre des réponses adaptatives aux spécialisations de l'autre règne. La progression évolutive est devenue une, on ne peut plus dissocier celle des plantes de celle des animaux, mais on ne peut jamais dire si l'un des deux groupes s'adapte préférentiellement à l'autre ; il semble plutôt que les deux mouvements évolutifs convergent. Ce phénomène de coévolution s'est développé au cours du Tertiaire et a pris, chez les Angiospermes et les animaux supérieurs, une importance particulière ; *il caractérise le monde évolué* dans lequel nous vivons, comme le caractérisent les formes vivantes qui le constituent.

La diversité des formes que l'on observe chez les Angiospermes permet la constitution de paysages végétaux dans lesquels se juxtaposent, de multiples manières, des herbes (des Graminées surtout) et des arbres et arbustes ; les animaux herbivores présentent des adaptations multiples (morphologiques et digestives) qui leur permettent d'exploiter au mieux ces ressources. Corrélativement, on distingue des animaux inféodés aux herbes, et d'autres, inféodés aux arbustes.

Dans les savanes africaines, le buffle pâit le couvert herbacé essentiellement graminéen. La girafe au contraire, caractérisée par son squelette étiré en hauteur, broute le feuillage des arbres.

L'apparition du cheval serait liée à celle des vastes étendues couvertes de Graminées formant les steppes continentales eurasiatiques.

La remarquable efficacité des adaptations des Angiospermes aux agents disséminateurs les plus divers résulte de coadaptations ayant abouti à une complémentarité fonctionnelle entre animaux et végétaux. Ces phénomènes s'observent essentiellement dans la pollinisation (transport du pollen permettant la fécondation) et dans la dissémination des jeunes embryons contenus dans les graines ; ils aboutissent, dans une certaine mesure, à déjouer les contraintes de l'immobilité végétale.

Les figuiers sont associés à de très petits insectes qui ne peuvent vivre que dans les figues, celles-ci ne produisant des graines qu'en présence des insectes : la descendance du figuier est liée à la présence de ces petits commensaux, l'arbre et l'insecte sont strictement interdépendants. A chaque espèce de figuier correspond une espèce d'insecte : le figuier méditerranéen (*Ficus carica*) héberge *Blastophaga psenes* ; le figuier banyan d'Inde (*Ficus religiosa*) héberge *Blastophaga quadraticeps* ; le figuier d'Arabie (*Ficus sycomorus*) héberge *Ceratosolen arabicus*.

L'adaptation réciproque figuier-insecte est poussée ; tous les figuiers produisent des fleurs stériles, inutiles au fonctionnement sexuel de l'arbre, mais qui assurent la nourriture des insectes ; certains insectes des figuiers portent des cavités sur leur corps, sans relation avec leur propre fonctionnement, mais dans lesquelles ils transportent le pollen, assurant ainsi la fécondation des fleurs femelles de l'arbre. On voit ici ce qu'on pourrait appeler deux «investissements adaptatifs» complètement différents, la poche à pollen et la fleur à dévorer, mais qui convergent vers une efficacité fonctionnelle sans laquelle l'arbre et l'insecte ne pourraient survivre.

Le couple fleurs nectarifères-animaux nectarivores est une réalité extrêmement banale, qui montre l'omniprésence du phénomène de coadaptation.

Les fleurs différencient des glandes sécrétrices et synthétisent les substances sucrées contenues dans le nectar, bien que ni les organes sécréteurs ni les constituants chimiques du nectar n'interviennent dans

le fonctionnement propre de la plante ; les animaux (insectes bien sûr, mais aussi de nombreux oiseaux comme les colibris américains, les soui-mangas africains, ou des mammifères comme des chauve-souris) ont une anatomie particulière et un chimisme digestif leur permettant de se nourrir de nectar, au moins dans une large mesure.

Les plantes peuvent émettre des signaux olfactifs ou visuels qui renseignent les agents pollinisateurs sur les ressources nutritives qui leur sont offertes et, corrélativement, qui indiquent l'état des organes femelles, fécondables ou déjà fécondés.

Certaines fleurs changent de couleur au cours de leur période d'épanouissement, corrélativement à un changement d'état physiologique. Dans ce cas, une fleur blanche ou jaune par exemple, offre nectar et pollen, elle est en outre fécondable ; son passage au rouge correspond à l'épuisement du nectar et du pollen, et à l'accomplissement de la fécondation.

Les fleurs de *Polygala chamæbuxus* des montagnes d'Europe, ou celles d'*Hibiscus tiliaceus* des mangroves tropicales, s'épanouissent jaunes et virent au rouge. Celles de *Ranunculus glacialis* des abords de glaciers arctiques, celles du cotonnier, celles encore du marronnier d'Inde, passent du blanc au rouge.

Ces observations doivent être rapprochées du fait que les insectes voient bien la couleur jaune, mais ne voient pas le rouge. Le passage du jaune au rouge ne correspond qu'à une modification très mineure d'un même pigment ; cette modification, intervenant juste après la fécondation, fait disparaître les fleurs fécondées aux yeux des pollinisateurs. Le passage d'une fleur du blanc au rouge fait disparaître à leurs yeux des fleurs qu'ils voyaient précédemment de teinte «ultra-violet».

Tout se passe comme si le changement de couleur de la fleur était un message adressé aux animaux pollinisateurs. Il est démontré que ces animaux apprennent à «lire» la signification du message.

Les inflorescences de *Lantana camara* sont bicolores ; les fleurs ouvertes le jour même, au centre du corymbe, sont jaunes ; celles ouvertes de la veille, à la

périphérie, deviennent orangé puis rouges. Seules les fleurs jaunes sont riches en pollen, produisent un nectar abondant et sont fécondables.

Les papillons pollinisateurs sont attirés par les couleurs contrastées et leur disposition concentrique ; ils réagissent à la vue de l'inflorescence et non à son odeur. Posés sur le corymbe, ils visitent surtout les fleurs jaunes et assurent une bonne dispersion du pollen fécondant.

Mais les jeunes papillons juste éclos visitent indifféremment les fleurs jaunes et rouges : ils apprennent à leurs dépens que les premières seules sont riches en éléments nutritifs. Ensuite seulement ils distingueront les deux sortes de fleurs et deviendront (accessoirement pour eux) des pollinisateurs efficaces.

De nombreuses espèces de plantes tropicales sont associées à des fourmis qu'elles hébergent, et parfois nourrissent, au prix d'«investissements» morphologiques et chimiques (ce sont les plantes myrmécophiles).

Les plantes édifient des organes creux (entrenœuds des rameaux de *Cecropia*, épines dilatées d'*Acacia*, tubercule de *Myrmecodia*, poches foliaires de *Maieta*, de *Billbezia*...) où s'installent les insectes ; ces derniers (armés de mandibules et souvent d'un dard venimeux) peuvent interdire l'approche de leur hôte aux animaux herbivores et couper d'autres jeunes plantes qui s'en installent trop près.

Les coadaptations plante-animal font souvent intervenir des substances chimiques.

Les Crucifères (le chou, le radis, la moutarde...) synthétisent des hétérosides soufrés à odeur piquante qui repoussent la plupart des insectes herbivores et aboutissent à protéger ces plantes contre les prédateurs ; une espèce de papillon cependant s'est adaptée à ces composés qui, au contraire, l'attirent sans lui nuire : la chenille de la piéride se nourrit du chou sans être gênée par d'autres insectes concurrents.

Les tanins contenus dans de nombreuses plantes limitent leur consommation par les animaux herbivores ; ces substances, fortement astringentes, précipitent les protéines de la salive.

Beaucoup de fruits, les fruits charnus en particulier, sont en relation avec des animaux ; on observe de multiples stratégies qui aboutissent, par un jeu de coadaptations, à favoriser le transport des graines à l'écart de la plante-mère.

CHAPITRE 9

Originalité des Angiospermes : la reproduction



Les plantes à fleurs se reproduisent par la voie sexuée, à l'issue de laquelle sont édifiées des graines contenant des embryons représentant la nouvelle génération. Un grand nombre d'entre elles sont en outre susceptibles de se reproduire végétativement, sans intervention de la sexualité. En raison de cette dualité, les végétaux font preuve de stratégies reproductives beaucoup plus variées que celles que l'on observe chez les animaux supérieurs.

1 - LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

La multiplication végétative des plantes supérieures est un phénomène qui aboutit à la production de jeunes individus à partir de fragments végétatifs de l'individu initial, sans que la sexualité se manifeste ; il n'y a ni méiose ni gamètes, et donc ni phase haploïde ni fusion nucléaire. Ce phénomène, sous toutes ses formes, est appelé *apomixie*. La structure génétique des jeunes individus est celle de l'individu initial. Il s'agit de la multiplication d'un unique individu génétique, diploïde, en un nombre plus ou moins grand d'exemplaires ; la population ainsi obtenue est un clone.

Ce phénomène est très fréquent chez les végétaux inférieurs, chez lesquels il peut intervenir, selon les cas, dans les individus haploïdes aussi bien que dans les individus diploïdes.

Si le phénomène n'est pas caractéristique des plantes supérieures, ses modalités, multiples, en sont typiques. La multiplication végétative, exceptionnelle chez les Gymnospermes, est très fréquente chez les Angiospermes. Certaines Ptéridophytes aussi en sont capables.

Alors que chez les animaux la multiplication végétative cesse d'exister dès que l'organisation atteint une certaine complexité (elle est inconnue chez les Vertébrés), les végétaux la pratiquent quel que soit leur niveau de spécialisation.

Cette différence comportementale est évidemment corrélée à la différence de déroulement ontogénique que nous avons notée entre les deux Règnes : sa vie durant, la plante conserve des potentialités morphogénétiques qui, au moins en théorie, pourraient permettre sa multiplication végétative.

Nous avons vu (chapitre 7, 2) qu'il suffit d'un bourgeon pour régénérer une plante entière ; c'est parfaitement exact dans l'absolu ; mais dans les conditions naturelles, cela ne se produit pas chez n'importe quelle plante ni à partir de n'importe quel bourgeon. Certaines espèces sont inaptes à la multiplication végétative.

Ce phénomène joue un rôle fondamental dans la multiplication par l'homme des plantes cultivées.

Les caractéristiques des formes horticoles ne se transmettent généralement pas intégralement par voie sexuelle ; la seule possibilité de multiplier ces plantes est donc la voie végétative, qui aboutit à produire des individus génétiquement identiques à l'individu original.

Chaque «race» d'arbre fruitier est constituée d'un individu originel unique multiplié par greffes successives. Tous les vergers de cerisiers 'Burlat' sont plantés d'un unique individu multiplié à des milliers d'exemplaires.

Chaque «race» de pommes de terre est maintenue par ses tubercules qui permettent de multiplier l'unique individu génétique porteur de ses caractéristiques. Ces exemples rappellent que les «races» horticoles ne sont pas nécessairement génétiquement fixées et n'entrent pas dans la hiérarchie systématique botanique.

La multiplication végétative intervient très peu chez les espèces annuelles et bisannuelles.

Multiplication potentielle

De nombreuses espèces ne se multiplient pas spontanément par voie végétative ; cependant, des fragments séparés peuvent reproduire une plante entière. De tels phénomènes interviennent très rarement dans les conditions naturelles, mais l'homme exploite largement ces potentialités.

Le bouturage. Le bouturage permet la reconstitution d'un organisme entier à partir d'un fragment vivant qui développera des racines et des tiges feuillées, et qui deviendra un individu autonome.

Il est exceptionnel que le bouturage s'effectue spontanément.

Elodea canadensis, herbe aquatique submergée à individus unisexués, fut introduite d'Amérique du Nord en Europe occidentale où elle s'est répandue, envahissant la plupart des rivières et canaux ; seul le sexe mâle a été introduit ; la dispersion de la plante s'est donc faite exclusivement par voie végétative. L'activité humaine, la navigation, la pêche, ont tenu un rôle essentiel dans le morcellement de ces plantes fragiles en éventuelles boutures, et dans la distribution de ces boutures.

Le bouturage intervient parfois dans les conditions naturelles, chez des Commélinacées de régions saisonnièrement arides, comme *Tradescantia cerinthoides* (Argentine) ou *T. zebrina* (Mexique) par exemple : la base des tiges se dessèche en période sèche et le sommet, gorgé d'eau, persiste ; il se ré-enracine au retour des pluies.

Mais le bouturage constitue l'un des principaux moyens de multiplication des formes horticoles de plantes pérennes.

Cette technique exploite les possibilités de *régénération* des plantes, phénomène qui aboutit à reconstituer une plante entière à partir d'un fragment ; dans bien des cas, cette reconstitution implique le fonctionnement de méristèmes nouveaux, qui ne préexistaient pas dans le fragment initial. Ces méristèmes néoformés seront à l'origine des racines si le fragment comporte un bourgeon (qui sera, lui, à l'origine des tiges, feuilles et fleurs) ; ils seront à l'origine de l'ensemble de la nouvelle plante s'il n'en comporte aucun.

Les méristèmes nouveaux résultent d'une dédifférenciation cellulaire consécutive à la disparition de corrélations entre cellules et organes : les cellules concernées retrouvent toutes leurs possibilités de multiplication (par mitoses) et de différenciation (voir chap. 7, 2). Ils apparaissent en des endroits précis, tels que les nœuds ; mais le cal cicatriciel, tissu proliférant qui obture les blessures et en particulier la section d'une bouture, est généralement un site privilégié de régénération de nouveaux méristèmes.

Bouturage d'organes portant des bourgeons. Un morceau de tige isolé, maintenu dans des conditions aérées et humides, reconstitue une plante.

La base d'un fragment de tige portant quelques nœuds est insérée dans un substrat humide et aéré ; des racines apparaissent sur la partie enterrée, cal, nœuds ou zones précises des entrenœuds, selon l'espèce bouturée ; les bourgeons portés par les nœuds au-dessus du sol produiront des rameaux feuillés (**fig. 89**). Si le fragment de tige n'avait pas été coupé, il n'aurait jamais porté de racines.

C'est ainsi qu'on multiplie les saules, les bruyères, les *Pelargonium*, les troènes, les groseilliers, les goyaviers ou le manioc ; on peut également bouturer les rosiers, le thé, la vigne ou la passiflore par exemple.

Certaines espèces comme les genêts, les pommiers, le karité, ne se prêtent pas au bouturage.

Les racines se développent à partir de méristèmes néoformés, résultant de la dédifférenciation de cellules situées profondément dans la tige, juste à l'extérieur du cylindre central.

Parmi les espèces rebelles au bouturage ou qui bouturent difficilement, certaines sont cependant régulièrement multipliées par ce moyen à l'aide de diverses techniques qui font intervenir des hormones de synthèse (qui favorisent la production de racines), le chauffage contrôlé du sol ou le

maintien d'une humidité atmosphérique saturante (bouturage «à l'étouffée», ou «sous mist») par exemple.

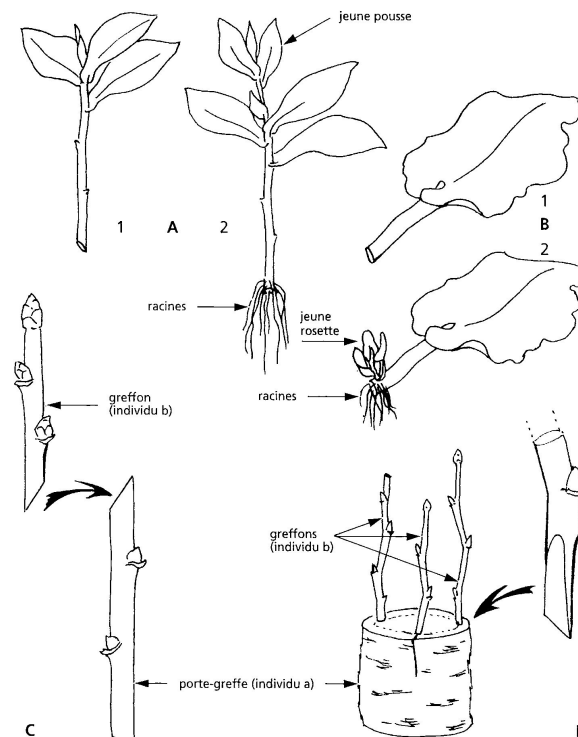


Fig. 89 - Boutures et greffes.

Le bouturage permet l'obtention de plantes entières dans lesquelles les tiges et les racines appartiennent au même individu.

Par greffage on obtient des plantes constituées de deux individus fragmentaires juxtaposés et complémentaires : l'appareil aérien (tiges) représente un individu alimenté par les racines d'un autre individu.

A - Bouture de rameau ; 1. rameau sectionné dont on a proprement coupé les feuilles inférieures ; on insère sa partie défeuillée dans du terreau humide ; 2. bouture enracinée ; des racines ont apparus à sa base, son développement a repris. Des tissus de la tige se sont différenciés, permettant l'apparition de méristèmes néoformés qui sont à l'origine des racines.

B - Bouture de feuille de Saintpaulia ; 1. feuille coupée ; elle ne comporte aucun bourgeon ;

Bouturage d'organes ne portant pas de bourgeons. Certaines espèces peuvent être multipliées par boutures de racines ou de feuilles. Lors du bouturage, un bourgeon néoformé apparaît, à partir de cellules situées peu profondément, sous l'épiderme ; il produira un rameau feuillé (**fig. 89**).

Par boutures de racines, on multiplie par exemple le *Kœlreuteria*, le pavot d'Orient, l'*Hippophae*.

Le bouturage de feuilles est un phénomène rare ; cependant un bon nombre de membres de la famille des Gesnériacées s'y

prête, comme les *Streptocarpus*, les *Saintpaulia*, les *Ramonda* ; on insère la base du pétiole dans un substrat humide ; sur le cal développé sur la section, apparaissent *de novo* un bourgeon (qui produira la pousse feuillée) et des racines (**fig. 89**).

Le bouturage d'une seule grande feuille de *Begonia* x Rex permet d'obtenir un certain nombre de jeunes plantes : on pratique des incisions transversales dans les grosses nervures d'une feuille que l'on maintient plaquée sur le sol humide. Les plantules apparaissent au niveau des incisions, sur les cals cicatriciels.

La greffe. La greffe résulte de l'union d'un rameau d'un individu à un rameau d'un autre individu. Cette union s'accompagne du raccordement des tissus conducteurs des deux parties : les sèves circulent sans entrave d'une plante à l'autre.

Dans les conditions naturelles, ce phénomène n'existe guère qu'entre individus de la même espèce, voire qu'entre rameaux ou racines du même individu.

Si deux branches ou deux racines appuient l'une sur l'autre, leur croissance en épaisseur provoque deux blessures appliquées ; quand les tissus conducteurs et les cambiums seront en continuité, et à condition que les deux organes soient immobiles l'un par rapport à l'autre, la greffe pourra se réaliser.

2. bouture enracinée ; un bourgeon et des racines sont apparus à la base du pétiole. Le bourgeon néoformé s'est développé après que des tissus du pétiole se soient différenciés.

C - Greffe en biseau. Le porte-greffe, muni de ses racines, est sectionné. Le greffon, prélevé sur un autre individu, est préparé de telle sorte que sa base coupée s'applique exactement sur la section du porte-greffe. Les cambiums des deux parties doivent être en continuité. Greffon et porte-greffe se souderont ; le greffon se développera en un arbre vivant sur l'appareil racinaire d'un autre.

D - Greffe en couronne, sur un porte-greffe plus gros que le précédent. Les greffons, taillés en biseau à leur base, sont insérés au niveau du cambium du porte-greffe. Deux ou trois greffons ont en général de bonnes chances de s'installer : deux ou trois branches pourront alors se développer simultanément.

Greffon et porte-greffe doivent être immobilisés et maintenus étroitement appliqués l'un contre l'autre par un lien pour permettre le développement conjoint

des tissus des deux partenaires. Les sections exposées doivent être recouvertes d'un mastic étanche, protégeant les blessures de l'humidité et des germes pathogènes.

Les greffes spontanées de racines entre individus appartenant à la même espèce sont fréquentes dans les peuplements forestiers ; les arbres sont donc solidaires et susceptibles de redistribuer entre eux les ressources nutritionnelles et hydriques au cas où l'un d'eux subirait un stress. Ce phénomène explique qu'une destruction localisée du milieu forestier entraîne la fragilisation d'un vaste peuplement.

En horticulture, la greffe est très largement employée ; elle consiste à insérer un «greffon» (bourgeon ou petite tige) provenant de la plante que l'on souhaite multiplier dans les tissus d'une autre plante (appelée «porte-greffe»). La plante obtenue après le développement du greffon a une double nature : le système racinaire et le système aérien appartiennent à deux individus génétiquement différents ([fig. 89](#)).

Il s'agit d'une opération délicate exigeant des précautions (asepsie de la lame tranchante par exemple) qui sont empiriquement respectées depuis des siècles par les jardiniers et les horticulteurs (certains passent la lame du greffoir à la flamme par exemple) ; les vascularisations et les cambiums du greffon et du porte-greffe doivent être placés en continuité afin que les sèves passent d'une plante à l'autre et que la croissance cambiale soude les deux individus entre eux.

La plante greffée développera uniquement des organes aériens, elle sera nourrie par l'appareil racinaire du porte-greffe. La multiplication par greffe ne multiplie donc que les tiges feuillées et non pas des plantes entières.

La greffe n'est possible que s'il y a compatibilité entre les deux espèces.

On greffe généralement entre variétés appartenant à la même espèce, ou entre espèces appartenant au même genre, ou, plus rarement, entre espèces appartenant à des genres très voisins.

Les variétés améliorées d'arbres fruitiers, cerisiers, pommiers, poiriers, pêchers, orangers, manguiers... sont greffées sur des arbres rustiques choisis pour leur tolérance à l'égard des conditions écologiques liées au sol ; la fonction des porte-greffes est en effet essentiellement racinaire.

Pendant la grande époque de l'arboriculture, qui dura de la fin du XVII^e siècle jusqu'au début du XX^e, on choisissait comme porte-greffes des espèces bien adaptées au sol où l'arbre devait être cultivé : d'une région à l'autre, les mêmes variétés fruitières étaient greffées sur des porte-greffes différents. On préférait les porte-greffes issus de semis (provenant donc directement d'une

reproduction sexuée), considérés plus résistants et plus durables, à ceux issus de multiplication végétative. Ces habitudes, qui n'étaient certes pas inutiles, sont désormais le plus souvent abandonnées.

L'épidémie de *Phylloxera vastatrix*, hémiptère s'attaquant aux racines, dévasta les vignobles de France à la fin du XIX^e siècle ; les vignes étaient à l'époque multipliées par boutures : les racines de ces variétés européennes étaient sensibles au parasite d'origine américaine. On les remplaça par les mêmes variétés, non plus bouturées, mais greffées sur des porte-greffe dont les racines résistent au *Phylloxera* (souches de vignes américaines), ce qui enraya l'épidémie.

Microbouturage et culture d'explants. Depuis le milieu du XX^e siècle, les techniques de culture de tissus ont permis la mise au point de divers procédés aboutissant à l'obtention de clones par une multiplication végétative faisant intervenir la culture, en milieu artificiel et stérile, de très petits fragments végétaux (culture *in vitro*). La technique la plus souvent mise en œuvre est celle du *microbouturage*.

On prélève par dissection aseptique un apex (sommet d'une tige, avec au moins un bourgeon) mesurant généralement entre un et quelques millimètres ; dans les cas extrêmes, on peut ne prélever, sous le microscope, que le seul méristème. Ce fragment initial est mis en culture en tube, sur un milieu gélosé aseptique de composition complexe (il contient souvent une vingtaine ou une trentaine de constituants, dont des vitamines et un bactériostatique).

Le bourgeon prolifère, donnant une touffe de petites pousses. On divise ces touffes en fragments comportant chacun un bourgeon. Chaque fragment («microbouture») est mis en culture en tube, sur un milieu gélosé stérile différent du précédent, destiné à favoriser l'apparition de racines (phénomène dépendant des hormones présentes dans le milieu). Chaque fragment devient une minuscule plante entière, avec ses racines.

Ces petites plantes sont alors transplantées dans un sol, en conditions rigoureusement contrôlées, afin de les adapter à des conditions de culture normale. Cette phase est la plus délicate ; les jeunes plantes montrent une grande sensibilité aux petits accidents écologiques (léger déficit d'eau, chute de température par exemple) et aux agents pathogènes. Leur installation en plein air demande des soins attentifs.

Malgré le coût de la phase initiale, en laboratoire aseptique, cette technique s'avère économiquement utile ; elle permet qu'une variété nouvelle soit mise sur le marché en un temps très court ; elle permet en outre l'obtention de plantes rigoureusement identiques quant à leur aspect, leurs exigences

culturelles et la vitesse de leur développement ; ces avantages justifient son emploi dans la production massive de certaines plantes horticoles qui se prêtent à ce type de manipulations.

Les rosiers, les plantes fleuries destinées à être vendues lors d'une circonstance particulière telle que Noël ou la fête des Mères, les Orchidées couramment proposées dans le commerce, sont souvent issus de microbouturage.

On tente également de nombreux essais de multiplication à partir de fragments (*explants*) d'organes végétaux variés, jeunes mais déjà différenciés, et à partir de cellules dissociées («*protoplastes*») de ces organes.

Les explants peuvent être prélevés à partir de limbes foliaires, de pétioles, de tiges, de racines.

Mis en culture en tube sur milieu gélosé, ils produisent un cal indifférencié qui peut, dans de rares cas, produire un bourgeon et une racine ; dans l'état actuel des choses, la survie de la plante ainsi obtenue, dans des conditions naturelles, est très aléatoire.

La culture des cellules isolées est extrêmement délicate ; elle s'accompagne de dérives génétiques fréquentes et n'aboutit pas encore à la régénération d'un végétal complet.

Dans le but d'intervenir sur le génotype, on tente également la régénération d'organismes haploïdes par les procédés de l'androgénèse (à partir du pollen), ou de la gynogénèse (à partir d'ovules). On obtient des plantules débiles qui ne sont pas viables dans les conditions écologiques normales pour l'espèce.

Ces tentatives de multiplication à partir de cellules non méristématiques s'appuient sur la théorie de la «totipotence cellulaire», selon laquelle une cellule a toutes les potentialités lui permettant de régénérer un organisme vivant entier semblable à celui dont elle était issue ; cette théorie semble bien être justifiée puisqu'on peut obtenir des plantules comportant racines, feuilles et tiges. Mais la morphologie de ces organes est plus ou moins aberrante. Tout se passe comme si les populations clonales qui pourraient résulter de ce mode de multiplication étaient démunies des ressources de résistance aux agressions, à la concurrence, aux stress écologiques ; comme si elles étaient, en un mot, démunies d'efficacité biologique.

La composante écologique est une caractéristique importante de l'espèce ; ces plantes ne peuvent survivre que surprotégées dans des conditions artificielles, et ne tolèrent pas les contraintes d'un milieu naturel, avec par exemple ses variations de teneur en eau, de température, ses compétitions, etc. Elles ne peuvent guère trouver de place dans l'environnement biologique.

Foisonnement et multiplication opportuniste

La croissance de la plupart des espèces vivaces et d'un grand nombre d'arbrisseaux s'accompagne, dans les conditions naturelles, d'une production de rejets ou d'un enracinement de rameaux qui peuvent aboutir au développement d'une population clonale foisonnante issue d'un unique individu. Cette population clonale sera formée d'individus distincts et autonomes, ou non, en fonction des circonstances qui auront permis, ou non, aux jeunes plantes de s'«affranchir»²⁷ de la plante-mère. Cette possibilité de foisonner indifféremment sous forme d'individus interconnectés (non affranchis) ou d'individus indépendants justifie que ce type de multiplication soit qualifié ici d'opportuniste.

Dans bien des cas, les «individus-fils» demeurent connectés à l'individu initial ; mais leur éventuel affranchissement, par dégénérescence naturelle de l'organe dont ils sont issus, ou à la suite d'une perturbation accidentelle ou encore d'une action humaine, aboutit à leur donner une réelle autonomie.

Chez les plantes à rhizome (comme le gingembre, le muguet, l'*Anemone nemorosa*), cet organe s'allonge dans le sol et se ramifie ; les parties les plus anciennes finissent par se détruire ; les ramifications se trouvent alors disjointes les unes des autres, et deviennent des individus autonomes. Le travail de la terre peut accélérer ce processus, dans la mesure où il entraîne une fragmentation des rhizomes ; c'est le cas du chiendent ou des *Rumex* installés dans les cultures.

Les *Thuja* sont parmi les rares Gymnospermes pratiquant une multiplication végétative ; leurs basses branches s'infléchissent et émettent des racines au niveau où elles touchent le sol ; l'individu initial s'entoure alors d'une couronne de jeunes individus auxquels les branches le relient. A un âge très avancé, si le tronc principal vient à périr, les jeunes arbres deviendront autonomes.

Le *Prunus cerasus*, le *Clerodendrum bungei*, par exemple, produisent des drageons : des bourgeons apparaissent spontanément sur les racines et se développent comme de jeunes arbres ; mais ils restent longtemps connectés à l'arbre initial.

Quelques plantes produisent de longs rameaux souples dont le sommet retombe au niveau du sol où il s'enracine, formant une nouvelle implantation ; c'est le cas des *Rubus*, des *Vinca*... mais aussi de lianes épiphytes comme certains *Philodendron* dont les «tiges exploratrices» s'implantent non pas au sol, mais sur un support qui leur convient.

Le *Pistia stratiotes*, le *Saxifraga stolonifera* ou le fraisier... produisent des rosettes-filles à l'extrémité de stolons susceptibles de se briser. Ces plantes peuvent former des clones étendus. La jacinthe d'eau se multiplie de la même façon ; introduite dans tous les pays tropicaux (elle est originaire d'Amérique), elle prolifère si vite qu'elle interdit la navigation sur le fleuve Congo et qu'elle envahit en une saison des rizières asiatiques dont la culture devient impossible.

Les lentilles d'eau prolifèrent végétativement d'une façon particulièrement efficace qui leur permet, malgré leur petite taille, de couvrir entièrement les plans d'eau.

Multiplication organisée

Dans ce cas, la plante se multiplie végétativement grâce à des organes, des structures ou des fonctionnements spécialement adaptés à ce rôle. Elle s'exprime selon deux modes :

- par autonomisation d'organes végétatifs ;
- par production de graines viables qui ne résultent pas d'un processus sexuel (c'est l'agamospermie).

Multiplication par organes végétatifs. La plante produit des organes spécialisés, destinés à s'en détacher spontanément et à être dispersés. Le comportement de ces organes est parallèle à celui de fruits ou de graines.

Tout organe destiné à être disséminé afin de disperser et reproduire une plante est appelé diaspore. Chez les Angiospermes, les diaspores sont les unités de dissémination, quelle que soit leur origine, sexuée ou non, graines ou fruits selon les cas, ou «propagules»²⁸, organes de multiplication et de dispersion par voie végétative.

Ces structures sont typiques des herbes vivaces, rarement annuelles. On n'en connaît pas chez les plantes ligneuses, arbres ou arbustes.

Les bulbilles sont des propagules de diverses natures.

Le plus souvent, ce sont des corpuscules compacts, chargés de réserves, éventuellement en état de latence. Généralement, elles représentent un très petit rameau et peuvent porter des écailles foliaires extrêmement réduites. Elles peuvent, ou non, occuper la place d'une fleur.

Chez *Lilium bulbiferum*, les bulbilles résultent du développement des bourgeons axillaires des feuilles réparties le long de la tige.

Les fleurs de nombreuses espèces d'*Allium*, de *Polygonum viviparum*, de *Remusatia vivipara*, sont remplacées par des bulbilles.

Les feuilles de la petite Orchidée *Hammarbya paludosa* portent à leur sommet de minuscules bulbilles indifférenciées. La fougère *Tectaria cicutaria* porte de nombreuses bulbilles le long des nervures de ses feuilles.

Les bulbilles de *Ranunculus ficaria*, situés à la base de la rosette, semblent correspondre à un élément racinaire portant un bourgeon, l'ensemble étant tubérisé et compact.

Certaines plantes produisent des *plantules* semblables à de très jeunes plantes en activité ; elles sont généralement susceptibles de se développer sans latence. Outre une rosette de feuilles, elles peuvent avoir des racines développées dès avant leur libération.

L'inflorescence de *Chlorophytum comosum* porte des fleurs blanches et des plantules végétatives à la place de fleurs ; en tous points semblables à de jeunes plantes, elles produisent des feuilles fonctionnelles et des racines courtes qui se développeront vite dès que la plantule tombera au sol. Un phénomène comparable s'observe chez *Poa alpina*.

La plupart des *Kalanchoë* produisent des plantules à la périphérie de leurs feuilles (**fig. 90**). *Tolmiea menziesii* en produit à la base du limbe, au sommet du pétiole. Il en est de même chez *Nymphæa micrantha* : la bulbille située à la base du limbe se développe rapidement en une rosette feuillée alors qu'elle est encore portée par la plante-mère.

Multiplication par agamospermie. L'agamospermie est la production de graines susceptibles de germer, mais qui ne résultent pas d'une fusion de gamètes ; il n'y a généralement pas de méiose, pas de disjonction des chromosomes, pas de différenciation de gamètes. Les graines se forment sans intervention d'aucun phénomène sexuel.

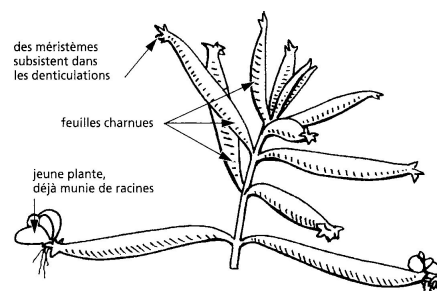


Fig. 90 - Multiplication végétative par bourgeonnement sur les feuilles. Des méristèmes persistent dans des feuilles différenciées, chez *Kalanchoë tubiflora*. Ces méristèmes, situés dans les denticulations du sommet des feuilles, produisent des plantules entières (comprenant quelques feuilles et de petites racines rosées) qui se détachent spontanément. Ces plantules peuvent survivre un certain temps avant de trouver à s'implanter : les *Kalanchoë*, plantes de milieux temporairement secs, sont des plantes

grasses gonflées de parenchyme aquifère et protégées par un épais revêtement de cutine.

On désigne parfois ce phénomène, de manière abusive, par le terme *apomixie* auquel on donne alors un sens restreint ; c'est bien en effet une multiplication végétative, mais d'un type très particulier. L'agamospermie résulte de différents fonctionnements, les plus fréquents étant :

- le bourgeonnement des tissus ovulaires diploïdes, sans formation de sac embryonnaire, produisant un embryon dans une graine ;
- le développement d'un embryon contenu dans une graine à partir d'un sac embryonnaire diploïde, sans intervention d'une méiose normale.

Quelques espèces agamospermiques : *Potentilla tabernæmontani*, *P. argentea*, *Ranunculus auricomus*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, les *Rubus*, les *Taraxacum*...

L'agamospermie aboutit à une production massive de graines, indépendamment des conditions de fécondation éventuelle. Ces graines peuvent être dispersées et se conserver, contrairement aux propagules végétatives. Les espèces agamospermiques constituent des populations très homogènes et remarquablement adaptées aux conditions écologiques dans lesquelles elles vivent. Mais elles sont peu aptes à ré-ajuster leurs adaptations.

Multiplication végétative et reproduction sexuée

La multiplication végétative est plus rapide et plus efficace que la reproduction sexuée ; elle permet à la plante qui s'y prête d'occuper rapidement l'espace disponible. Elle se trouve ainsi avantagée dans la compétition.

Les Lemnacées comptent les plus petites Angiospermes (les *Wolffia* sont réduits à un «thalle» de l'ordre du millimètre, sans autre organe). Tous les représentants de la famille sont susceptibles de fleurir occasionnellement, et pratiquent une multiplication végétative très active. Dans des conditions permettant une multiplication végétative normale, une population double en 24 heures.

Chez certaines espèces (*Phragmites australis*, *Eichhornia crassipes*, *Ammophila arenaria*...), un même clone peut s'étendre sur des hectares ou même des kilomètres carrés.

Les jeunes plants issus de ce mode de multiplication atteignent un état de maturité physiologique (maturité de floraison en particulier) plus rapidement que ceux issus de graines qui restent parfois de nombreuses années à l'état juvénile ; c'est une des raisons pour lesquelles l'horticulteur préfère multiplier les arbres par voie végétative.

L'homme trouve à la multiplication végétative un autre avantage, c'est l'homogénéité génétique des populations clonales.

Cependant, des mutations somatiques (affectant l'ADN nucléaire ou d'origine cytoplasmique) interviennent au cours du développement végétatif des plantes ; si elles apparaissent dans un méristème se développant en un stolon ou une bulbille par exemple, elles se propagent. La fréquence d'apparition des variations somatiques est d'autant plus importante que :

- le temps pendant lequel la population s'est multipliée exclusivement par voie végétative a été long ;
- la population clonale qu'elles affectent est vigoureuse, et isolée de la population initiale depuis peu.

Malgré les avantages de cette multiplication, les horticulteurs savent d'expérience que les clones maintenus en culture s'affaiblissent plus ou moins vite et tendent à disparaître (les praticiens parlent de dégénérescence). Dans ce cas, des plantes vigoureuses ne pourront être obtenues qu'à partir de graines, à la suite d'un processus sexuel.

La vitesse d'amoindrissement des clones est très variable ; certains disparaissent en quelques années alors que d'autres, dans les conditions naturelles, atteignent des âges impressionnants.

Faute de chaleur, *Phragmites australis* ne peut mûrir ses graines en Europe du Nord ; les populations qu'on y trouve sont des clones qui se maintiennent probablement depuis la dernière période chaude, il y a environ 4 000 ans.

Certaines variétés de pommes de terre, cultivées depuis des millénaires et maintenues uniquement par voie végétative, produisent des tubercules de plus en plus petits et tendent à disparaître.

Elodea canadensis a envahi une grande partie des eaux douces d'Europe en quelques années à la suite de son introduction, vers 1835 ; nous avons vu qu'elle n'a pu se disséminer que par multiplication végétative. Puis elle a spontanément régressé ; elle est désormais rare.

L'affaiblissement des clones est attribué à deux causes :

- les infections virales se propagent, et s'aggravent par ré-infection, avec la multiplication végétative de leur hôte ;
- les mutations somatiques, souvent désavantageuses, s'accumulent dans les clones au cours du temps ; on considère que la diminution (voire la perte) de la fertilité sexuelle, quand la multiplication végétative est très active, est due à de telles mutations.

Une multiplication végétative régulière s'accompagne souvent d'une stérilité plus ou moins complète.

Dans les cas de clones unisexués (comme *Elodea canadensis*) ou autostériles (comme *Eichhornia crassipes*) par exemple, elle interdit la reproduction sexuée. Mais de nombreux clones sont stériles ou presque en raison de leur constitution chromosomique anormale (polyploïdie, aneuploïdie, etc.) ; c'est le cas de *Potentilla anserina*, *Saxifraga granulata*, *Holcus lanatus* ...

Ces deux causes de dégénérescence des clones sont éliminées, dans la plupart des cas, par le processus sexuel. La reproduction sexuée permet :

- l'élimination des virus par le fait qu'ils disparaissent dans les zygotes, à la suite de la fusion des gamètes ;
- la normalisation du fonctionnement chromosomique et donc l'élimination des mutations somatiques lors de la méiose.

On peut noter que les plantes issues, par micropropagation, de culture de tissus déjà différenciés évoquent, par leur aspect déformé et leur manque de robustesse, des clones sur le point de disparaître faute d'une régénérescence sexuée. L'infestation virale ne pouvant être mise en cause ici, peut-on supposer l'intervention de mutations somatiques (cytoplasmiques ?) dans cette apparente dégénérescence ?

La reproduction sexuée joue donc un rôle essentiel dans le maintien des potentialités des plantes en éliminant les scories virales et génétiques qui s'accumulent au cours de la multiplication végétative. Ce rôle, généralement sous-estimé, est probablement au moins aussi important que l'innovation génétique et la variabilité qu'elle entretient dans les populations.

Il faut admettre qu'à terme, aucune espèce ne peut survivre, dans les conditions naturelles, par la seule multiplication végétative, sans que la sexualité intervienne, au moins de temps en temps. Mais ce délai de survie est très long, à l'échelle de la vie humaine, pour certaines plantes stériles.

2 - LA FLEUR ET LA SEXUALITÉ

La fleur

La fleur, au sens commun du terme, est un édifice complexe de pièces diversement spécialisées, dont certaines sont les *organes sexuels* ; l'ensemble de l'édifice contribue à leur protection et à l'accomplissement de la sexualité de la plante.

En tant que siège de la sexualité, la fleur existe déjà chez les Gymnospermes, mais réduite aux seuls organes sexuels ; elle ne répond pas

alors à la définition fonctionnelle que nous venons d'en donner ; la fleur complète caractérise les Angiospermes (on les appelle parfois «plantes à fleurs vraies»). La fleur des Angiospermes comprend typiquement des pièces protectrices au stade jeune (bouton floral) qui entourent les organes sexuels centraux ; ces pièces sont souvent exposées au moment de la floraison et associées à des glandes sécrétrices de nectar : elles jouent alors un rôle attractif à l'égard d'agents pollinisateurs (**fig. 91**).

Les organes floraux apparaissent successivement, de la périphérie vers le centre, au cours de l'ontogénèse ; on considère que leur différenciation continue séquentiellement celle des feuilles végétatives.

Le périanthe. (Étymologie : de *péri-* = autour et *Anthos* = fleur) ; le périanthe est constitué de deux enveloppes concentriques qui entourent les organes reproducteurs (**fig. 91 et 92**).

Les sépales, adaptés à protéger l'édifice floral, apparaissent après la dernière feuille ; l'ensemble des sépales constitue le calice. Puis apparaissent les *pétales*, pièces encore protectrices, mais souvent grandes et colorées, donc spécialisées dans un rôle de signalisation ; ils constituent la corolle. Dans la plupart des cas, sépales et pétales sont en nombre égal ; ils constituent deux cycles superposés, les pétales sont à l'intérieur des sépales et alternent avec eux : chaque pétale se trouve face à l'intervalle entre deux sépales.

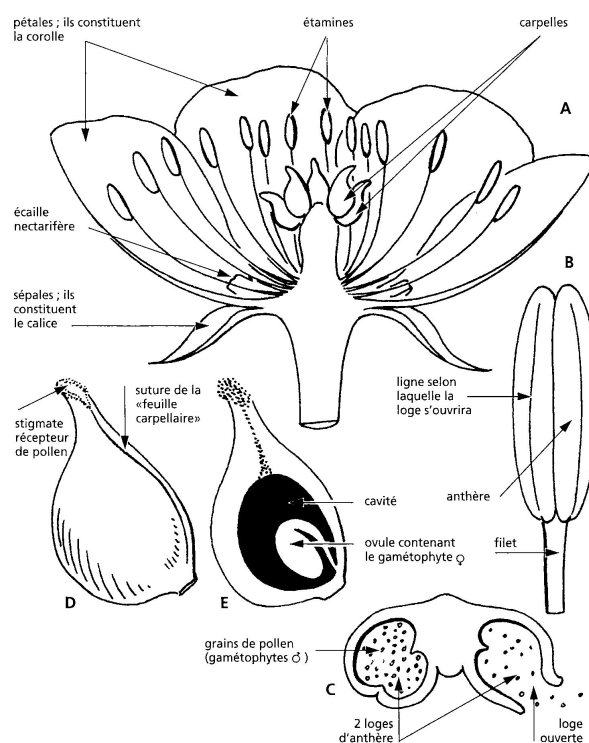


Fig. 91 - Présentation de la fleur : le bouton d'or.

A - La fleur, vue en coupe longitudinale. Les pièces florales sont ici insérées sur un axe court (thalamus) mais bien visible, qui prolonge la tige. Le calice et la corolle constituent ensemble le périanthe, protecteur des organes sexuels. Les étamines sont les organes mâles, les carpelles, les

organes femelles. On retrouve la séquence typique des fleurs hermaphrodites, de l'extérieur au centre de la fleur (soit du bas au sommet du thalamus) : sépales — pétales — étamines — carpelles.

B - Une étamine.

C - Coupe transversale de l'anthere ; dans ses deux loges s'élabore le pollen. Lorsque celui-ci est mûr, elles s'ouvrent spontanément.

D - Un carpelle, organe refermé sur lui-même dont les deux marges sont soudées l'une à l'autre.

E - Le même carpelle, vu en coupe longitudinale. Un tractus de tissu spécialisé joint le stigmate à la cavité ovarienne : il permet à l'élément fécondant (pollen en germination) de parvenir jusqu'à l'ovule. **NOTE :** Chaque pétale de bouton d'or porte, près de sa base, une écaille délimitant une fossette nectarifère ; il faut le comparer au pétale d'hellébore (**fig. 60**), en cornet nectarifère. Ils ne diffèrent que par le fait que le pétale de bouton d'or comporte un grand lobe plan, qui manque chez l'hellébore. Les genres auxquels appartiennent ces deux plantes, *Helleborus* et *Ranunculus*, sont proches l'un de l'autre dans la classification ; ils appartiennent à la famille des Renonculacées.

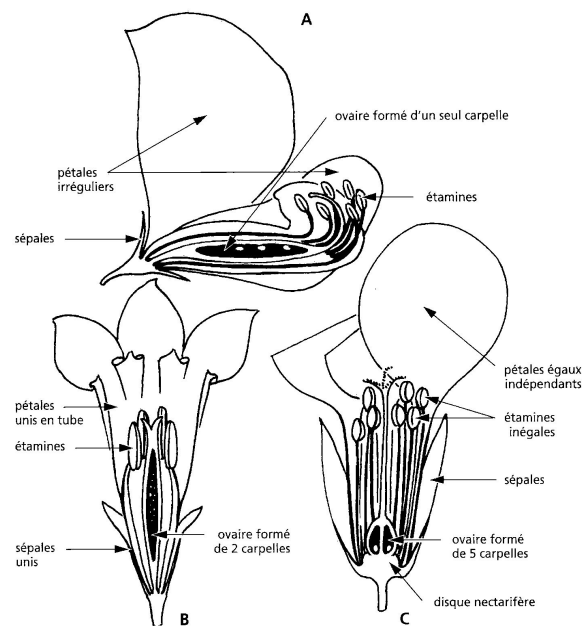


Fig. 92 - Unité et diversité d'organisation des fleurs : comparaison de trois types de fleurs, vues en coupe longitudinale.

A - Fleur de pois. Les pétales sont libres entre eux, mais inégaux ; neuf des dix étamines sont unies entre elles par leurs filets.

B - Fleur de gentiane. Les cinq pétales, tous égaux, sont unis en un tube terminé par cinq lobes ; les filets des cinq étamines sont soudés au tube de la corolle.

C - Fleur de l'herbe-à-Robert. Les cinq pétales sont égaux et libres entre eux ; chacun d'eux est rétréci à la base en un onglet long et étroit ; cinq

étamines longues alternent régulièrement avec cinq étamines plus courtes.

Les organes sexuels. La fleur des Angiospermes est le plus souvent *hermaphrodite*, elle contient côte à côte les organes mâles et femelles (**fig. 91 et 92**).

La sexualité de la plante (rencontre des gamètes et fécondation) n'est pas immédiatement assurée par les organes sexuels de la fleur ; comme il est de règle chez les végétaux (voir chap. 5), les gamètes ne sont pas produits directement par l'individu diploïde (sporophyte), mais par un *individu haploïde* (gamétophyte) développé à la suite d'une méiose.

Cependant, et plus encore que chez les Gymnospermes, la phase haploïde est très discrète ; elle n'est pas représentée par des plantes autonomes comme c'était le cas chez les fougères, mais par des massifs cellulaires à n chromosomes inclus dans les tissus de la plante-mère.

Les étamines sont les organes mâles de la fleur. Elles sont le siège de la méiose dont proviennent les grains de *pollen*. Comme nous l'avons déjà vu chez les Gymnospermes, les cellules haploïdes résultant de la méiose se développent chacune en un gamétophyte mâle, contenu dans un grain de pollen. Le pollen n'est nullement homologue des spermatozoïdes, il est le véhicule de l'individu producteur de gamètes.

Les carpelles sont les organes femelles ; chacun porte des ovules sur ses marges. Ils sont indépendants les uns des autres et juxtaposés, ou assemblés en une structure unique, l'*ovaire*, qui contient les *ovules*. La méiose intervenant dans l'ovule est à l'origine du développement d'un petit gamétophyte femelle qui y reste inclus : c'est un petit groupe de cellules haploïdes, constituant le sac embryonnaire, entouré de cellules diploïdes maternelles.

Étamines et carpelles s'interprètent comme des feuilles portant, sur leurs marges, les structures où s'élaborent les gamétophytes. Chez quelques familles dites primitives, comme les Annonacées, la nature foliaire des étamines se reconnaît encore. Les carpelles, toujours refermés sur eux-mêmes ou assemblés, apparaissent bien différents de la feuille ovulifère des Gymnospermes ; l'archétype du carpelle, représenté dans notre monde actuel par la feuille ovulifère du *Cycas*, n'est pas facile à retrouver dans le fruit du rosier ou de l'avocatier par exemple : la feuille carpellaire est méconnaissable dans la plupart des familles et la gousse de pois (**fig. 131**), le follicule de *Sterculia* ou de *Pæonia*, dont la nature est si évidente, sont des cas exceptionnels.

Lors de l'ontogénèse, le méristème floral produit successivement sur ses marges les ébauches des sépales, des pétales et des étamines, puis il s'épuise lors de la production, en son centre, des carpelles (chap. 7, 2).

L'apparition d'une fleur correspond à la disparition d'un méristème.

Le fonctionnement de la sexualité

La fleur est le siège de la sexualité de la plante ; outre la protection des organes sexuels qu'elle renferme, la fleur assure le fonctionnement sexuel du végétal.

Rôle novateur de la sexualité

La libre sexualité de la nature aboutit à faire apparaître des individus «divergents», des formes aux potentialités insoupçonnables ; elle est le seul garant de la féconde hétérogénéité des populations. Par elle, la vie déploie la variabilité, la souplesse d'adaptabilité, l'«inventivité» nécessaires à l'apparition de formes toujours plus efficaces, plus compétitives, plus résistantes ; de formes qui puissent suivre les modifications écologiques sans en pâtir, en se modifiant en même temps que leur biotope. La sexualité «sauvage», qui brasse et recombine des génomes variants et innovants, permet non seulement le maintien, mais la prolifération de toutes les potentialités d'adaptation et de progrès biologique. La sexualité porteuse d'avenir biologique est génétiquement imprévue ; son résultat est génétiquement foisonnant.

Les populations stables, homogènes, dites «pures», sont des parcelles de vie condamnées à plus ou moins brève échéance, sinon en temps humain, au moins à l'échelle du développement de la vie sur Terre. L'homogénéité, l'uniformité des individus, la stabilité dans la reproduction donnent aux populations un caractère stéréotypé qui semble souvent accompagné d'une perte de leur dynamique de vie.

La sexualité, depuis son apparition liée à celle de la cellule, joue un rôle de moteur entraînant une diversité toujours plus grande du monde vivant ; son fonctionnement fait que la descendance est toujours différente des individus qui lui ont donné naissance ; plus que différente, elle est génétiquement nouvelle, originale par rapport à ses deux parents. Cette innovation constante est nécessaire à la pérennité de la vie dans un monde qui se modifie sans cesse (chap. 4, 2).

La sexualité est génératrice de variabilité, en raison de trois phénomènes génétiques qui lui sont corrélés :

- recombinaison génétique,
- ségrégation de caractères et
- fusion des génomes haploïdes.

La recombinaison des gènes au cours de la méiose résulte du phénomène de crossing-over ²⁹ entre chromosomes homologues ; la réorganisation des gènes aboutit à des contenus chromosomiques originaux.

La ségrégation résulte de la séparation des chromosomes homologues lors de la méiose, qui dissocie les paires d'allèles.

La fusion des gamètes crée un génotype nouveau et imprévisible : le nombre de génotypes possibles résultant d'une fécondation entre deux parents est énorme (on l'estime à $(2n)^2$, n étant le nombre haploïde de chromosomes).

Par ailleurs, la sexualité permet la migration (géographique) des gènes, et leur incorporation à des génotypes différents.

Ils se déplacent grâce à la dissémination, parfois très loin de la plante-mère, du pollen et des graines.

Par la fécondation croisée, des gènes (mutants favorables par exemple) peuvent s'implanter dans différentes populations qui s'en trouveront modifiées.

Ce phénomène est responsable de la multitude des formes vivantes qui se sont différenciées, adaptées, et réussissent à peupler l'essentiel de la planète, y compris des zones peu hospitalières comme les déserts, les hautes montagnes, les rochers...

Plus grande est la diversité génétique d'un taxon, plus grande est son efficacité biologique : la compétitivité, la tolérance écologique, les stratégies de dissémination d'un taxon, considéré globalement, sont l'ensemble de toutes les compétitivités, tolérances écologiques, stratégies de dissémination de tous les individus qui le composent.

A long terme (à l'échelle géologique), seules peuvent survivre les espèces douées de variabilité génétique ; seule cette variabilité peut, en accroissant la divergence des caractères, permettre que se distinguent de nouvelles espèces, mieux adaptées à des conditions nouvelles auxquelles les plantes initiales n'étaient pas confrontées. Le succès biologique des Angiospermes est corrélé au succès de leur sexualité, c'est-à-dire au succès de la différenciation des individus à chaque génération.

Fécondation croisée ou autofécondation ?

La fécondation croisée est la fusion de deux génomes provenant d'individus différents ; elle résulte d'une *allogamie* (de *allos* = autre et *Gamos* = mariage), c'est-à-dire la fécondation de l'ovule d'un individu par du pollen issu d'un autre individu génétique.

L'autofécondation, fusion de deux génomes provenant du même individu, résulte d'une *autogamie* (de *autos* = soi-même), c'est-à-dire de la fécondation d'un ovule par du pollen issu de la même plante.

La fécondation croisée. La sexualité aboutit à créer, dans un même taxon, un spectre génétique d'autant plus diversifié que chaque individu est issu de deux gamètes provenant de parents différents.

La fécondation croisée, c'est-à-dire la fusion de deux génomes d'origines différentes (mais appartenant à la même espèce) permet à la sexualité de jouer pleinement son rôle imprévisiblement créateur.

La fécondation n'est en principe possible qu'entre individus appartenant à la même espèce. Le pollen ne germe pas sur le stigmate s'il provient d'une autre espèce ; on dit alors qu'il y a incompatibilité entre ces deux espèces.

Les Angiospermes sont généralement hermaphrodites, leurs fleurs elles-mêmes renfermant les deux sexes ; cependant, les espèces à fleurs unisexuées ne sont pas rares, les deux sexes étant alors le plus souvent réunis sur la même plante : dans ce cas encore, les individus sont hermaphrodites.

Les espèces dioïques, dont les individus sont strictement unisexués, ne représentent que 4% des Angiospermes.

Malgré cet hermaphrodisme presque de règle, la majorité des Angiospermes pratique une fécondation croisée. Les stratégies permettant la rencontre des sexes entre individus différents sont multiples et souvent complexes.

La fécondation croisée obligatoire correspond à des plantes auto-incompatibles : la fécondation n'est possible qu'entre individus génétiques (génotypes) différents ; pour que la fécondation ait lieu, il ne suffit donc pas que le pollen soit transporté sur une autre fleur de la même plante ou d'un autre exemplaire qui en serait issu par multiplication végétative.

On considère qu'au moins 50% des Angiospermes sont auto-incompatibles.

En cas d'auto-incompatibilité, le pollen parvient sur le stigmate où il ne germe pas ; ou bien il y germe, et produit un tube pollinique qui se développe peu et dégénère. On distingue deux types d'auto-incompatibilité :

- l'auto-incompatibilité gamétophytique se manifeste quand le génome haploïde du pollen est confronté à celui, diploïde, du stigmate ; il suffit d'un allèle commun entre eux pour qu'il y ait incompatibilité ; on la rencontre dans de nombreuses familles, telles que les Convolvulacées, Papilionacées, Scrophulariacées, Solanacées, Plantaginacées, Campanulacées, Cistacées, Rosacées, Renonculacées, Graminées, Iridacées, Orchidées...
- l'auto-incompatibilité sporophytique se manifeste quand il y a un allèle commun entre les deux génotypes diploïdes confrontés : celui de l'exine du pollen et celui du stigmate. On l'observe chez les Chénopodiacées, Composées, Crucifères, Caprifoliacées...

On considère désormais que la règle chez les Angiospermes fut, dès leur apparition, l'hermaphroditisme et la fécondation croisée ; et qu'elles étaient alors probablement auto-incompatibles, ce qui rendait ce mode de fécondation obligatoire. Aboutissant à une innovation génétique maximale à chaque génération, ce phénomène a favorisé la formidable diversification du groupe : en peu de temps semble-t-il, tous les grands groupes systématiques furent mis en place, ainsi que les principaux modes de vie. La fécondation croisée, génératrice de diversité génétique, est, dans une large mesure, responsable du rapide succès des Angiospermes.

L'autofécondation. Le taux de plantes pratiquant la fécondation croisée, encore élevé, semble bien avoir diminué au cours des derniers millions d'années. Un bon nombre d'Angiospermes actuelles pratiquent indifféremment la fécondation croisée et l'autofécondation : elles sont auto-compatibles.

Comparée à la fécondation croisée, l'autofécondation présente quelques avantages fonctionnels qui assurent, dans l'immédiat, une production abondante de graines, et donc le maintien de l'espèce par une prolifération des individus à la génération prochaine.

Les principaux critères d'efficacité comparée entre fécondation croisée et autofécondation :

- les fleurs étant hermaphrodites, leur organisation peut permettre au pollen de se déposer sur le stigmate proche, à l'intérieur de la même fleur ; il laisse alors peu de place disponible pour que vienne se déposer du pollen venant d'autres individus. Si la plante est auto-incompatible, les chances de fécondation sont diminuées ; l'auto-compatibilité permet au contraire, dans ce cas, une autofécondation et une abondante production de graines.
- La fécondation croisée implique le transport du pollen ; si l'agent vecteur fait défaut, la production de graines sera limitée, voire nulle. De même, la fécondation des individus isolés, à l'écart des populations, peut être gravement aléatoire.
- La survie des espèces monocarpiques (qui ne fleurissent qu'une fois et meurent après avoir produit leurs graines) dépend directement d'une fructification nombreuse et de qualité. Pour que le rendement des organes femelles soit satisfaisant, le pollen doit leur parvenir en abondance. En cas de fécondation croisée, le pollen doit être produit en grande quantité, dont une part importante sera perdue, pour que les vecteurs en acheminent assez jusqu'aux stigmates. C'est là un investissement énergétique dont l'autofécondation permet de faire l'économie.

On admet actuellement qu'un certain nombre d'espèces ont évolué secondairement, à partir d'un mode de fécondation croisée, vers une autofécondation régulière.

On considère que les utriculaires pratiquent, d'une manière générale, la fécondation croisée ; leurs fleurs ont les caractéristiques des fleurs allogames et s'adressent à des insectes pollinisateurs : la corolle voyante, à deux lèvres, se prolonge en éperon nectarifère ; les lobes stigmatiques répondent au contact des insectes par des mouvements (thigmonasties) qui favorisent le dépôt du pollen venu d'une autre fleur sur la surface réceptrice, et en interdisent l'accès au pollen de la même fleur. C'est le cas, par exemple, d'*Utricularia vulgaris* (voir chap. 8, 2).

Plusieurs espèces cependant, comme *U. alpina*, pratiquent l'autofécondation. A l'anthèse, le pollen est déposé directement sur la face réceptrice des stigmates contigus aux étamines ; il féconde immédiatement les ovules. Malgré ce fonctionnement biologique, la fleur a encore tous les caractères liés à l'allogamie (l'éperon nectarifère et la sensibilité des stigmates au contact).

On peut considérer que l'acquisition d'un fonctionnement autogame chez ces plantes est un phénomène récent, intervenu dans un groupe typiquement allogame. Malgré le changement de fonctionnement sexuel, les utriculaires autogames conservent encore les caractères des fleurs allogames, c'est-à-dire la morphologie florale, la biosynthèse de nectar et la thigmonastie (impliquant la perception du stimulus, et les structures permettant le mouvement en réponse) ; ces caractères leur sont devenus inutiles ; leur réalisation représente une dépense globale d'énergie qui diminue le rendement biologique de ces espèces autogames.

L'autofécondation aboutit à des populations homogènes, dans lesquelles les individus diffèrent peu les uns des autres ; des populations évolutive-ment stables ; des populations qui ne s'adaptent guère à des conditions nouvelles, qui sont peu capables d'innovations morphologiques ou fonctionnelles ; des populations dans lesquelles des stratégies ne se créent pas, mais où l'efficacité établie se maintient. Des populations bien adaptées aux conditions présentes, mais stéréotypées.

Les populations autofécondes d'une espèce diffèrent sensiblement les unes des autres, bien que chacune soit homogène et constante dans sa descendance.

Striga asiatica est une plante tropicale parasite des Graminées ; elle est strictement autogame. On rencontre dans les savanes des populations distinctes de très petits individus, les unes à fleurs

jaunes, les autres à fleurs rouges ; chacune se reproduit, toujours semblable à elle-même. Certaines populations, constituées d'individus plus grands, parasitent les céréales cultivées dans certaines régions (Afrique orientale, Inde). Ces populations diffèrent dans leur aspect et leur comportement ; les petites plantes des savanes d'Afrique occidentale sont inféodées à des hôtes précis, elles ne s'adaptent pas aux céréales, contrairement aux plantes plus grandes d'Afrique orientale. Chaque population présente une nette stabilité. *Striga hermonthica* parasite également des Graminées et attaque les céréales. C'est une espèce allogame ; ses populations ne se distinguent pas les unes des autres ; toutes sont constituées d'individus qui divergent plus ou moins les uns des autres, par de multiples caractères de forme et de couleur, mais aussi par des caractères comportementaux plus difficiles à observer. Cette variabilité s'accompagne d'une grande adaptabilité à des hôtes différents : cette espèce s'adapte ainsi redoutablement à l'évolution agricole.

Par l'autofécondation, l'espèce assure sa survie immédiate dans un état de relative fixité. La fécondation croisée permet au contraire à l'espèce un avenir imprévisible, dans lequel le taxon peut suivre les transformations du monde environnant ; elle est porteuse d'un avenir évolutif, intégré au devenir planétaire ; elle assure la continuité d'une vie biologiquement plastique, à longue échéance.

L'accomplissement de la sexualité : la double fécondation

Le sac embryonnaire: gamétophyte femelle. Les ovules, portés par les placentas qui garnissent les marges carpellaires, contiennent le gamétophyte femelle entouré de deux (parfois d'un seul) téguments (**fig. 93**). Ce gamétophyte, inclus dans les tissus diploïdes appartenant à la plante-mère qui constituent l'ovule, est un individu haploïde directement comparable au prothalle des fougères, comme chez les Gymnospermes, mais il est encore plus réduit (**fig. 94**). Appelé *sac embryonnaire*, il comprend cinq noyaux dans une masse de cytoplasme généralement non cloisonnée, et trois petites cellules vouées à dégénérer, les antipodes ; l'archégone des Bryophytes et des Ptéridophytes, encore identifiable bien que réduit chez les Gymnospermes, n'est plus individualisé chez les Angiospermes.

L'archégone, nous l'avons vu (chap. 5, 2), est une protection du gamète édifiée par le gamétophyte, organisme autonome ; chez les plantes à graines, Gymnospermes et Angiospermes, cet organisme haploïde est parasite du sporophyte qui l'a produit par méiose et dans lequel il demeure inclus et donc protégé (**fig. 45**). Chez les seules Angiospermes, il dispose en outre de la protection du carpelle dans lequel les ovules sont enclos (**fig.**

91 et 93). La situation surprotégée du gamétophyte femelle s'accompagne de sa régression évolutive.

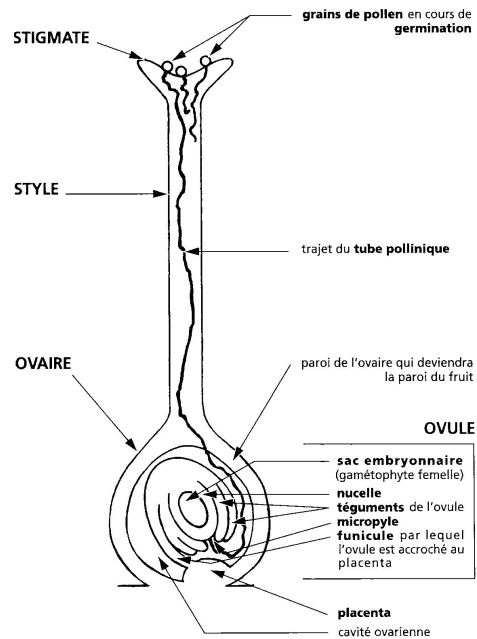


Fig. 93 - Le pistil, lieu où se produit la fécondation (schéma fonctionnel). C'est l'organe femelle de la fleur, constitué de l'ensemble des carpelles. A sa base, il forme un ovaire creux contenant les ovules ; ils sont portés par les placentas situés sur les marges carpellaires ; chaque ovule contient un sac embryonnaire dont les cellules sont haploïdes (c'est le gamétophyte femelle). L'ovaire est prolongé par le style dont le sommet est le stigmate, adapté à recevoir le pollen et à favoriser sa germination. Après la fécondation, l'ovaire se transforme en fruit dans lequel sont enfermées les graines ; celles-ci résultent de l'évolution des ovules fécondés.

Fig. 94 - La double fécondation des Angiospermes : les protagonistes. Les gamétophytes, haploïdes, sont tous deux constitués d'un tissu dont les cellules ne sont généralement pas séparées par des cloisons ; ils sont homologues des prothalles de fougères. **Le pollen**, gamétophyte mâle, est constitué de cellules au nombre de deux, parfois plus nombreuses. **Le sac embryonnaire**, gamétophyte femelle, comprend quelques cellules. Il contient l'oosphère, gamète femelle, dont le gros noyau est entouré de cytoplasme dense. Au pôle orienté vers le micropyle, par où pénétreront les spermatozoïdes, se trouvent les deux synergides, cellules formées en même temps que l'oosphère dont elles sont équivalentes ; elles dégénèrent généralement mais peuvent, dans certains cas jouer le rôle de gamètes femelles. Au pôle opposé, se trouvent les trois antipodes (parfois plus nombreuses), cellules souvent individualisées par des parois, qui représentent le prothalle proprement dit ; elles dégénèrent généralement, mais peuvent parfois jouer un rôle important dans la nutrition du jeune embryon. Les deux cellules représentées par les noyaux polaires s'unissent plus ou moins tôt : leurs noyaux peuvent fusionner avant la fécondation, donnant alors une cellule diploïde qui recevra ensuite un spermatozoïde.

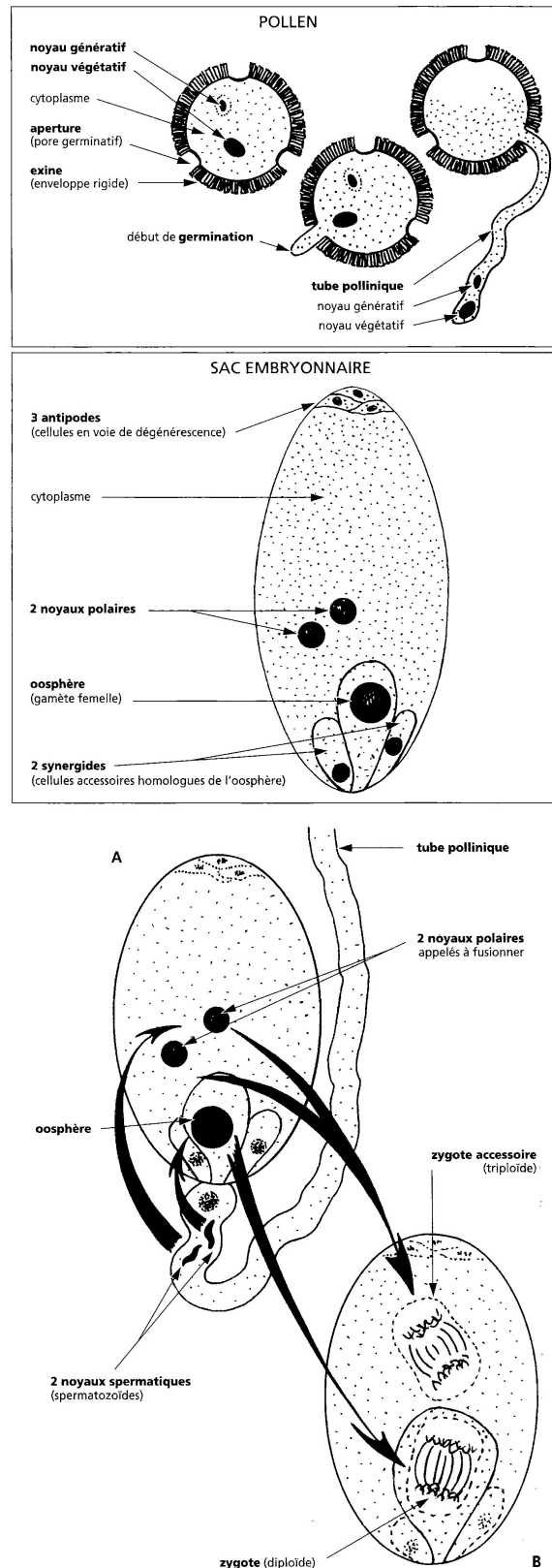


Fig. 95 - La double fécondation des Angiospermes : l'accomplissement.

A - Le sac embryonnaire est sur le point d'être fécondé.

B - La fusion des matériels génétiques vient de s'accomplir, les deux zygotes entrent en division. Le tube pollinique pénètre par le micropyle et

parvient au contact du sac embryonnaire. Le noyau génératif se divise, donnant deux noyaux spermatiques (noyaux de spermatozoïdes). Le noyau végétatif, au sommet du tube pollinique, dégénère tandis que les deux noyaux spermatiques pénètrent dans le sac embryonnaire. L'un des spermatozoïdes s'unit à l'oosphère ; l'autre s'unit aux deux noyaux polaires qui fusionnent entre eux lors de la fécondation s'ils ne l'ont fait avant. Les deux fécondations s'effectuent simultanément, aussitôt suivies des premières divisions des deux zygotes, dont l'un est diploïde et l'autre, triploïde. Les deux individus ébauchés n'ont pas le même nombre de chromosomes ni le même devenir : un seul embryon résultera de la double fécondation. L'individu triploïde deviendra l'albumen, tissu nourricier de l'embryon.

Le grain de pollen : gamétophyte mâle. C'est un prothalle encore plus réduit que le gamétophyte femelle. Lorsque le grain de pollen est libéré, il est constitué d'une *cellule végétative* et une *cellule générative* (ou spermatogène), souvent non cloisonnées, et est entouré d'une paroi plus ou moins rigide (fig. 45 et 94).

Au terme de son transport, le grain de pollen parvient sur le stigmate qui est l'organe récepteur, au sommet du carpelle (fig. 93). Là, les grains de pollen germent. Chacun développe un boyau, ou *tube pollinique*, qui s'insinue à l'intérieur des tissus carpellaires (fig. 94 et 95) ; le noyau végétatif et la cellule générative se trouvent près de l'extrémité du tube. L'allongement considérable de ce tube ténu correspond à une activité mitochondriale intense coordonnée par le noyau végétatif

Lorsque le tube pollinique pénètre, par le micropyle, jusqu'au sac embryonnaire (fig. 93), le noyau végétatif dégénère, ayant achevé son rôle. Dans le même temps, le noyau génératif se divise en deux *noyaux spermatiques* qui sont, en fait, des noyaux de spermatozoïdes (fig. 95).

La double fécondation. Les deux noyaux spermatiques pénètrent dans le sac embryonnaire (fig. 95) :

- l'un va s'unir à l'oosphère, donnant un *zygote diploïde* qui entre en division immédiatement, commençant l'édification de l'embryon ;
- l'autre s'unit à deux autres noyaux haploïdes du sac embryonnaire, appelés *noyaux polaires*. Cette fusion de trois noyaux haploïdes donne un *zygote accessoire triploïde*, qui se divise lui aussi ; il est à l'origine de l'*albumen*, tissu résultant d'une prolifération cellulaire sans organisation possible en raison de son niveau de ploïdie. L'albumen se charge de réserves dont l'embryon se nourrira ultérieurement. Chez certaines plantes, l'albumen ne se développe pas.

La fécondation des Angiospermes présente la grande originalité d'être double ; les deux fusions nucléaires simultanées entraînent l'apparition de deux individus jumeaux, l'un diploïde (c'est l'embryon, dont les tissus

s'organisent), l'autre triploïde et inorganisé, spécifiquement destiné à un rôle nourricier à l'égard de son «frère». Les Angiospermes commencent donc leur vie, au stade embryonnaire, en tant que parasites 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.

Particularité du pollen

Nous avons déjà vu que le grain de pollen contient un organisme autonome haploïde, passivement mobile, qui produit les gamètes mâles. Cet organisme est entouré d'une enveloppe résistante, rigide et hydrofuge, l'*exine*, qui peut se conserver à l'état fossile. Constituée de couches superposées, l'exine est amincie dans des zones strictement définies qu'on appelle les *apertures*. Ces zones de moindre résistance permettent les variations de volume (par variation de l'hydratation cellulaire) et la germination du grain de pollen : le tube pollinique apparaît au niveau d'une aperture (**fig. 94**).

La taille et la forme du grain de pollen, le nombre et la forme des apertures, l'ornementation de la surface de l'exine, la structure de la paroi, varient largement selon les groupes systématiques de plantes.

L'ornementation et la taille du pollen sont, dans bien des cas, corrélées au mode de pollinisation : les petits pollens lisses sont transportés par le vent ; les gros pollens ornés d'aspérités sont transportés par les animaux.

L'étude du pollen est l'objet de la *palynologie*, science qui trouve des applications diverses dont on peut citer les principales.

L'étude du pollen met en évidence des caractères qui interviennent dans la classification systématique. L'exine du pollen des Graminées est lisse, elle porte une petite aperture ronde (un «pore») ; chez les Palmiers, l'aperture, unique, est un sillon étroit et allongé. Chez les Composées ou les Acanthacées, l'exine, épaisse, est ornée d'épines ou de crêtes dont la configuration permet de caractériser les genres, voire parfois les espèces.

Les fossiles végétaux sont très rares ; cependant l'exine des pollens, contrairement aux autres organes, se conserve bien dans les sédiments. La détermination des pollens fossiles permet d'avoir des indications sur la nature des plantes et des végétations qui se sont succédées au cours des âges et, corrélativement, sur les climats ; la palynologie apporte une contribution essentielle à la paléobotanique et à la paléoécologie.

Les pollens en suspension dans l'atmosphère sont responsables de pathologies allergiques (le rhume des foins est la principale). L'étude des pollens atmosphérique (c'est l'aéropalynologie) permet d'identifier l'espèce productrice du pollen allergogène chez un sujet donné.

Le miel conserve le pollen des fleurs visitées par les abeilles lors de son élaboration. L'identification de ces pollens (c'est la méliissopalynologie) permet de contrôler la qualité des miels et en particulier de détecter les fraudes et les mélanges.

3 - LA RENCONTRE DES SEXES

Le fonctionnement de la fleur

Il aboutit à autoriser la *pollinisation*, phénomène par lequel le pollen fécondant parvient sur l'organe femelle à féconder, c'est-à-dire sur le stigmate qui prolonge l'ovaire. La grande diversité des stratégies de pollinisation est une caractéristique essentielle des Angiospermes ; elle résulte à la fois de stratégies fonctionnelles propres à la fleur, et du transport du pollen par des agents extérieurs.

Les fleurs ne sont fonctionnelles que pendant l'anthèse (épanouissement), court moment au cours duquel la pollinisation doit s'accomplir ; ensuite, la fleur se fane et disparaît, mais l'ovaire fécondé persiste et se développera en un fruit.

Stratégies de l'allogamie

Ces stratégies impliquent que le pollen soit transporté d'un individu à l'autre pour que les sexes se rencontrent ; elles exploitent pour cela des vecteurs très variés. Les différents modes de disjonction des sexes favorisent l'allogamie.

La répartition des sexes. Les plantes unisexuées sont dites *dioïques* (de *di* = deux, et *Oikos* = habitation) : les deux sexes sont portés par des individus génétiquement distincts.

Corrélativement chez ces plantes, une population issue d'un seul individu par multiplication végétative ne comportera jamais qu'un seul sexe (voir chapitre 9, 1) ; c'est le cas d'*Elodea canadensis* introduit en Europe.

Chez ces plantes, le sexe est déterminé génétiquement mais son expression peut dépendre de conditions écologiques : dans certaines espèces, les individus sont susceptibles de changer de sexe si les conditions du milieu se modifient.

Cependant, chez certaines espèces dioïques la détermination génétique du

sexe semble prépondérante, il n'est pas sujet à variation.

Le papayer est dioïque, mais un individu femelle taillé sévèrement et privé d'arrosage peut devenir mâle ; inversement, un individu mâle recevant un apport d'engrais important et beaucoup d'eau peut devenir femelle.

Le *Begonia squamulosa*, épiphyte de la forêt dense africaine, est mâle lorsqu'il est en pleine lumière ; il devient femelle s'il pousse à l'ombre.

Le sexe de l'ortie dioïque, du houx, des saules, semble fixé une fois pour toutes dans chaque individu.

On considère que la plupart des plantes unisexuées dérivent de plantes hermaphrodites. En effet, leurs fleurs contiennent souvent des pièces rudimentaires correspondant aux organes du sexe complémentaire.

Le houx est dioïque (voir [fig. 120](#)), mais ses fleurs mâles contiennent, en leur centre, un petit pistil avorté (pistillode).

Chez les plantes *hermaphrodites*, on trouve des fleurs hermaphrodites et unisexuées, mâles et femelles. Plusieurs types de fleurs peuvent être juxtaposés dans le même individu ; selon les espèces, les trois types de fleurs constituent toutes les combinaisons possibles.

Fleurs toutes unisexuées, les deux sexes étant juxtaposés chez le même individu ; ce sont les plantes *monoïques* (les deux sexes sont réunis dans «une seule habitation»). Exemples : noisetier, bouleau, *Acalypha*, *Euphorbia*.

Fleurs hermaphrodites et femelles juxtaposées : pariétaire.

Fleurs hermaphrodites et mâles juxtaposées : marronnier d'Inde.

Fleurs hermaphrodites, mâles et femelles juxtaposées : *Sanguisorba officinalis*.

Dans le cas le plus fréquent, les fleurs sont toutes hermaphrodites. Malgré cette disposition, l'allogamie est la règle chez beaucoup d'espèces : elle est favorisée ou rendue obligatoire par des disjonctions fonctionnelles des sexes. La fécondation n'est pas nécessairement croisée au sens génétique du terme : s'il n'y a pas auto-incompatibilité, l'autogamie peut aboutir à une fécondation entre deux fleurs du même individu, ou même à l'intérieur de la même fleur.

Chez bien des plantes appartenant à des familles diverses (Labiées, Scrophulariacées, Orchidées, Papilionacées, Aracées...), la disposition relative des étamines et des stigmates rend presque impossible le dépôt de pollen sur le stigmate de la même fleur. Mais si ce pollen parvient au stigmate, il peut être fécondant : il n'y a alors pas auto-incompatibilité.

Ces plantes pratiquent une allogamie qu'on peut dire opportuniste dans la mesure où toute occasion de fécondation par l'intermédiaire d'un vecteur transportant du pollen est efficace ; et où , en l'absence d'agent favorisant l'allogamie, il se produit une autogamie occasionnelle (c'est alors une fécondation «de secours»).

Disjonction des sexes dans une fleur hermaphrodite. Les périodes de maturité et les positions relatives des anthères et des stigmates interviennent, dans des stratégies nombreuses et complexes, et rendent l'allogamie obligatoire. Les sexes peuvent être disjoints *dans le temps* : les organes mâles (étamines) et femelles (pistil) d'une même fleur ne sont pas fonctionnellement mûrs au même moment. Les fleurs épanouies exposent simultanément les deux sexes, mais ils sont fonctionnels successivement et non simultanément : bien qu'hermaphrodite, la fleur est fonctionnellement mâle puis femelle (on la dit protandre, voir [fig. 96](#)), ou l'inverse (on la dit alors protogyne).

Protogynie : exemple de *Luzula pilosa*.

- Stade femelle : dans un premier temps, les stigmates jaillissent de la fleur à peine ouverte, le pistil est fécondable ; les étamines de la même fleur sont encore courtes et fermées, le pollen n'est pas encore mûr.
- Stade mâle : le lendemain, les stigmates se dessèchent, la fécondation des

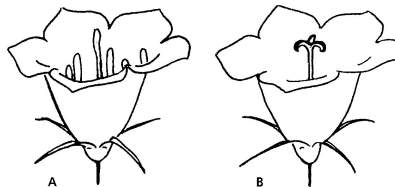


Fig. 96 - Une fleur protandre : *Campanula rotundifolia*.

A - Fleur au stade mâle, nouvellement épanouie. Les étamines sont fonctionnelles, elles libèrent leur pollen ; les stigmates, rassemblés en une massue, ne sont pas épanouis, ils ne sont pas encore mûrs.

B - La même fleur, un ou deux jours plus tard ; elle est au stade femelle. Les étamines sont flétries, tout leur pollen a été dispersé ; les stigmates se sont étalés, exposant leur face adaptée à recevoir le pollen et à favoriser sa germination ; ils sont fonctionnels.

ovules a été effectuée par du pollen venu d'une autre fleur. C'est alors que les étamines, enfin mûres, libèrent leur pollen.

Les hellébores, les *Magnolia*, les *Scrophularia* sont protogynes.

Protandrie : exemple de *Gampanula barbata*.

- Stade mâle : les étamines se développent et se dressent dès l'épanouissement de la fleur ; elles s'ouvrent et libèrent le pollen. Les stigmates restent courts et dressés, appliqués les uns contre les autres, au centre de la fleur.
- Stade femelle : les étamines fanées se rabattent vers la périphérie de la fleur. Les stigmates s'allongent et s'étalent largement ; ils sont fonctionnels, ils peuvent accueillir le pollen.

La protandrie est beaucoup plus commune que la protogynie ; parmi les plantes protandres, on peut citer les *Geranium* et les *Pelargonium*, les Ombellifères, les Composées.

Les sexes peuvent être disjoints *dans l'espace* : la disposition des organes est telle que les animaux pollinisateurs ne peuvent les frôler que dans un ordre défini.

C'est ce qu'on observe chez *Pedicularis* : le stigmate jaillit hors de l'étroite lèvre supérieure enroulée en gouttière et dans laquelle sont enfermées les étamines ; celles-ci ne sont accessibles que du dessous, par l'ouverture de la gorge de la corolle.

Les deux phénomènes peuvent être associés, et des *mouvements d'organes* peuvent modifier leur position en fonction de l'état de maturité de la fleur.

Fleurs protandres présentant une disjonction spatiale des sexes et des mouvements des organes sexuels, chez *Glerodendrum thomsonæ*.

- Stade mâle : dès l'épanouissement de la fleur, les étamines se dressent en prolongement de la corolle et libèrent leur pollen ; le pistil n'a pas encore terminé son développement, le long style est courbé vers le bas, les stigmates sont appliqués l'un contre l'autre.

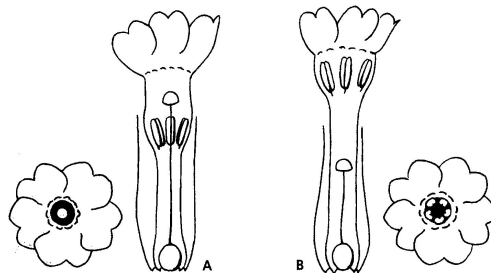


Fig. 97 - Hétérostyle chez le coucou (*Primula veris*). On observe deux types d'organisation florale, portés par des individus différents. Fleurs des deux types, en coupe longitudinale et vues de dessus. **A - Fleur longistylée** ; le style dépasse les étamines ; dans la fleur vue de dessus, on voit le

stigmate près de l'entrée du tube de la corolle. **B - Fleur brévistylée** ; le style est court et les étamines sont largement au-dessus du stigmate ; dans la fleur vue de dessus, les étamines sont juste à l'entrée du tube de la corolle.

Une fleur d'un type ne pourra être fécondée que par du pollen provenant d'une fleur de l'autre type : il y a incompatibilité entre individus portant le même type de fleurs ; la fécondation est nécessairement croisée, bien que toutes les fleurs soient hermaphrodites.

- Stade femelle : le lendemain, les anthères vides se flétrissent, les longs filets staminaux s'enroulent vers le bas ; le style se dresse, les stigmates s'épanouissent, les ovules deviennent fécondables. Ils ne pourront être fécondés que par du pollen venu d'une autre fleur.

La fleur de *Parnassia palustris* contient cinq étamines et cinq organes digités imitant des glandes, mais ne produisant pas de nectar ; ils jouent cependant un rôle attractif visuel à l'égard de Diptères.

- Pendant le stade mâle, chaque jour une étamine vient se rabattre sur le stigmate encore immature, y exposant son pollen ; le lendemain, elle s'en écarte et une autre la remplace.

- Quand toutes les étamines sont vides et rabattues sur les pétales, le stigmate devient récepteur et la fleur fonctionne en tant que femelle.

Dans certains cas, le passage d'un état sexuel à l'autre s'intègre dans une séquence de phénomènes aboutissant à rendre plus probable l'intervention d'un agent précis, responsable efficace (mais involontaire) de la fécondation croisée.

La fleur du *Victoria*, sorte de *Nymphaea* géant d'Amazonie, s'ouvre blanche ; elle est alors fonctionnellement mâle. Son parfum lourd attire de gros Coléoptères qui trouvent dans la grande fleur de nombreuses étamines et des pièces charnues et juteuses qu'ils entreprennent de dévorer. La fleur se referme le soir, emprisonnant les insectes ; ils s'y agitent, brisent les étamines dont ils mangent une partie, et se souillent de pollen.

La fleur se rouvre le lendemain, devenue rose ; les Coléoptères s'envolent ; la fleur est désormais fonctionnellement femelle. D'autres Coléoptères, repus et poudrés du pollen d'autres fleurs, arrivent et se vautrent dans la fleur rose qui se trouve ainsi fécondée par un pollen venu d'ailleurs.

Un cas particulier de disjonction des sexes est la projection du pollen hors de la fleur par un mouvement de type explosif, en réponse à une excitation extérieure.

Chez les centaurées (en particulier *Centaurea cyanus* et *C. montana*), un contact provoque une contraction brutale des filets des étamines qui projettent une partie de leur pollen sur l'insecte responsable du mouvement ; les filets retrouvent peu à peu leur longueur initiale, après quoi ils pourront répondre à une nouvelle excitation.

Si le frôlement excitant s'opère sur un côté du fleuron, le mouvement sera dissymétrique et aboutira à projeter le pollen du côté où a eu lieu le contact.

On observe des étamines sensibles, qui répondent par des mouvements au contact des visiteurs (thigmonasties).

Chez les *Helianthemum*, le contact provoque l'infléchissement des étamines vers l'extérieur, en un bouquet plus large. D'autres exemples ont été cités au chap. 8, 2.

Hétérostylie. Ce phénomène, observé dans des fleurs hermaphrodites dont les deux sexes sont fonctionnels, représente un cas extrême de disjonction des sexes, renforcé d'une incompatibilité ; il aboutit à une fécondation croisée obligatoire, non seulement entre individus différents, mais entre groupes d'individus (fig. 97). Il a été étudié par Darwin chez la primevère (*Primula vulgaris*).

On observe chez la primevère deux sortes de fleurs, toutes hermaphrodites :

- des fleurs à grandes étamines (les anthères sont à la gorge de la corolle) et style court (le stigmate est loin au-dessous des anthères) ; on les dit fleurs brévistylées ;
- des fleurs à style long (le stigmate est à la gorge de la corolle) et étamines petites (les anthères sont loin au-dessous du stigmate) ; on les dit fleurs longistylées.

Un individu génétique ne porte qu'un seul type de fleurs ; il y a donc des individus à fleurs brévistylées, et des individus à fleurs longistylées.

La fécondation n'est possible qu'entre fleurs de types différents ; il y a incompatibilité à l'intérieur d'une même forme florale.

La descendance produit environ 50 % d'individus de chaque sorte ; l'hérédité est de type mendélien, le type floral est défini par un gène présentant deux allèles, S et s. La combinaison Ss donne des individus brévistyles, la combinaison ss, des individus longistyles.

Certaines espèces à fleurs hétérostylées comportent non pas deux, mais trois formes florales ; la fécondation doit intervenir entre deux formes différentes.

On trouve trois formes florales chez *Lythrum salicaria*, chez *Eichhornia crassipes*.

On découvre le phénomène d'hétérostylie chez des espèces de plus en plus nombreuses, appartenant à des familles très diverses.

On peut citer le sarrazin (*Fagopyrum esculentum*, Polygonacées), *Hottonia palustris* (Primulacées), *Nymphoides indica* (Ményanthacées), *Cephaelis amœna* (Rubiacees).

Un phénomène comparable, faisant intervenir deux types de fleurs bien qu'il n'y ait pas d'hétérostylie, et une incompatibilité entre les individus porteurs d'un seul type floral, s'observe parfois.

Chez *Armeria maritima*, les deux types d'individus sont caractérisés par

- un style papilleux et un pollen à exine ornée d'un réseau à larges mailles ;
- un style lisse et un pollen orné d'un réseau à mailles fines.

Auto-incompatibilité (Voir plus haut). C'est le phénomène par lequel :

- la fécondation croisée entre individus génétiquement différents, est seule possible ;
- les possibilités de fécondation sont les plus larges possibles puisque tout individu autre que le porteur de l'ovule produit un pollen fécondant ; chez les plantes à fleurs hétérostylées, les individus à pollen fécondant ne représentent que la moitié (fleurs de deux types) ou le tiers (fleurs de trois types) de la population, les chances de fécondation sont donc moins fortes.

Stratégies de l'autogamie

Toutes les structures et fonctions qui tendent à favoriser la fécondation croisée sont réduites au minimum chez les plantes autogames. Dans une même fleur, les étamines libèrent leur pollen et les stigmates sont récepteurs au même moment. Les fleurs, n'ayant aucun rôle attractif à jouer, sont généralement petites et discrètes. Des organes, adaptés chez certaines espèces à une allogamie, peuvent être modifiés chez des espèces voisines autogames.

C'est ce qui se passe dans le genre *Epipactis* ; chez les espèces allogames (*E. belleborine*, *E. atrorubens*...), les pollinies (amas de pollen) sont insérées sur une boulette collante (le rétinacle) qui adhère à l'insecte visiteur : il repart, portant les pollinies. La fleur des *Epipactis* autogames (*E. leptochila*, *E. pontica*...) est démunie de rétinacle collant ; les pollinies tombent rapidement d'elles-mêmes, sur le stigmate.

Les espèces du genre *Ophiys* sont presque toutes fécondées par des Hyménoptères mâles. Chez *O. sphegodes*, les pollinies sont portées par des pédicelles longs ; peu après l'ouverture de la fleur, les pédicelles fléchissent, portant les pollinies pendantes ; elles sont alors au contact du stigmate, et l'autogamie a lieu. L'allogamie intervient parfois, dans les régions méridionales de l'aire de cette Orchidée où le pollinisateur existe ; plus au nord, l'espèce est toujours autogame.

L'acquisition d'une biologie florale autogame à partir de l'allogamie, semble généralement résulter d'un accident génétique mineur. L'autogamie, récemment acquise, peut encore être corrélée à des caractères de fleurs allogames.

On considère que l'absence de rétinacle collant chez les *Epipactis* autogames est contrôlée par un seul gène.

On connaît en Grande Bretagne quelques populations de *Primula vulgaris* à fleurs «homostylées», dans lesquelles le stigmate est à la hauteur des anthères ; elles sont autogames. On admet que cette autogamie, corrélée à la disparition des formes florales hétérostylées (fig. 97) et de l'incompatibilité entre les types d'individus qui les portent, résulte d'un seul petit événement génétique (en l'occurrence un crossing-over).

Chez les plantes pratiquant l'autogamie, la pollinisation tend à intervenir très tôt, souvent même avant l'épanouissement de la fleur.

Le pollen est déposé sur le stigmate avant l'ouverture de la fleur chez *Lobelia dortmanna*, comme chez *Epipactis phyllanthos* ; on distingue une variété de cette dernière espèce dont les fleurs ne s'ouvrent presque jamais. Dans ce cas en effet, l'anthèse n'a plus de raison d'être.

La cléistogamie. L'autogamie extrême et exclusive est pratiquée dans des fleurs qui ne s'épanouissent pas ; c'est le phénomène de la cléistogamie (de *Cleistos* = fermé). Les fleurs restent au stade de petits boutons (fig. 98), à l'intérieur desquels s'opère la fécondation ; le fruit se développe à partir de ces petits boutons. La cléistogamie existe chez de nombreuses espèces, chez lesquelles elle est plus ou moins fréquente. On ne connaît aucune espèce entièrement cléistogame ; au moins de temps en temps, des fleurs chasmogames (de *Chasma* = ouverture) apparaissent chez les plantes le plus souvent cléistogames.

La cléistogamie se manifeste en réponse à un stress écologique, ou de façon régulière, en tant que caractéristique propre à une espèce.

Cléistogamie répondant à des conditions écologiques

Pendant l'été, la température élevée provoque la floraison cléistogame des violettes.

A l'automne, les dernières fleurs d'*Impatiens noli-tangere* sont cléistogames.

Si le printemps est exceptionnellement sec, *Lamium amplexicaule* produira des fleurs cléistogames.

Pendant la crue, les fleurs de *Limnophila fluviatilis*, entièrement submergées, sont cléistogames.



Fig. 98 - Fleurs chasmogames et cléistogames chez une plante aquatique africaine, *Limnophila ceratophyllodes*.

A - Fleur chasmogame, sur un rameau dressé au-dessus de l'eau ; la corolle, grande et colorée, s'ouvre lors de l'épanouissement. Le pollen peut être transporté d'une fleur à l'autre par de petits insectes.

B - Fleur cléistogame ; elle demeure submergée ; la corolle reste petite, fermée en capuchon ; la fleur s'autoféconde sans jamais s'épanouir. (Les deux fleurs sont figurées à la même échelle).

Cléistogamie régulière ; les fleurs cléistogames occupent toujours la même région dans l'architecture de l'organisme végétal : on peut parler ici de «cléistogamie architecturale».

L'inflorescence d'*Utricularia hydrocarpa* porte des fleurs chasmogames à son sommet au-dessus de l'eau, et une ou deux fleurs cléistogames à sa base, dans l'eau. Les fleurs inférieures de l'inflorescence de *Dopatrium junceum* sont cléistogames. *Commelina forskalæi*, annuelle des sables tropicaux, produit des inflorescences chasmogames au sommet de sa tige et des inflorescences cléistogames issues des nœuds inférieurs de la même tige ; ces dernières s'enfoncent dans le sol où les fruits mûrissent (phénomène de géocarpie, de *Gè* = la Terre et *Carpos* = fruit) ; elles sont blanchâtres ainsi que les spathes contenant les petites fleurs cléistogames.

Les stratégies de mobilité

La pollinisation correspond au rapprochement des gamétophytes mâle (grain de pollen) et femelle (contenu dans l'ovule).

Ce rapprochement est immédiat chez les plantes autogames, puisque le pollen est généralement directement déversé sur le stigmate. Mais chez les plantes allogames, diverses stratégies permettent au pollen de se déplacer jusqu'aux stigmates sur lesquels il pourra germer.

Ce déplacement du pollen résulte de spécialisations variées liées aux divers modes de pollinisation ; spécialisations souvent complexes, faisant intervenir des organes, des fonctionnements cellulaires et des synthèses chimiques qui n'ont d'autre raison d'être dans la plante que de favoriser le transport du pollen.

Le pollen des Gymnospermes était presque toujours disséminé par le vent ; celui des Angiospermes l'est par des agents multiples, dont le vent encore, mais aussi par des animaux, insectes, oiseaux, mammifères, que les fleurs attirent, et généralement nourrissent, spécifiquement. La notion de coévolution est particulièrement évidente lorsqu'on considère les phénomènes qui aboutissent au rapprochement du pollen, producteur et vecteur du gamète mâle, et du sac embryonnaire, producteur du gamète femelle et contenu dans l'ovule.

Transport du pollen par des facteurs physiques

Ce sont les stratégies de pollinisation les plus anciennes ; les premiers pollens apparus dans l'histoire du globe, ceux des Gymnospermes, étaient (et sont encore) transportés exclusivement par le vent.

Anémogamie. (Étymologie : de *Anemos* = vent ; on emploie parfois le synonyme *anémophilie*). C'est la dispersion du pollen par le vent ; seule une petite proportion du pollen parviendra aux stigmates à féconder, le reste sera perdu ; le pollen est donc produit en grandes quantités. Malgré ce gaspillage, l'anémogamie présente des avantages fonctionnels : la fécondation ne dépend pas de la présence et du comportement, parfois capricieux dans certaines conditions écologiques, des partenaires animaux.

Le pollen de l'espèce considérée doit tomber en une «pluie» suffisamment dense pour que la pollinisation soit raisonnablement assurée ; on considère que cette densité doit atteindre un million de grains de pollen par mètre carré de sol couvert de végétation.

La production de pollen par les plantes anémogames est considérable : un seul chaton (= épi de petites fleurs) mâle de bouleau produit environ 5,5 millions de grains de pollen.

Les pins libèrent de telles quantités de pollen que l'on peut voir un nuage jaune s'échapper de l'arbre quand les étamines s'ouvrent. Dans les régions de grandes forêts de pins, on observe ce qu'on appelle vulgairement des «pluies de soufre». S'il survient une petite pluie fine par temps calme, au moment où les pins émettent leur pollen, la pluie se charge du pollen

contenu dans l'atmosphère : chaque goutte laisse un dépôt de poudre jaune (pollen) qui fut autrefois pris pour de la fleur de soufre.

L'atmosphère terrestre dans son ensemble contient des pollens qui parfois viennent de très loin et sont morts ; certains tournent pendant des temps considérables dans la haute atmosphère.

L'ensemble des pollens qui tombent au sol annuellement constitue une pluie pollinique qui est estimée à 30 000 grains par cm^2 dans un pays comme la Suède, où les forêts d'espèces anémogames sont abondantes.

La nature des pollens contenus dans l'atmosphère évolue au cours de l'année en fonction des époques de floraison des espèces anémogames. En Europe occidentale, l'air contient surtout du pollen de :

- noisetier, aulne, orme, if, en février-mars-avril ;
- frênes, bouleaux, peupliers, en avril ;
- chênes, pins, en mai ;
- Graminées, plantains, orties, d'avril à septembre ;

Les pollens atmosphériques sont responsables de certains troubles allergiques («rhume des foins») ; les personnes qui en sont atteintes réagissent généralement au pollen d'une espèce précise ; on considère que seuls sont allergisants les pollens d'Angiospermes, ceux des Gymnospermes seraient inactifs de ce point de vue.

Ce mode de fécondation est fréquent chez les espèces des endroits découverts, steppes, prairies, et aussi arbres exposés aux vents. La fleur est petite, peu voyante ; étamines et stigmates sont bien dégagés des pétales ; les fleurs sont souvent groupées en chatons offerts au vent. Le grain de pollen est généralement petit, lisse, sec et léger ; celui de certaines Gymnospermes porte deux ballonnets qui augmentent sa prise au vent (**fig. 45**).

Les grains de pollen des Angiospermes anémogames ont un diamètre compris entre 10 et 25 μm ; chez les Gymnospermes, il est compris entre 30 et 60 μm .

Hydrogamie. Le pollen est transporté par l'eau ; ce phénomène est remarquablement rare ; on ne l'observe que chez certaines plantes aquatiques, la majorité d'entre elles étant au contraire fécondées par l'intermédiaire du vent ou d'insectes.

Les pollens sont, en général, non mouillables ; la pénétration osmotique d'eau dans le grain de pollen entraînerait son gonflement et l'éclatement de son enveloppe rigide (exine) et donc sa destruction.

Hydrogamie de surface (appelée parfois *épihydrophilie*). Très proche de l'anémogamie dont elle semble bien dériver, on observe souvent des situations intermédiaires entre ces deux modes de pollinisation.

Dans la plupart des cas, le pollen glisse sur la surface de l'eau sans être mouillé. Les fleurs femelles s'épanouissent au ras de l'eau, les stigmates récepteurs reposant sur la surface de l'eau où ils se maintiennent grâce aux forces de tension superficielle. Les fleurs mâles libèrent le pollen juste au-dessus de l'eau, il tombe sur la surface liquide, s'y maintient sans être mouillé et y glisse jusqu'à rencontrer un stigmate.

C'est le cas de *Ruppia*, de la plupart des *Potamogeton*, des *Elodea*, *Hydromystris* etc.

L'hydrogamie comporte parfois des modalités complexes, comme chez *Vallisneria* ; c'est un exemple remarquable de fonctionnement biologique hautement adapté à un milieu particulier.

Vallisneria spiralis est une herbe aquatique dioïque, entièrement submergée, dont la tige courte est sur le sol, au fond de l'eau. Les minuscules fleurs mâles sont groupées en une grappe enfermée dans une spathe étanche, portée par la souche, près du fond. La fleur femelle, isolée, est portée par un pédicelle qui s'allonge jusqu'à ce que le sommet des sépales affleure au ras de l'eau.

Au moment de l'anthèse :

- la fleur femelle s'ouvre, large de 3 à 4 mm ; ses stigmates non mouillables s'étalent sur la surface de l'eau ;
- la spathe mâle s'ouvre ; les fleurs mâles, fermées, contiennent chacune une bulle d'air ; elles rompent leurs pédicelles et montent jusqu'à la surface. Au contact de l'atmosphère, elles s'épanouissent, leurs sépales se rabattent et les petites fleurs, dont le diamètre est de l'ordre de 0,3 mm, flottent librement sur l'eau ; les sépales prennent appui sur l'eau et supportent les deux petites étamines dressées.

La fleur mâle erre jusqu'à buter sur un stigmate ; elle chavire et le pollen est déposé sur la surface réceptrice.

Remarque à propos de la pollinisation de Vallisneria.

Chez les Cryptogames, le spermatozoïde fécondant se déplace seul à la rencontre du gamète femelle. Chez les Gymnospermes et Angiospermes, le spermatozoïde ne se déplace plus isolément, le gamétophyte mâle (pollen) est l'élément mobile qui apporte le spermatozoïde au contact du gamète femelle. Chez *Vallisneria*, l'élément mobile est la fleur mâle qui apporte le gamétophyte au contact du stigmate récepteur ; le rôle

transporteur du pollen est réduit à acheminer le spermatozoïde jusqu'à son but par développement du tube pollinique.

On assiste ainsi à des substitutions de fonction, le déplacement étant assuré dans le premier cas par le spermatozoïde lui-même ; dans le second cas, par le pollen ; enfin, dans le cas exceptionnel de *Vallisneria*, par la fleur mâle devenue mobile.

Hydrogamie submergée (parfois dite *hypohydrophilie*). Très peu d'espèces la pratiquent, et toutes appartiennent aux Monocotylédones. L'anthèse est submergée ; le pollen, émis dans l'eau, est mouillable ; il tombe lentement dans l'élément liquide jusqu'à rencontrer un stigmate, fonctionnel à l'état submergé. Dans ce cas, le pollen a une exine réduite et son contenu cytoplasmique est chargé de globules lipidiques.

Chez les *Ceratophyllum* submergés dans les eaux douces calmes, les étamines se détachent, montent à la surface, éclatent et libèrent le pollen qui tombe dans l'eau. Chez les *Zostera*, herbes marines submergées, le «grain» de pollen est un filament long de 0,2 à 0,3 mm, dont la densité est celle de l'eau de mer. Il flotte dans l'eau jusqu'aux stigmates auxquels il s'accroche.

Transport du pollen par les animaux

On appelle parfois ce phénomène «zoogamie» (de *Zoon* = animal). Les fleurs attirent les animaux auxquels elles offrent généralement de la nourriture ou des substances servant à confectionner le miel (mais parfois par exemple, un leurre sexuel, comme chez les *Ophrys* qui miment une femelle bourdon). Quand l'animal visite la fleur et récolte ce qui lui est adressé, il se souille de pollen ; arrivant sur une autre fleur, il se frotte aux stigmates et y dépose accidentellement du pollen.

Dans le comportement animal, le transport du pollen n'est qu'une conséquence accidentelle d'un comportement fondamental, nutritionnel le plus souvent.

L'attraction des fleurs. Les plantes attirent spécifiquement certains animaux auxquels la plante est coadaptée. Les stratégies d'attraction sont multiples, et selon les cas les fleurs déploient des formes, des couleurs, des parfums, que les animaux perçoivent comme des messages annonçant la présence de nourriture.

Les fleurs proposent divers types de ***nourritures*** :

- les nourritures solides s'adressent à des animaux brouteurs ; outre le pollen, dont beaucoup d'animaux mangent une partie, certaines plantes édifient des structures dont le seul rôle est d'offrir à ces animaux un tissu nutritif, tendre et juteux ; de telles structures sont souvent associées aux étamines ;

- les nourritures liquides, les nectars, s'adressent à des animaux suceurs ou lécheurs.

La fleur de *Cassia* comprend des longues étamines productrices de pollen et d'autres, trapues, dont les anthères charnues et stériles constituent une nourriture offerte aux gros bourdons pollinisateurs.

La fleur de *Commelina* contient trois types d'étamines : deux étamines fertiles, trois petites étamines aux anthères colorées, stériles et charnues, et une grosse étamine à anthère également stérile et charnue ; les anthères stériles jouent un rôle attractif visuel et sont une nourriture offerte.

Ces nourritures peuvent être consommées sur place, ou emportées : c'est le cas du nectar et du pollen récoltés par les insectes butineurs et dont ils font du miel destiné à nourrir leurs larves. Le pollen est une nourriture riche en protéines, le nectar, riche en glucides.

Les glandes nectarifères occupent des emplacements divers dans les fleurs.

Un sépale de la fleur de *Tropæolum* est prolongé en un cornet (éperon) nectarifère (fig.125).

Les pétales des hellébores sont des cornets dont la face interne est nectarifère (fig. 60). L'éperon nectarifère des *Impatiens*, des *Utricularia*, des *Pinguicula*... est une expansion des pétales.

Les étamines externes de *Pulsatilla vulgaris* ne produisent pas de pollen, mais sécrètent du nectar. Deux des cinq étamines de *Viola* portent un appendice nectarifère dont la production s'accumule dans l'éperon formé par l'expansion d'un pétale.

L'épiderme des carpelles porte parfois des zones sécrétrices de nectar, comme chez *Caltha palustris* ou *Sagittaria*.

Des nectaires sont souvent portés par le réceptacle, entre les bases des organes floraux. C'est ce qu'on observe chez les Scrophulariacées, Rosacées, Saxifragacées, Rutacées...

Le nectar est une solution sucrée (saccharose, glucose et fructose principalement) qui peut contenir, dans des cas particuliers, de très faibles quantités d'acides organiques, d'huiles essentielles, d'alcaloïdes et autres substances.

La forme des fleurs : l'édifice floral développé dans un plan présente une nourriture immédiatement accessible aux mandibules des brouteurs ou aux animaux à langue courte ; ce type de fleurs serait plus primitif que le suivant. L'appareil floral développé dans un volume offre une nourriture située au fond d'un réceptacle ; elle s'adresse aux animaux munis de langues ou d'appareils suceurs longs.

Les animaux pollinisateurs perçoivent les **couleurs** de diverses façons, et souvent leur perception est fort différente de celle de l'homme. D'autre part, ils marquent des préférences spécifiques pour certaines couleurs. Les fleurs sont colorées par des pigments ; la couleur qu'on perçoit résulte de la réflexion de certaines longueurs d'onde par les pigments.

La fleur de *Potentilla reptans* émet des ondes de longueurs situées dans le jaune et l'ultra-violet ; l'homme la voit jaune, l'abeille la voit ultra-violet.

La fleur d'*Helleborus fœtidus* émet dans les verts ; l'homme la voit verte, l'abeille, jaune.

La fleur de cerisier émet dans les verts, bleus et rouges ; les trois longueurs d'onde étant complémentaires, l'homme la voit blanche ; l'abeille la voit bleu-vert.

Mais la fleur de primevère, émettant dans les jaunes, est vue jaune par l'homme et par l'abeille.

Les fleurs blanches ne contiennent aucun pigment ; le développement de méats intercellulaires pleins d'air provoque de nombreuses réflexions et réfractions sur les surfaces cellulaires, donnant une impression de blancheur (la blancheur de la neige résulte d'un phénomène comparable).

Bien qu'on ait encore peu de renseignements sur la vision des animaux, on a une assez bonne connaissance de celle des abeilles et bourdons. Ils ne distinguent pas les rouges, mais les bleu-verts (longueurs d'onde comprises entre 480 et 500 nm) et les ultra-violets (longueurs d'onde entre 300 et 390 nm) sont pour eux des couleurs distinctes ; ils voient le violet (390-410 nm) ; ils ne distinguent pas l'indigo du bleu, les longueurs d'onde comprises entre 410 et 480 nm sont toutes perçues comme des bleus ; entre 500 et 650 nm, ils ne perçoivent que des jaunes alors que l'homme distingue dans cette même zone les verts, les jaunes et les orangés. Leur vision ne s'étend pas au-delà de 650 nm (rouges).

Une fleur apparaît blanche quand elle réfléchit également toutes les longueurs d'onde visibles par l'animal ; si une fleur réfléchit toutes les longueurs d'onde sauf l'ultra-violet, l'homme la verra blanche, mais les abeilles la verront colorée en «ultra-violet» : c'est le cas de la plupart de nos fleurs blanches.

Le **parfum** des fleurs est dû à l'émission d'huiles essentielles de compositions complexes ; cette émission a lieu à des heures précises corrélées aux périodes de maturité des organes sexuels de la fleur et d'activité journalières des animaux pollinisateurs.

Les fleurs de chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), puissamment parfumées la nuit, le sont peu pendant la journée ; elles s'adressent à des papillons nocturnes.

il y a une association entre couleur et parfum des fleurs.

Les fleurs blanches ou très pâles sont généralement parfumées ;
les fleurs bleu pur ou rouges ne le sont presque jamais.

Le parfum est émis par des parties définies de l'édifice floral. Les différents organes de la fleur peuvent produire des parfums différents dont nous ne percevons que la résultante ; ils sont perçus séparément par les insectes posés sur la fleur, et servent à les guider vers le nectar et/ou les organes sexuels. Les différents types de parfums s'adressent spécifiquement à différents visiteurs.

Les fleurs dont l'odeur rappelle l'urine, les fèces, la sueur, la viande avariée, sont fécondées par des mouches. Les fleurs à papillons ont des parfums sucrés et puissants.

il y a d'**autres stratégies** attractives. Certaines fleurs portent des poils ou des filaments animés de mouvements évoquant une présence animale, et qui jouent un rôle attractif à l'égard de certains insectes.

Chez *Tavaresia grandiflora*, la corolle tubulaire est translucide ; autour des organes sexuels qu'elle contient, se trouvent dix filaments souples terminés chacun par une boulette noirâtre ; ces filaments vibrent sans cesse, et le mouvement des boulettes se voit de toutes parts.

Les lobes de la corolle de *Caralluma speciosa*, brun noirâtre, sont couverts de poils gros et plats, longs de plusieurs millimètres, rétrécis à leur base, et animés de mouvements vibratoires incessants ; les fleurs ont un aspect grouillant qui s'accorde à l'odeur de décomposition animale qu'elles dégagent.

Les animaux pollinisateurs. *Entomogamie* (de *entomon* Zoion = «animal découpé», insecte). La majorité des animaux transporteurs de pollen sont des insectes, surtout Lépidoptères (papillons), Hyménoptères (abeilles, bourdons, guêpes) et Diptères (mouches, moucheron) ; les Coléoptères interviennent plus rarement, mais chez des fleurs spectaculaires.

Les fleurs à Lépidoptères sont de couleur pâle, elles offrent du nectar au fond d'une fleur plus ou moins profonde et émettent un parfum capiteux, surtout chez les espèces fécondées par des papillons nocturnes ; exemples : *Viola calcarata*, *Buddleja davidii*, *Lysimachia clethroides*, *Ipomœa nocturna*...

Les fleurs à Hyménoptères sont colorées, elles offrent du pollen et du nectar, dans des corolles peu profondes ou assez larges pour laisser y entrer les insectes ; leur parfum est généralement léger. Exemples : *Ophrys*, *Campanula*, *Salvia*, *Sagittaria*, *Trifolium*, *Ligustrum*, *Galeopsis*, *Glechoma*, *Linaria vulgaris*...

Les fleurs (ou inflorescences) à Diptères sont souvent rouge-brunâtre-noirâtre et nauséabondes : elles émettent une puissante odeur de pourriture, de viande avariée ; elles offrent du nectar. Souvent très profondes, elles sont munies de dispositifs qui interdisent aux insectes de ressortir facilement. Exemples : *Dracunculus vulgaris*, *Aristolochia*, *Scrophularia*, *Tozzia alpina*...

Les fleurs visitées par les Coléoptères sont soit des grosses fleurs à pièces florales nombreuses, soit des fleurs très ouvertes et sans spécialisation particulière. Elles ont souvent un parfum pesant. Exemples : *Nymphæa*, *Gustavia augusta*, *Magnolia*, *Annona muricata*...

Les fleurs à insectes sont visibles, colorées, parfumées ; elles leur offrent des nourritures variées. Les stratégies fonctionnelles qui lient les fleurs et les insectes sont nombreuses et souvent complexes, nous en avons vu un certain nombre.

Le pollen de *Listera ovata* n'est pas assemblé en pollinies assez cohérentes pour être directement transportables par les insectes ; dès qu'un insecte frôle le rostellum qui supporte l'étamine, celui-ci excrète une goutte d'un liquide visqueux qui mouille l'insecte et permet au pollen d'adhérer à l'animal.

La fleur de *Catasetum saccatum* comporte deux filaments sensibles qui pendent devant les organes sexuels ; dès qu'ils subissent un contact, par un insecte arrivant sur la fleur, ils transmettent une excitation aboutissant à l'expulsion explosive du pollen qui se trouve projeté sur l'insecte.

Ornithogamie (de *Ornis* = oiseau). La pollinisation par les **oiseaux** est un phénomène essentiellement tropical, observé toutefois en Amérique tempérée par exemple.

De nombreux petits oiseaux tropicaux consomment occasionnellement du nectar : on a recensé des oiseaux nectarivores dans une cinquantaine de familles ; chez certains groupes, comme les colibris (américains) ou les soui-mangas (africains), nectar et pollen constituent la base de l'alimentation.

Un colibri peut absorber journallement une quantité de nectar égale à la moitié de son poids.

Les fleurs adaptées à l'ornithogamie sont de tailles diverses, mais toutes produisent de grandes quantités de nectar.

La fleur rouge-orangé de *Spathodea campanulata*, largement ouverte et longue d'environ 10 cm, peut abriter l'oiseau venu s'y nourrir ; les fleurs vertes de l'avocatier, larges de moins de 1 cm, sont visitées par des colibris qui ne s'y posent pas, mais aspirent le nectar au cours d'un bref arrêt en vol immobile.

Une fleur de *Puya chilensis* produit 0,5 à 0,7 g de nectar par jour ; une inflorescence peut en produire journalièrement 250 g.

Les fleurs de *Telopea speciosissima*, normalement fécondées par l'intermédiaire d'oiseaux, produisent un nectar si abondant que les aborigènes australiens le recueillent pour leur alimentation, et que des kangourous le lèchent. Le nectar du *Protea mellifera* est récolté en tant que substance médicinale (en Afrique du Sud).

Les colibris se nourrissant en vol immobile, les fleurs se présentent à eux de face. Les autres oiseaux nectarivores se posent pour se nourrir : les fleurs qui s'adressent à eux sont fermes et coriaces, certains de leurs visiteurs, comme des perroquets, pouvant exercer des ravages ; elles pendent souvent au bout d'un pédicelle souple auquel l'oiseau s'accroche, la tête en bas.

Les oiseaux ont un odorat peu développé (les colibris ont même perdu totalement le nerf olfactif), et les fleurs qu'ils fécondent sont souvent inodores. Par contre, ils sont très sensibles à certaines couleurs éclatantes, que ces fleurs développent très souvent ; les rouges, orangés, jaunes, sont fréquents ; les couleurs tendres comme les bleus, mauves, roses, pourprés, au contraire des insectes, attirent peu les oiseaux, et ces couleurs sont rares chez les fleurs qu'ils visitent. Des associations de couleurs violentes, telles que rouge + vert cru + jaune, ou orangé + vert cru + bleu dur, caractérisent les «fleurs à oiseaux», comme d'ailleurs elles caractérisent nombre d'oiseaux nectarivores eux-mêmes. On a depuis longtemps remarqué que la même couleur se trouve souvent sur le plumage de l'oiseau et sur la fleur qu'il visite régulièrement.

Exemples de fleurs ornithogames : *Impatiens niamniamensis*, à fleur orangé et vert ; *Heliconia bihai*, à fleurs vertes dans des bractées orangées ; *Russelia juncea*, *Aloë*, *Erythrina*, à fleurs rouge vif ; *Billbergia*, à fleurs rose vif, vert cru et bleu dur.

La forme des fleurs oblige l'oiseau à introduire son bec jusqu'au nectar et, ce faisant, à toucher les étamines et stigmates de son plumage sur lequel le pollen se dépose. Le bec de certains colibris a la longueur et la courbure du tube de la fleur qu'ils visitent préférentiellement.

Les **mammifères** sont responsables de la pollinisation de certaines fleurs, dans les pays tropicaux ; mais ces animaux, venus y chercher une nourriture ou une boisson, détruisent souvent les fleurs dont ils sucent le nectar ou dévorent les pétales : la pollinisation s'accompagne de la disparition d'un bon nombre d'appareils reproducteurs.

La **chéiro ptérogamie** (de *Kheir* = main et *Pteron* = aile) est le transport du pollen par les chauve-souris (Chéiroptères ou Chiroptères). Parmi les nombreuses espèces de ces animaux, certaines sucent le nectar, ou lèchent le pollen, ou broutent la plus grande partie de la fleur, ou encore pratiquent

plusieurs de ces actions. Malgré cette restriction, leur rôle de transporteurs de pollen est très efficace.

Les sépales et pétales des «fleurs à chauve-souris» sont assez grands et épais pour résister aux griffes et au poids des visiteurs ; les organes sexuels et le nectar sont largement exposés, accessibles à des animaux d'une certaine taille. Elles pendent souvent à l'extrémité de pédicelles longs, souples et résistants. Leurs couleurs sont variées, blanches ou pâles, ou rouge brunâtre terne ; leur parfum est souvent fort et peu agréable.

Exemples : le pédicelle pendant de l'inflorescence de *Mucuna gigantea* peut atteindre une vingtaine de mètres de longueur : les fleurs, issues du haut d'un arbre, se trouvent à 1 ou 2 m du sol.

Quand la fleur blanche et pendante du baobab s'épanouit, les pétales se retournent, exposant la boule d'étamines située sous les plages nectarifères des sépales ; les chauve-souris s'accrochent aux pétales pour lécher le nectar et le pollen. *Ceiba pentandra* est visité d'une façon comparable.

Eperua falcata et *Parkia biglobosa* ont des inflorescences sphériques qui pendent au bout de longs pédicelles nus. *Kigelia africana* a de grandes fleurs évasées et pendantes, dans lesquelles les petites chauve-souris entrent entièrement.

Les fleurs de *Crescentia cujete*, sessiles sur le tronc et les grosses branches, sont visitées par des chauve-souris qui s'accrochent à l'écorce.

La pollinisation par des *mammifères non volants* n'est qu'un phénomène anecdotique.

Certains singes, certains lémuriens, des écureuils et d'autres rongeurs, dévorent plus ou moins régulièrement des fleurs nectarifères et, ce faisant, peuvent transporter du pollen.

On cite un marsupial arboricole australien qui se nourrit régulièrement du nectar des *Melaleuca* et *Banksia*.

On a cité quelques plantes qui seraient pollinisées par des *mollusques* (limaces et escargots) ; on les appelle plantes *malacophiles* (de *malakos* = mou). Les fleurs sont largement exposées et situées près du sol.

Exemples : *Chrysosplenium alternifolium*, *Aspidistra elatior*.

Enfin, et pour mémoire, *l'homme* peut être aussi un vecteur de pollen.

La fécondation du dattier planté dans les palmeraies est assurée par l'homme depuis des millénaires.

La vanille est fécondée fleur à fleur, à la main, dans tous les pays où elle a été introduite pour la commercialisation de ses gousses (fruits). Celles-ci ne se développent en effet qu'après la

fécondation ; en Amérique centrale, région d'où la plante est originaire, de petites abeilles sauvages effectuent spontanément la fécondation ; mais ces insectes n'existent pas ailleurs.

Les tomates cultivées en serres et dont les fruits sont commercialisés toute l'année en Europe ne pourraient fructifier si les fleurs n'étaient pas fécondées ; l'homme assure la pollinisation en secouant le treillis auquel sont attachées les plantes.

En horticulture, la pollinisation artificielle permet l'obtention des hybrides qui constituent la majorité des plantes «améliorées» cultivées par l'homme.

4 - LA FÉCONDATION

La germination du pollen

Au terme de sa course, le pollen parvient sur le stigmate de la fleur à féconder où il adhère grâce à l'ornementation éventuelle de sa propre exine et aux qualités de la surface stigmatique : le tissu récepteur, souvent papilleux, est généralement couvert d'une sécrétion analogue à un nectar visqueux ; elle n'est produite que lorsque le pistil est fécondable. Cette substance retient le pollen et favorise sa germination. De nombreux grains de pollen germent simultanément sur le stigmate.

Le grain de pollen se distend au niveau d'une de ses apertures, faisant saillir une protubérance qui bientôt devient le tube (ou boyau) pollinique. Ce tube ténu pénètre dans les «tissus conducteurs» spécialisés du style, dont les cellules, lâchement assemblées, ont des parois souvent plus ou moins gélifiées. Les noyaux du grain de pollen progressent avec le tube, situés l'un derrière l'autre, près de son apex ; en avant se tient le noyau végétatif, et en arrière, le noyau génératif, plus petit. Le tube s'enfonce selon un trajet sinueux et imprévisible, dans les mucilages occupant les espaces intercellulaires ; sa progression est cependant orientée, il se dirige vers une source d'humidité peu oxygénée, et vers les sécrétions (chimiotropisme) ovariennes.

Le pollen germe sur le stigmate peu après qu'il y soit arrivé ; la fécondation est accomplie après un temps variable selon les espèces, au cours duquel le tube pollinique progresse dans les tissus du pistil, allant du stigmate jusqu'à un ovule.

La longueur du tube pollinique dépend de celle du pistil. Chez certaines Cactées ou chez les colchiques, elle atteint 20 cm. Son épaisseur est très ténue, elle est de l'ordre de quelques μm .

Le temps compris entre la pollinisation et la fécondation est généralement de quelques heures chez les Angiospermes ; on peut citer 8 à 9 h chez le haricot, 7 h chez le seigle, 25 h chez le maïs, 18 à 20 h chez *Lilium martagon*, 6 h chez *Lactuca*

muralis. Il est beaucoup plus long chez certaines espèces dont la pollinisation, très précoce au printemps, intervient alors que la différenciation des ovules n'est pas achevée ; c'est le cas du noisetier (4 mois), du bouleau (1 mois), du chêne (2 mois)...

Chez les Orchidées, la différenciation des ovules ne s'achève que si les tissus de l'ovaire subissent une excitation due à la pénétration du tube pollinique en début de croissance. La fécondation peut ainsi avoir lieu plusieurs mois après la pollinisation.

Le tube pollinique atteint la cavité ovarienne. Au cours de sa progression, le noyau génératif se divise en deux noyaux spermatiques et le noyau végétatif dégénère. Le tube pénètre, dans la plupart des cas, par le micropyle, pore ouvert dans les téguments ovulaires ; il traverse une mince épaisseur de nucelle (tissu diploïde entourant le sac embryonnaire), et atteint le sac embryonnaire où les noyaux spermatiques pénètrent.

La fusion des gamètes

Très rapidement, un noyau spermatique, petit et vermiforme, s'accole à l'oosphère, y pénètre, et la première division cellulaire qui amorce l'édification du nouvel individu diploïde a lieu. L'œuf, cellule unique, diploïde, résultant de l'union des gamètes, n'est jamais individualisé à proprement parler. Parallèlement, l'autre noyau spermatique s'unit aux deux noyaux polaires.

5 - APRÈS LA FLEUR : L'EMBRYON

A la suite de la fécondation, une première division cellulaire transversale de l'œuf initie l'édification de l'embryon. Il sera contenu, avec des réserves nutritives, dans une graine qui résulte de l'évolution de l'ovule après la fécondation ; elle est elle-même enfermée dans un fruit qui provient de l'évolution des carpelles et, éventuellement, de tissus maternels voisins. Ce développement répond à une importante production d'auxine par l'ovaire, dès la fécondation.

L'auxine (acide indole-3-acétique et, accessoirement, quelques composés voisins) est une hormone de croissance qui joue, en outre, des rôles multiples et complexes dans le développement de la plante ; elle est essentielle chez tous les végétaux supérieurs (on la connaît également chez des champignons) ; elle est synthétisée dans des tissus juvéniles, à partir de précurseurs (dont le principal est le tryptophane) produits dans les feuilles exposées à la lumière.

Son rôle dans la floraison est très faible, mais elle conditionne le développement des fruits. La fécondation provoque une brutale production d'auxine induisant une prolifération des

tissus de l'ovaire. L'activité hormonale de l'embryon, au cours de son développement, permettra le développement ultérieur du fruit jusqu'à sa maturité. Expérimentalement, on peut obtenir le développement de fruits en appliquant de l'auxine sur des ovaires non fécondés.

Le fruit est donc une conséquence de la fécondation et du métabolisme de l'embryon (ou des embryons) qu'elle engendre. Dans les conditions naturelles, le fruit ne peut se développer en l'absence d'embryons vivants dans les graines qu'il contient.

Dans le cadre du fonctionnement biologique normal de la plante, la présence d'un embryon justifie seule l'investissement morphogénétique et biochimique que représente d'édification d'un fruit.

Le fruit n'est, par nature, qu'une conséquence de l'existence de graines renfermant un embryon viable. Ceci nous rappelle que le fruit vrai est propre aux Angiospermes ; nous avons vu chez les Gymnospermes des préfigurations de fruit qui ne répondent pas à cette règle puisqu'ils ne contiennent pas d'embryons. Rappelons que, lors de la production de fruits, les végétaux synthétisent des substances qui n'interviennent pas dans leur métabolisme (les sucres, les acides, les mucilages des fruits par exemple) et sont donc inutiles à leur fonctionnement individuel ; ces substances attirent spécifiquement les animaux frugivores et, à ce titre, favorisent le fonctionnement biologique de l'espèce puisque les animaux, en se nourrissant, dispersent les semences. On peut dire de façon imagée que l'énergie biologique consacrée à édifier un fruit n'est rentable (pour la plante) que si elle permet d'envoyer des jeunes (contenus dans des graines) loin de la plante-mère. Les fruits stériles (oranges, mandarines, bananes, ananas, kakis, pommes...) obtenus par l'homme représentent, à divers titres, des monstruosités biologiques :

- la plante édifie un fruit en l'absence d'embryons, mécanisme profondément anormal (certains de ces fruits sont d'ailleurs obtenus grâce à des applications d'hormones) ;
- l'homme pratique une sorte de détournement d'énergie biochimique à son profit, puisque la production du fruit n'aboutit plus à assurer la survie de l'espèce et devient donc, pour la plante, un investissement coûteux engagé en pure perte (dans le sens du fonctionnement naturel de l'être vivant).

L'ensemble fruit-graine présente des organisations très variées, adaptées à deux fonctions distinctes :

- la protection et la nutrition de l'embryon jusqu'à ce que son développement lui permette de devenir autonome ;
- la dispersion des semences afin que les jeunes puissent s'implanter à l'écart de la plante-mère ; elle fait intervenir des agents disséminateurs divers, auxquels les fruits sont spécifiquement adaptés.

L'embryon

On appelle embryon un individu génétiquement nouveau et original, issu d'une reproduction sexuée, et contenu dans une graine ; lors de la germination, il se développera en une plante adulte qu'il préfigure.

Remarque : chez les plantes apogamiques, la graine contient un «embryon» qui n'est pas issu d'une reproduction sexuée et ne répond pas à cette définition, bien qu'il ait l'aspect et le comportement d'un embryon au sens strict.

On désigne encore par l'expression «embryon somatique» («embryoïde», ou abusivement «embryon») les plantules issues de techniques de micropropagation végétative.

L'édification de l'embryon. L'embryon s'édifie à partir d'un œuf première cellule embryonnaire qui résulte de la fécondation. Les observations cytologiques concernant l'œuf font état d'une polarité caractéristique, que l'on peut considérer comme essentielle ; cette polarité est en relation avec

- d'une part, le point de pénétration du noyau spermatique, dont elle dépend ;
- d'autre part, l'orientation des premières divisions cellulaires qui initieront l'édification du futur organisme.

Les deux pôles de l'œuf se différencient nettement :

- le pôle apical, est caractérisé par un cytoplasme très dense ; c'est là que se situe l'essentiel des potentialités édifiatrices de l'organisme ;
- le pôle basal, au cytoplasme plus vacuolisé, est fixé au voisinage du micropyle de l'ovule (point de pénétration du noyau fécondant) ; la part qu'il prendra au développement de l'embryon proprement dit est faible, il ne participe au développement de l'embryon proprement dit que pour la mise en place des cellules responsables d'une partie de la racine.

L'œuf possède un axe de symétrie évident ; cet axe persistera au cours du développement embryonnaire, il se confondra avec l'axe de croissance de la plante.

Chez la plupart des Dicotylédones, l'embryon se développe selon un schéma simple, par une série de divisions cellulaires qui se font toujours

dans un ordre et des directions définis.

La *première division*, celle qui suit immédiatement la fécondation, engendre deux cellules superposées (**fig. 99**) :

- la «cellule apicale» [ca] est à l'origine de l'embryon au sens strict ; dans certains cas, elle fournira l'appareil aérien de la plante et les tissus internes de la racine ; dans d'autres cas, elle fournira tout l'embryon ;
- la «cellule basale» [cb], située vers le micropyle, est à l'origine du «suspenseur» auquel l'embryon est appendu ; dans le premier des cas ci-dessus, elle produira également la cellule hypophysaire responsable des tissus superficiels de la racine et de sa coiffe.

Lé devenir de ces deux premières cellules est dès lors déterminé.

Il faut noter que les cellules de l'embryon ont une destinée strictement prédéfinie dès la première mitose de l'édification du nouvel individu. En fait, la prédétermination apparaît déjà dans la différenciation des territoires apical et basal de l'œuf, dès après la fusion des génomes ; établie d'emblée, avec la création de l'être porteur du nouveau génotype, elle ne peut être plus précoce.

Ici encore, nous trouvons une différence profonde entre les ontogénies animale et végétale ; les premiers stades du développement embryonnaire des animaux, antérieurs à l'orientation du devenir des régions du massif cellulaire (stades blastula et morula), n'ont pas d'équivalents chez les plantes dans la mesure où la différenciation future des parties de l'embryon végétal est déterminée très tôt. Remarque :

La prédétermination précoce des territoires du futur embryon caractérise l'édification de l'organisme directement issu d'un processus sexuel. Une telle prédétermination ne s'observe pas lors de l'édification d'un organisme à partir du massif méristématique d'un bourgeon, par multiplication végétative. C'est là une différence comportementale importante entre individu génétiquement neuf et individu dont le génotype est commun à tous les représentants d'un clone.

Cette remarque peut être mise en relation avec la théorie de la «totipotence cellulaire», selon laquelle un organisme entier peut se reconstituer à partir d'une seule cellule, qui oriente les recherches sur la reconstitution de plantes entières et autonomes à partir de cultures de tissus préalablement différenciés. Il semble bien que cette théorie ne concerne que les cellules méristématiques contenues dans des plantes déjà plus ou moins différenciées ; elle ne semble pas s'appliquer aux cellules

constituant le jeune embryon, dès le début de son développement.

La *deuxième division* cellulaire génère une tétrade de 4 blastomères³⁰ disposées selon deux schémas principaux.

- La tétrade en T (deux cellules supérieures juxtaposées et deux cellules inférieures superposées) ; dans ce cas, le très jeune individu acquiert déjà un plan de symétrie : le plan dans lequel se situent les deux cellules supérieures côte à côte définit celui où se différencieront, plus tard, les deux cotylédons.
- La tétrade linéaire (quatre cellules superposées).
- On observe dans certains cas une disposition intermédiaire, la cellule apicale se divisant selon un plan oblique.

Devenir de la cellule apicale [ca] : dans le cas le plus simple, celui de la tétrade en T, les deux cellules supérieures côte à côte provenant de [ca] vont subir deux nouvelles divisions, établissant des cloisons longitudinales et transversales : on obtient deux étages tétracellulaires [1] et [1']. Les quatre cellules formant l'étage supérieur donneront naissance à la partie cotylée, les quatre cellules de l'étage inférieur produiront la partie hypocotylée. Les petites cellules, à cytoplasme dense et chromophile, contiennent un noyau volumineux et des vacuoles très réduites.

Les divisions cellulaires se poursuivent dans ce proembryon : les cellules, dont l'origine est connue, sont réparties en étages superposés ; l'orientation des divisions est rigoureusement définie et reliée à l'emplacement des organes que ces cellules produiront.

Devenir de la cellule basale [cb] : elle subit des divisions successives, aboutissant à des grandes cellules superposées très vacuolisées qui composent le suspenseur. Une division de la cellule supérieure de cette série individualise, au contact du corps embryonnaire issu de [ca], la cellule hypophysaire [h] (de *hypo-* = au-dessous et de *Phusis* = embryonnaire). Seule cette cellule hypophysaire d'origine suspensoriale participe à l'édification de l'embryon, les cellules inférieures ne constituent que le suspenseur au sens strict ; elle produira les cellules initiales de l'écorce de la racine et de la coiffe.

Les cellules issues de la cellule apicale [ca] se divisent plus rapidement que celles issues de la cellule basale [cb].

A ce stade du développement embryonnaire, toutes les cellules (blastomères) destinées à produire les divers organes de la future plantule sont

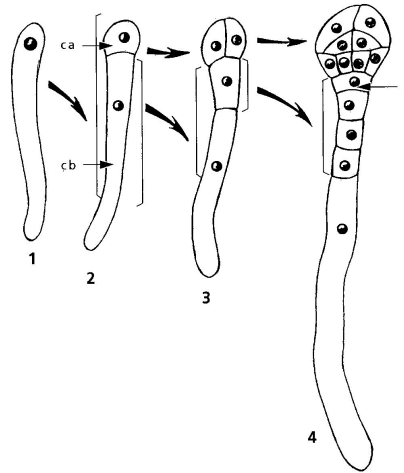


Fig. 99 - Les premiers stades du développement embryonnaire chez *Erophila verna* (d'après J. Paré, 1972).

1 - Cellule-œuf (zygote).

2 - Première division de l'œuf : apparition des cellules apicale (**ca**) et basale (**cb**).

3 - [**ca**] et [**cb**] se divisent selon deux directions orthogonales ; le plan dans lequel se divise [**ca**] sera celui dans lequel se différencieront les deux cotylédons ; dès ce moment, la polarité du futur embryon est définie.

4 - L'embryon proprement dit résultera du développement de la «tête embryonnaire» issue de [**ca**] et de la cellule [**h**] qui, elle, est issue de [**cb**]. Les autres cellules issues de [**cb**] donneront le suspenseur (qui ne fait pas partie intégrante de l'embryon). **ca** = cellule apicale ; **cb** = cellule basale ; **h** = hypophyse.

en place ; on considère l'embryon comme édifié, avec désormais toutes les possibilités de poursuivre un développement normal, même en cas de modifications des conditions d'environnement.

Différents types d'embryons. L'embryon des Dicotylédones (**fig. 100**), mature et typique, comprend :

- une radicule dont l'apex est orienté vers le micropyle, orifice par lequel la racine sortira de la graine au moment de la germination ;
- une tigelle qui porte les deux cotylédons face à face (*Kotulêdon* = cavité, creux dans lequel s'articule un os ; allusion à une forme fréquente de ces organes) ;
- un bourgeon terminal (c'est la gemmule, de *Gemma* = pierre précieuse, bourgeon).

Les *cotylédons* sont les deux premières feuilles du jeune individu végétal (ce sont ses feuilles primordiales), différenciées dès le stade embryonnaire. Ils diffèrent toujours, par leur forme et leurs fonctions, des feuilles de la plante adulte.

Les cotylédons sont les organes par lesquels l'embryon se nourrit ; ils tiennent le rôle d'interface entre l'organisme embryonnaire et les réserves nutritionnelles emmagasinées dans la graine.

Les cotylédons absorbent les substances de réserve qui passent ainsi dans l'embryon et lui permettent, le moment venu, de se développer.

Cette absorption par les cotylédons peut se faire précocement : les réserves sont transférées de l'albumen à l'embryon ; elles sont stockées dans ses cotylédons qui

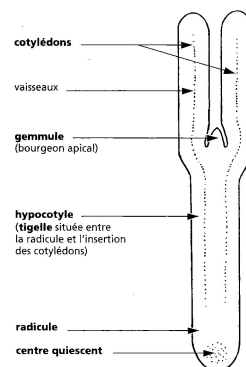


Fig. 100 - L'embryon des Dicotylédones, au terme du développement embryonnaire (schéma). Son développement se poursuivra lors de la germination, il deviendra alors une plantule. Les lignes pointillées indiquent les trajets vasculaires : les vaisseaux de l'embryon constituent le protoxylème (voir les fig. 59 et 70). Le centre quiescent (massif méristématique) est à l'origine des futures racines. Il résulte de l'évolution de la région hypophysaire du proembryon.

s'hypertrophient et deviennent des organes de réserve en attendant la mise en œuvre de ces substances lors de la germination (cela s'observe dans les graines exalbuminées).

Au contraire, l'absorption par les cotylédons peut n'intervenir que tardivement, c'est-à-dire au moment de la germination ; les cotylédons restent minces ; ils assimilent les substances de réserve sans les stocker (cela s'observe dans les graines albuminées):

Chez les plantes dont les cotylédons se déploient à l'air libre lors de la germination (germination épigée), ils assurent en outre une autre fonction nutritionnelle : les cotylédons verdissent et initient le processus de la photosynthèse grâce auquel la plante produira, par la suite, les glucides dont elle a besoin.

Par la suite, les divisions cellulaires se succèdent et s'organisent de telle sorte que l'embryon atteigne

- un stade de développement,
- une forme, caractéristiques du groupe systématique auquel il appartient.

Ce niveau de différenciation atteint, il devient latent : on parle alors d'embryon «mature» ou «adulte», épithètes étranges lorsqu'elles sont appliquées à un être embryonnaire encore bien différent de ce que sera la future plante ; mais elles sous-entendent que l'individu est désormais initié dans sa totalité, il ne lui restera qu'à se développer. Il demeure en vie ralentie jusqu'à la germination, au cours de laquelle ses fonctions métaboliques se rétablissent, sa croissance reprend ; il sort de la graine et s'implante dans le sol.

Chez certaines espèces comme le haricot, l'embryon adulte est particulièrement différencié ; une paire de feuilles est déjà formée, au-dessus des cotylédons ; elles sont munies, ainsi que ceux-ci, de bourgeons axillaires.

D'autres espèces ont des embryons rudimentaires, très petits et peu différenciés : ils sont réduits à de simples massifs cellulaires sans différenciation. On les observe surtout chez des plantes hétérotrophes, comme :

- les Orchidées ; elles sont associées à un champignon symbiotique ; en outre chez ces plantes, l'albumen ne se forme pas ;
- les Burmanniacées (plus ou moins saprophytes, certaines étant sans chlorophylle) ; les *Voyria* (Gentianacées saprophytes sans chlorophylle) ; les représentants de ces deux groupes sont aussi associés à des champignons symbiotiques ;
- certaines Angiospermes parasites d'autres Angiospermes, comme les Balanophoracées, les Rafflésiacées, les Orobanchacées...

Les substances de réserve accumulées en vue de fournir à l'embryon la nutrition nécessaire au moment de la germination sont stockées soit :

- dans l'albumen des graines albuminées ; les cotylédons sont alors en forme de lames immergées dans l'albumen. Les éléments nutritifs transiteront par eux pour parvenir à l'embryon lors de la germination : les cotylédons assurent une fonction nourricière essentielle au développement de la plantule ;
- dans les cotylédons, les graines sont alors exalbuminées (= sans albumen) ; ils sont épais et charnus.

Les cotylédons de certaines espèces ont des formes particulières.

La noix a deux cotylédons, chacun divisé en deux lobes charnus : on dit que la noix a quatre «cuisses», car chaque

cotylédon forme deux «cuisses».

La noix de muscade a deux cotylédons froissés, irrégulièrement repliés, que l'on dit ruminés. Les cotylédons des tilleuls sont profondément lobés.

On distingue deux modes de germination d'après la position des cotylédons :

- dans la germination épigée, les cotylédons se dégagent des téguments de la graine et s'élèvent au-dessus du sol (haricot, hêtre, houx...) ;
- dans la germination hypogée, ils restent emprisonnés dans la graine, dans le sol (chêne, pois...).

Embryogénie et classification systématique. L'édification de l'embryon se déroule selon un processus constant non seulement à l'intérieur d'une espèce, mais dans toutes les espèces d'un genre et bien souvent d'une famille. Cette constance aboutit à la stabilité de l'organisation de l'embryon mature contenu dans la graine des représentants d'une unité systématique. L'embryogénie (phases successives de l'élaboration de l'embryon ; de - *genès* = engendré par) caractérise des groupes systématiques.

Les données résultant de nombreux travaux embryologiques ont permis d'établir un système de classification embryogénique dont l'unité n'est pas l'espèce, mais le type embryologique. Chaque catégorie est constituée de la réunion des genres, quelle que soit leur appartenance systématique, dont l'embryon se développe selon des lois embryologiques identiques.

Cette classification embryogénique est basée sur des lois qui expriment l'origine, le nombre, la disposition et la fonction des blastomères, aux quatre premières générations cellulaires. On peut ainsi définir la notion de «type embryonomique» (parfois appelé «espèce embryogénique», terme à éviter car prêtant à confusion). Sont du même type embryonomique tous les individus dont l'embryon se développe conformément à des lois identiques.

Dans la classification embryogénique de Souèges, les types embryonomiques sont caractérisés par

- l'orientation des premières divisions cellulaires, qui permet de caractériser dix séries et sous-séries ;
- et les six principaux devenir possibles de la cellule basale.

Ces éléments contribuent à l'édification des classifications systématiques modernes. Mais certaines caractéristiques des embryons matures étaient prises en compte dans la définition des groupes systématiques bien avant que soient créées ces catégories embryogéniques.

Les embryons matures peuvent être droits ou courbés, arqués en un anneau complet ou enroulés en spirale ; la radicule peut être repliée de plusieurs façons. De tels caractères figurent depuis longtemps parmi ceux qui servent à définir des familles ou des genres.

Les Angiospermes sont divisées en deux classes, les *Dicotylédones* et les *Monocotylédones* ; on les distingue par un ensemble de caractères, parmi lesquels l'organisation de l'embryon, qui a servi à désigner les deux groupes. L'embryon des Monocotylédones n'a qu'un seul cotylédon (fig. 101) ; son organisation diffère profondément de celle de l'embryon des Dicotylédones (fig. 100).

L'ébauche du cotylédon forme un arc de cercle à la périphérie du proembryon ; le cotylédon se développera en prolongement de l'axe radriculaire, le bourgeon se trouvera en position latérale à sa base. Selon les groupes systématiques, cette organisation résulte de différents processus.

Chez *Tamus communis* par exemple, le bourgeon provient de cellules initialement situées dans l'axe du proembryon, en position subapicale. Chez *Cyperus* au contraire, le futur bourgeon s'édifie directement en position latérale.

L'édification embryonnaire met en évidence l'origine dicotylédonienne de certains groupes de Monocotylédones (l'embryon monocotylé de *Tamus* dérive d'une organisation dicotylée), sans que cette affirmation puisse être appliquée à l'ensemble des Monocotylédones.

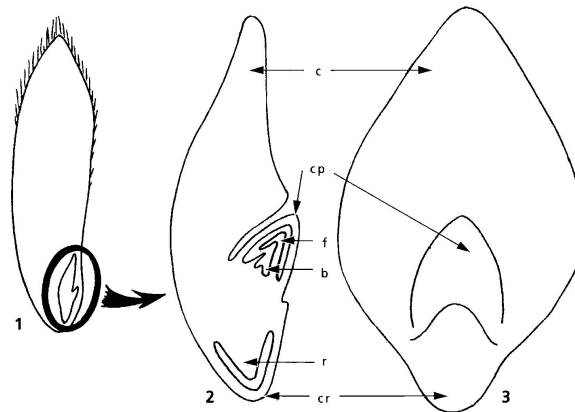


Fig. 101 - L'embryon des Monocotylédones : exemple de l'avoine.

1 - La semence d'avoine et l'embryon qu'elle contient, en coupe longitudinale ; l'albumen, dont les cellules sont bourrées d'amidon, constitue l'essentiel du contenu de la graine ; l'embryon n'en occupe qu'une petite partie..

2 - L'embryon, en coupe longitudinale située dans le plan de symétrie.

3 - Le même, vu de face.

b : gemmule (bourgeon apical). **c** : cotylédon. **cp** : coléoptile (étui protégeant les jeunes feuilles et le bourgeon). **cr** : coléorhize (étui protégeant la jeune radicule). **f** : ébauche de feuille. **r** : radicule.



QUATRIÈME PARTIE

la diversité des formes

CHAPITRE 10

Décrire les plantes



Le présent chapitre se propose d'expliciter quelques-uns des termes spécialisés les plus fréquents dans les ouvrages usuels ; il vise essentiellement à aider à une compréhension des transformations majeures qui affectent l'aspect et la fonction des principaux organes des plantes, et à permettre de comprendre le sens des mots particuliers qui les décrivent. Il n'a pas la forme d'un dictionnaire, mais cherche plutôt à mettre en évidence les «variations sur un thème» qui font la diversité d'organisation, de forme et de fonctionnement du monde végétal.

1 - LA RACINE ET L'APPAREIL RACINAIRE

La racine est un axe prolongeant la tige vers le bas, ramifié, souterrain, à *géotropisme positif*, et à *phototropisme négatif* : elle croît vers le bas et fuit la lumière.

Les racines ne sont pas chlorophylliennes et ne portent ni feuilles ni bourgeons.

Elles assurent la fixation de la plante au sol et sa nutrition hydrominérale : les jeunes racines portent des *poils absorbants*. Le sommet d'une racine est terminé par une *coiffe* (= organe conique protégeant l'apex de la racine) ; sous la coiffe, se produisent les divisions cellulaires qui permettent l'allongement de la racine.

Chacun des points de cette définition générale souffre des exceptions. Certaines plantes sont totalement dépourvues de racines.

Quelques plantes qui vivent sans racines :

- plantes parasites, la cuscute ou le gui ;
- plantes épiphytes, comme certains *Tillandsia* (Broméliacées) ;
- plantes aquatiques flottant librement, comme les *Ceratophyllum* (Cératophyllacées), les *Utricularia* (Lentibulariacées).

On appelle *radical* tout organe qui semble issu directement de la racine (ou de la souche) de la plante (**fig. 105**).

Certaines plantes ont des racines spécialisées dont la situation, la structure ou la fonction ne correspondent pas au cas général.

Les racines *adventives* apparaissent le long d'une tige (**fig. 102**) ; elles peuvent avoir des rôles divers. Une tige produisant des racines adventives est dite *radicante*.

Les racines *tubérisées* (**fig. 102**) sont transformées en organes de réserve hypertrophiés dont les cellules sont bourrées de réserves glucidiques (amidon ou inuline) accumulées en période active, avant une période de repos ; elles seront consommées par la plante lors de la reprise d'une activité intense.

La carotte, les tubercules de *Dahlia*, permettent la survie de la plante à la saison défavorable puis la reprise ultérieure de la végétation et la floraison.

Les tubercules qui semblent racinaires ne se développent parfois que partiellement à partir de la racine : leur partie supérieure peut résulter de la tubérisation de l'hypocotyle de la plantule (**fig. 102**).

Chez le radis, le navet, la betterave rouge, le tubercule est essentiellement de nature hypocotylaire ; seule sa partie inférieure effilée est racinaire. Par contre, le tubercule de la betterave sucrière est une racine.

Les racines-crampons (fig. 102) fixent la plante à un support, quelle que soit sa forme.

Le lierre a deux sortes de racines : des racines souterraines qui assurent la fonction racinaire normale, c'est-à-dire la nutrition de la plante, et des racines adventives-crampons qui attachent ses tiges à un tronc d'arbre, à un rocher ou un mur ; ces dernières n'ont pas de rôle absorbant, et un pied de lierre ne peut pas vivre s'il est privé de son enracinement au sol.

Corrélativement, le lierre grimpant sur un arbre ne pouvant rien absorber par ses racines-crampons, ne puise pas sa sève et ne le parasite pas ; tout au plus ses racines souterraines peuvent-elles concurrencer celles de l'arbre, dans le sol.

Les racines aériennes se rencontrent surtout chez les *épiphytes* des forêts tropicales. Elles absorbent l'humidité atmosphérique ainsi que l'eau des pluies et résistent à un relatif dessèchement temporaire. Elles sont démunies de poils absorbants et souvent revêtues d'une *voile*.

Les Orchidées épiphytes, très nombreuses et présentant des adaptations curieuses, ont des racines aériennes souvent chlorophylliennes, plaquées à leur support et parfois aplaties (fig. 103). Chez certaines, les racines ont un géotropisme négatif, elles se dressent en une touffe qui retient les débris dont la plante se nourrit.

Certains arbustes épiphytes (*Ficus*, *Clusia*, *Philodendron*) émettent des racines aériennes longues parfois de plusieurs dizaines de mètres qui descendent, depuis la voûte des arbres où la plante est installée, jusqu'au sol (fig. 103) ; elles y pénètrent, s'y développent et assurent alors la nutrition de l'arbuste perché.

Les racines-échasses sont des racines adventives apparues à la partie inférieure d'une tige ou d'un tronc et qui s'implantent dans le sol. Un certain nombre d'arbres tropicaux à enracinement superficiel sont ainsi étayés par des racines-échasses divergentes qui accroissent leur stabilité (fig. 103).

Les *Rhizophora* (palétuviers noirs) qui constituent les *mangroves*, forêts établies sur les vases littorales tropicales, sont portés par de nombreuses racines-échasses en arcs-boutants ramifiés, issues du tronc ou des basses branches de l'arbre. Le rôle de telles racines est évident dans le milieu où sont installées ces forêts ; elles soutiennent les arbres et assurent leur équilibre sur le sol extrêmement instable, et assurent l'oxygénation de tout l'appareil souterrain implanté dans une vase asphyxique.

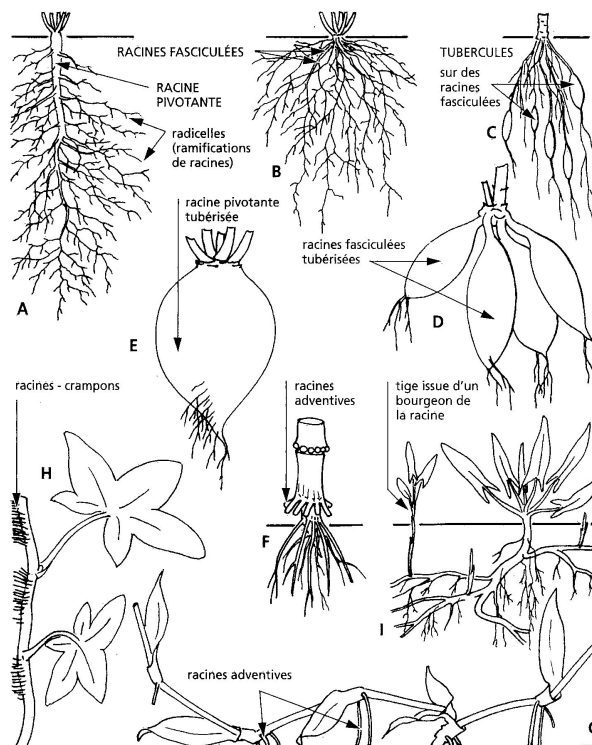


Fig. 102 - Racines.

Organisations de base : A - racine pivotante ; B - racines fasciculées.

Racines tubérisées : C - reine des prés (*Filipendula ulmaria*) ; D - Dahlia ; E - navet, la partie inférieure du tubercule est seule de nature racinaire ; la partie supérieure résulte de la spécialisation de l'hypocotyle.

Racines adventives : F - racines adventives apparaissant aux nœuds inférieurs de la tige de maïs ; G - racines adventives sur la tige couchée-radicante de *Commelina*.

Racines-crampons : H - sur une tige grimpante, non florifère, de lierre.

Bourgeons adventifs sur les **racines** : I - petite-oseille (*Rumex acetosella*).

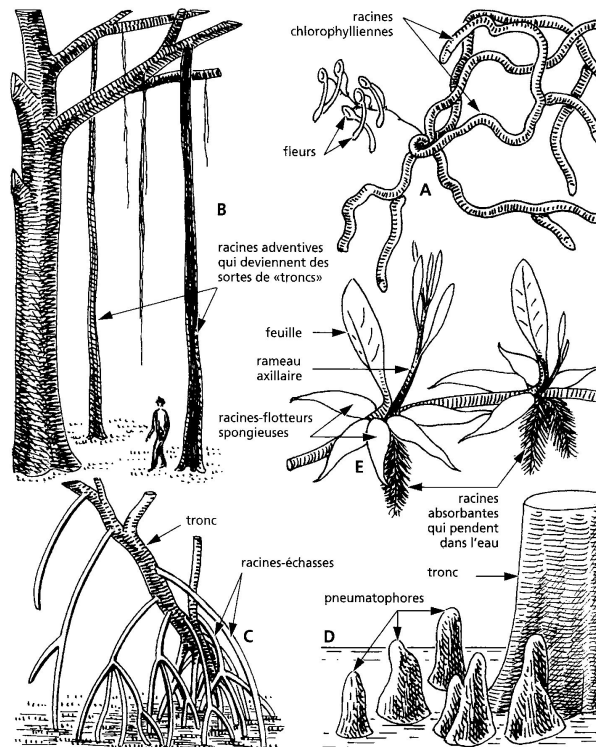


Fig. 103 - Racines spécialisées.

A.- Racines d'une Orchidée africaine épiphyte, *Microcælia* ; la plante n'a aucune feuille développée. Appliquées à l'écorce de l'arbre, les racines sont vertes et pratiquent la photosynthèse : elles assurent la nutrition carbonée de la plante ; revêtues d'un voile, elles absorbent l'humidité atmosphérique. **B -** Racines aériennes adventives apparaissant sur les branches d'un banyan, en Inde (*Ficus benghalensis*). Une fois ancrées au sol, elles s'épaississent et ressemblent à des troncs : un seul arbre constitue une futaie. **C -** Racines-échasses étayant le tronc d'un palétuvier noir (*Rhizophora mangle*) qui habite les vases salées instables des littoraux tropicaux. **D -** Pneumatophores (racines respiratoires) émis par les racines souterraines du cyprès chauve (*Taxodium distichum*), originaire des Everglades de Floride. **E -** Racines-flotteurs de *Ludwigia adscendens* ; gonflées de parenchyme aérifère, elles maintiennent la plante à la surface de l'eau des marais tropicaux.

Les racines aérifères, chargées d'air, se trouvent chez des plantes vivant dans des milieux asphyxiques tels que le sol des marécages, surtout en climat tropical

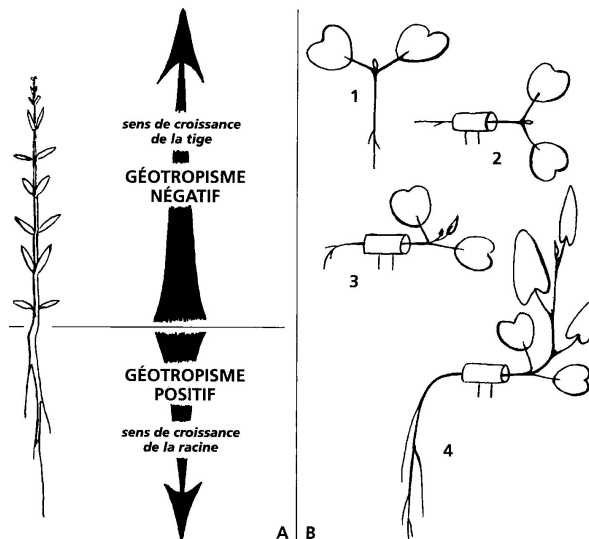


Fig. 104 - Orientation de croissance de la tige et de la racine.

A - La racine croît vers le bas, dans le sens de la force de gravitation : son géotropisme est positif. La tige croît en sens contraire, vers le haut : son géotropisme est négatif. **B** - Rétablissement de l'orientation de la croissance après inclinaison d'une plantule de liseron (schéma).

1, une plantule croît normalement ; 2, on la couche horizontalement (en lui assurant des conditions de vie convenables) ; 3, peu de temps après, le sommet de la tige en croissance s'infléchit vers le haut, celui de la racine, vers le bas ; 4, la plante rétablit l'orientation de sa croissance : seule subsistera une inflexion au niveau de l'hypocotyle.

; elles assurent, par divers moyens, l'oxygénation nécessaire au métabolisme d'organes qui, sans apport d'air particulier, ne pourraient respirer.

Les *pneumatophores* (= «porteurs d'air») sont des racines croissant, au moins un temps, vers le haut (leur géotropisme est alors *négatif*) ; elles sortent de la vase asphyxique et se dressent dans l'air (**fig. 103**) ; quand elles sont ligneuses, leur écorce porte d'abondantes *lenticelles*. Chez les plantes herbacées, les pneumatophores peuvent être tendres, spongieux et mous.

Les *Avicennia* (palétuviers blancs) des mangroves produisent des pneumatophores semblables à des bâtonnets qui émergent de la boue salée ; ils sont émis par des racines souterraines à rôle absorbant, dont ils améliorent les échanges gazeux respiratoires.

Les pneumatophores des *Taxodium* (Taxodiacees, Gymnospermes ; le cyprès-chauve des Everglades américains) sont des racines qui se dressent hors du marais de quelques décimètres à un mètre, puis se couchent abruptement et redescendent dans l'eau ; ils sont dits *genouillés*, c'est-à-dire brusquement repliés et formant un renflement à la pliure.

Certaines herbes aquatiques du genre *Ludwigia* (Onagracées ; *L. adscendens* des tropiques de l'Ancien Monde par exemple) ont des *racines-flotteurs*, courtes, fusiformes, blanc-rosé, spongieuses et gonflées d'air, groupées aux nœuds de la tige qu'elles maintiennent flottante à la surface de l'eau. Ces racines-flotteurs n'assurent nullement la nutrition hydrominérale de la plante qui est le fait de racines qu'on peut dire ordinaires, ancrées au sol au fond de l'eau.

Chez d'autres *Ludwigia* (comme *L. leptocarpa*) les racines aérifères sont émises par les racines absorbantes souterraines ; spongieuses, blanc-rosé, longues et molles, elles flottent verticalement dans l'eau et atteignent sa surface ; elles assurent probablement la transmission des gaz atmosphériques vers l'appareil souterrain de la plante.

2 - LA TIGE ET L'APPAREIL CAULINAIRE

L'appareil caulinaire comprend l'ensemble des tiges d'une plante et des organes qu'elles portent ; tout ce qui a trait à la tige est qualifié de *caulinaire* (de *Caulos* = tige).

La tige

Typiquement, la tige est l'organe dressé (donc à *géotropisme négatif*) qui croît à l'opposé de la racine (**fig. 104**) ; elle porte des feuilles et des bourgeons ; ces derniers pouvant évoluer en rameaux ou en fleurs, la tige, ramifiée ou non, est toujours *le support des feuilles et des fleurs*. En terme morphologique, la tige est également appelée *axe*.

La *tige principale* prolonge directement la racine, mais les *branches*, les *rameaux*, sont également des tiges ; ces derniers constituent des *ramifications secondaires*, ou *latérales*, de l'axe. Elle existe chez toutes les plantes à fleurs, sous des aspects très divers, souvent bien différents de l'image familière que l'on a de cet organe.

Un *bourgeon axillaire* est situé dans l'*aisselle* d'une feuille (**fig. 53**), c'est-à-dire à l'insertion de la feuille sur la tige, du côté supérieur (vers le sommet du rameau).

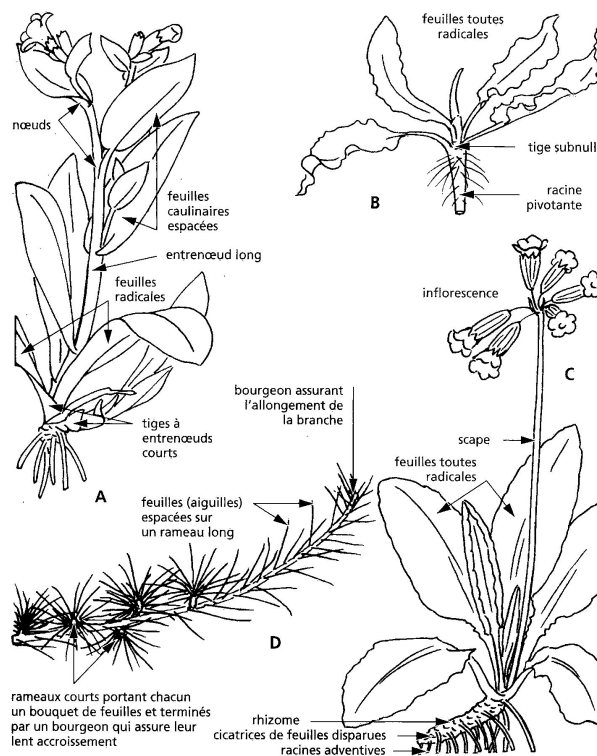


Fig. 105 - La tige : variantes - 1.

A - *Pulmonaria officinalis* ; la plante, «acaule» quand elle est jeune, produit une tige allongée quand elle fleurit.

B - *Rumex crispus* : jeune plante à tige extrêmement courte, dite acaule.

C - *Primevère officinale* ou coucou (*Primula veris*) ; le rhizome, tige souterraine à entrenœuds courts, produit des feuilles groupées en rosette. Les fleurs sont portées par un scape, article de tige nu dressé, issu de l'aisselle d'une feuille.

D - Branche de cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) ; elle s'accroît d'année en année par son bourgeon terminal qui produit un rameau à entrenœuds longs (les feuilles sont espacées) ; dans l'aisselle de ces feuilles, se développent, l'année suivante, des rameaux courts (brachyblastes) sur lesquels les feuilles sont groupées en bouquets.

Chez beaucoup de plantes de petite taille, la tige est tendre et fragile ; on la dit *herbacée* ; les tiges herbacées sont souvent *annuelles* (elles ne vivent qu'un an).

Exemples de tiges herbacées : la tige du blé, qui se développe au printemps puis meurt, avec la plante, après l'été suivant.

La tige des œillets sauvages qui pousse au printemps, fleurit puis meurt avant l'automne ; mais la plante survit par sa souche enterrée.

La tige est dite *ligneuse* lorsqu'elle est dure, solide et a la consistance du bois ; de telles tiges sont *vivaces* (elles fonctionnent pendant des années, et même des siècles dans le cas des arbres). Un *tronc* est une tige ligneuse de grande taille ; c'est une tige principale ; une branche d'arbre est également une tige ligneuse, mais c'est une ramification secondaire.

Exemples de tiges ligneuses : le tronc du baobab (*Adansonia*, Bombacacées), qui porte une ramure plus grande d'année en année ; la tige fine et dure de la bruyère, qui s'accroît de nouvelles pousses chaque année ; la branche de rosier, qui produira au printemps prochain de nouvelles pousses feuillées et des fleurs.

La tige peut être très courte, l'espace séparant deux feuilles successives (*entrenœud*) étant presque nul (**fig. 54**) ; au sens le plus strict, une tige s'accroît toujours lorsqu'elle produit de nouvelles feuilles, mais ce peut être un accroissement si faible qu'on le dit subnul. C'est ce qu'on observe chez les plantes *acaules* (*a-* privatif, donc «sans tige» ; cette étymologie est excessive d'après ce que nous venons de dire !) chez lesquelles les *feuilles* sont toutes *radicales* ; la tige, très courte ou subnulle, prolonge directement la racine et passe inaperçue ; les feuilles forment un bouquet qui semble coiffer le sommet de la racine (**fig. 105**).

Chez le pissenlit, le plantain majeur, la tige est presque invisible. Chez le *Saintpaulia* (Gesnériacées) cultivé dans les appartements, elle est courte mais non subnulle, et apparaît au bout d'un temps plus ou moins long : la rosette de feuilles se soulève peu à peu, portée au-dessus du sol par une tige épaisse et bosselée qui atteint quelques centimètres de hauteur. Dans la nature, cette tige est constamment ré-enfouie par les feuilles mortes qui tombent des arbres.

Certaines plantes produisent des *rameaux longs* (à entrenœuds allongés) et des *rameaux courts* (à entrenœuds subnuls) ; ces derniers sont appelés *brachyblastes* («rameaux courts», de *brachys* = court et *Blastos* = bourgeon). Si les feuilles sont espacées les unes des autres le long d'un rameau long, elles sont tassées en un bouquet sur un rameau court (**fig. 105**).

Chez le *Ginkgo*, des rameaux longs, à feuilles espacées, prolongent les pousses de l'année précédente ; le *Ginkgo* produit en outre des rameaux courts, axillaires, qui portent chacun un bouquet de feuilles ; après des années de fonctionnement, ces derniers atteignent une longueur de quelques centimètres.

Le cèdre ou le mélèze font de même ; leurs feuilles, en forme d'aiguilles, sont espacées le long des rameaux longs qui prolongent les branches et tassées en bouquets sur les brachyblastes axillaires.

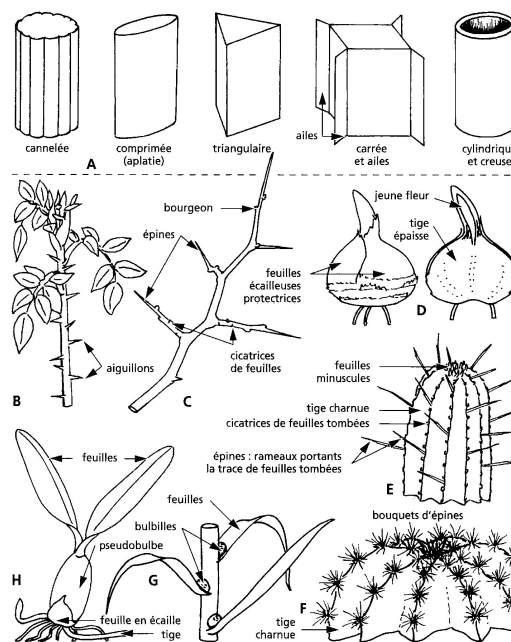


Fig. 106 - La tige : variantes - II.

A - Différentes sections de tiges. **B** - Aiguillons sur une tige de rosier (*Rosa canina*) ; ce sont des productions des tissus superficiels de la tige. **C** - Épines d'aubépine (*Crataegus monogyna*) ; ce sont des rameaux transformés, comme le montre le fait qu'elles portent des bourgeons à l'aisselle de feuilles (réduites) tombées. **D** - Corme de Crocus : tige souterraine épaisse et massive, entourée de feuilles protectrices fines et sèches ; à droite, le même en coupe longitudinale. **E** - Une plante grasse : *Euphorbia pulvinata*. La tige principale est charnue, gorgée d'eau ; elle porte des rameaux transformés en épines. **F** - Une autre plante grasse : *Echinocactus* ; la tige charnue, plus large que haute, porte des bouquets d'épines tenant place de rameaux. **G** - Bulbilles de *Lilium lancifolium* ; ce sont les bourgeons axillaires des feuilles, hypertrophiés et chargés de réserves. **H** - Pseudobulbe d'une Orchidée africaine, *Bulbophyllum*.

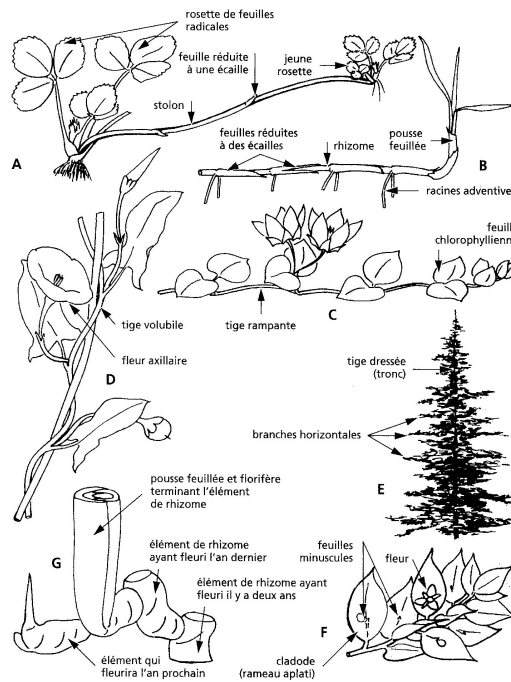


Fig 107 - La tige : variantes - III. **A** - Stolon de fraisier : tige aérienne rampante (à géotropisme nul) portant des feuilles réduites, non fonctionnelles mais munies de bourgeons axillaires ; elle est issue de l'aisselle d'une feuille de la rosette. **B** - Rhizome de chiendent (*Agropyrum repens*) : tige souterraine portant des feuilles réduites à des écailles hyalines. **C** - Tige rampante de *Lysimachia nummularia* (à géotropisme nul) ; elle porte des feuilles vertes assimilatrices (elles pratiquent la photosynthèse). **D** - Tige volubile de liseron (*Convolvulus arvensis*) ; elle s'enroule autour d'un support. **E** - Épicéa, le «sapin de Noël» (*Picea abies*) ; le tronc est la seule tige dressée (à géotropisme négatif), il est orthotrope ; les branches latérales croissent horizontalement (leur géotropisme est nul), elles sont plagiotropes.

Le poirier a des rameaux courts florifères et des rameaux longs feuillés ; les bourgeons qui leur donneront naissance sont différents, les arboriculteurs les distinguent sous les noms de bourses pour les premiers, et de dards pour les seconds.

Dans sa forme la plus caractéristique, la tige se présente comme une baguette le long de laquelle se répartissent des feuilles, ou les cicatrices des feuilles tombées. Son aspect et sa structure sont très divers et un vocabulaire spécifique permet de les décrire ; la tige peut être (fig. 106) cylindrique, comprimée, à surface cannelée ou striée, à section carrée ou triangulaire...

Une tige creuse forme un tuyau ; elle peut alors être, ou non, cloisonnée par des diaphragmes disposés à chaque nœud ou irrégulièrement. Une tige creuse cloisonnée entre les nœuds est dite articulée.

La tige de la grande berce est creuse, mais cloisonnée au niveau des nœuds, elle n'est pas articulée ; un entrenœud ne contient pas de cloisons : on peut en faire un sifflet !

Une tige ailée porte des membranes longitudinales (fig. 106).

On appelle *aiguillons* (**fig. 106**) des appendices superficiels, vulnérants, disposés sans ordre sur les entrenœuds (ou sur n'importe quel autre organe).

Ce qu'on appelle vulgairement les épines du rosier sont à proprement parler des aiguillons.

Les *épines* sont des structures vulnérantes qui résultent de la transformation d'autres organes (**fig. 106**).

Les épines du prunellier (*Prunus spinosa*) ou de l'aubépine (*Crataegus*) sont des petits rameaux indurés, acérés, dont les feuilles réduites disparaissent vite. Les épines du robinier (*Robinia pseudoacacia*) sont des stipules indurées et aiguës.

Une tige qui ne porte ni aiguillons ni épines est *inermes*.

Une tige *aphylle* («sans feuilles», encore une étymologie excessive !) apparaît nue ou à peu près ; généralement, elle porte des nœuds sur lesquels sont insérées des feuilles réduites à de minuscules écailles.

On appelle *scape*, ou *hampe*, une tige dressée réellement aphyllé (elle ne porte réellement pas de feuilles, même réduites, et donc pas de nœuds) qui sépare la partie feuillée de la plante de sa partie florifère (**fig. 105**) ; ce n'est en fait qu'un entrenœud démesuré, spécifiquement distinct des autres.

Le bouquet de fleurs du coucou (la primevère officinale) est porté par un scape.

F - Cladodes de fragon (*Ruscus aculeatus*) : rameaux aplatis, mimant des feuilles. Ils portent en leur milieu des feuilles réduites à des écailles minuscules, non fonctionnelles et des fleurs issues des bourgeons axillaires de ces écailles. **G** - Rhizome tubérisé, chargé de réserves, de *Canna indica* ; il porte des lignes transversales correspondant aux insertions de feuilles (réduites à des écailles non fonctionnelles) rapidement disparues. Sa croissance est sympodiale : chaque élément de rhizome produit, à son sommet, une pousse aérienne ; l'allongement ultérieur du rhizome est assuré par le bourgeon axillaire d'une feuille réduite, écailleuse.

Beaucoup de tiges ne sont pas dressées, leur *géotropisme est nul*. C'est le cas des rameaux *plagiotropes* («à direction transversale»), qui croissent horizontalement ; certains arbres ont une tige dressée, à *géotropisme négatif*, dite *orthotrope* («à direction droite») et des rameaux latéraux *plagiotropes* (**fig. 107**). La combinaison de ces types de croissance des branches détermine le port caractéristique des différentes espèces végétales.

Un jeune plant de caféier produit des axes orthotropes qui portent des rameaux *plagiotropes* florifères ; cette architecture devient moins apparente quand l'arbre vieillit.

L'épicéa a un axe orthotrope unique ; tous ses rameaux secondaires sont *plagiotropes* (**fig. 107**) ; c'est la raison du port caractéristique du sapin de Noël. Si la pointe de sa tige verticale (appelée la flèche) est brisée, sa croissance en hauteur est stoppée ; l'épicéa croît alors en largeur mais non plus en hauteur ; la régénération d'une flèche est toujours incertaine et longue.

il y a des *tiges rampantes* (**fig. 107**) qui courent sur le sol sans s'y enfoncer, mais qui sont incapables de se dresser ou de grimper dans d'autres plantes ; elles ne sont pas nécessairement radicales.

La tige d'*Ipomœa pes-capræ* (Convolvulacées), grand liseron des plages tropicales, s'allonge sur le sable sans jamais se dresser ni produire de racines.

Le lierre terrestre (*Glechoma hederacea*, Labiées) [il ne faut pas le confondre avec le lierre, *Hedera helix*, Araliacées] a des tiges rampantes et radicales, toujours horizontales, qui produisent, au printemps, des rameaux axillaires dressés et florifères.

Les tiges de certaines plantes entièrement ligneuses peuvent être toutes rampantes et plaquées au sol : ce sont en quelque sorte des arbres rampants.

Les saules nains arctiques et des hautes montagnes (*Salix herbacea*, *S. retusa*...), à croissance très lente, sont strictement plaqués au substrat au-dessus duquel les jeunes rameaux ne se dressent jamais. Malgré leur port, leurs branches ne produisent pas de racines adventives.

Les *stolons* (de *Stolo* = rejeton) sont des tiges rampantes, non souterraines, à feuilles réduites et entrenœuds longs, qui produisent à leur extrémité une tige à feuilles développées, semblable à celle dont ils sont issus (**fig. 107**).

Le fraisier est une plante acaule formant une rosette de feuilles ; il émet des stolons qui produisent de petites rosettes à leur extrémité.

Une tige rampante souterraine est appelée *rhizome* (de *Rhizoma* = racine) ; elle ne doit pas être confondue avec une racine, dont elle se distingue par les critères suivants :

- elle porte des feuilles qui sont, selon les cas, soit des écailles non chlorophylliennes (feuilles réduites non fonctionnelles), soit des feuilles vertes développées et fonctionnelles sortant du sol ; si les feuilles ont disparu, le rhizome porte des cicatrices foliaires ;
- dans tous les cas, le rhizome porte les bourgeons axillaires des feuilles, quelles qu'aient été ces feuilles ; ces bourgeons peuvent produire des tiges, aériennes ou souterraines, ou des appareils floraux ;
- son organisation anatomique est celle d'une tige et non pas d'une racine.

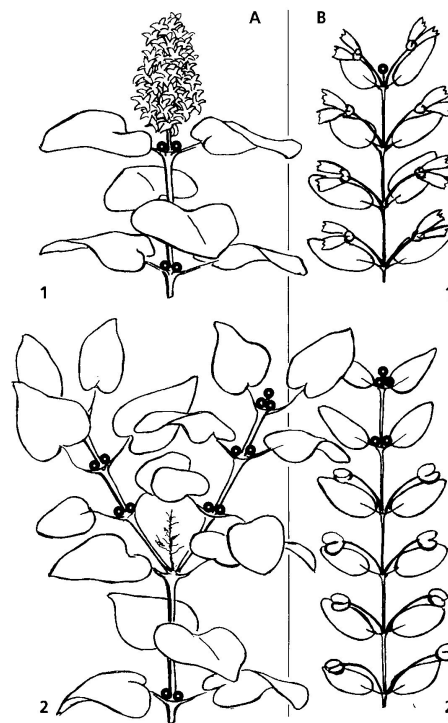


Fig. 108 - Croissance sympodiale, croissance monopodiale (schémas).

A - Croissance sympodiale du lilas. 1 : La floraison printanière est issue du bourgeon terminal, qui de ce fait disparaît. 2 : La croissance se poursuit par le développement de rameaux axillaires issus des bourgeons axillaires de la dernière paire de feuilles. Une même branche, dans sa continuité, est produite par des bourgeons successifs. **B - Croissance monopodiale du chèvrefeuille des haies.** 1 : La floraison est issue des bourgeons axillaires des feuilles ; le bourgeon terminal reste intact. 2 : La croissance se poursuit linéairement par le développement d'un prolongement direct de la branche, issu du bourgeon terminal. Une branche est produite, d'un bout à l'autre, par un même bourgeon. Les bourgeons sont symbolisés par de petits cercles noirs.

Un rhizome tubérisé est épaissi (**fig. 107**) ; ses grosses cellules sont chargées de réserves nutritives (amidon par exemple).

Le rhizome de chiendent, allongé et mince, porte des petites feuilles blanchâtres, à consistance de papier de soie ; de loin en loin, à un nœud, il produit une pousse verticale, aérienne, à longues feuilles vertes, susceptible de fleurir.

Le rhizome d'*Iris* est épais, charnu, tortueux ; c'est un organe de réserve (rhizome tubérisé) ; il porte les cicatrices des feuilles en glaive des années précédentes, disparues.

Ces deux rhizomes sont commercialisés sous le nom inexact de «racines».

Outre les rhizomes, souvent tubérisés, la tige constitue divers organes de réserve dans lesquels des tissus hypertrophiés sont chargés de substances accumulées par la plante lors d'une période de métabolisme trophique intense, et destinées à être utilisées ultérieurement.

Les *bulbes* (de *Bolbos* = bulbe) sont des appareils souterrains constitués d'une tige courte, appelée *plateau*, et de *feuilles charnues* (appelées écailles) appliquées les unes contre les autres ; ce sont les *oignons* du langage familier (voir [fig. 55](#)). Plateau et écailles sont bourrés de substances de réserves.

La tulipe, le narcisse, le lis, l'oignon, l'échalotte, sont munis de bulbes souterrains.

On appelle *corme* (de *Cormos* = tronc, souche) un organe souterrain formé d'une tige courte, épaisse, massive, hypertrophiée, chargée de réserves, protégée par des feuilles écailleuses ou réduites à des fibres ([fig. 106](#)).

Le colchique, le *Crocus* ont des cormes. Le langage populaire (et horticole) parle à tort d'«oignons de *Crocus*».

Les *bulbilles* sont de petits tubercules issus de bourgeons axillaires qui servent à la multiplication par voie végétative ([fig. 106](#)).

Lilium lancifolium, *Begonia evansiana*, portent des bulbilles à la base de leur inflorescence. Les bulbilles de *Saxifraga granulata* sont issues des bourgeons axillaires des feuilles radicales de la plante ; elles se développent juste sous la surface du sol ([voir fig. 2](#)).

Dans l'épi florifère de *Polygonum viviparum*, les fleurs inférieures sont transformées en bulbilles ; les supérieures seules sont des vraies fleurs.

Les *pseudobulbes* de certaines Orchidées épiphytes tropicales sont des rameaux courts, tubérisés, très spécialisés ([fig. 106](#)).

Certaines tiges de plantes tropicales sont transformées en *habitacles à fourmis* ; elles sont renflées, creuses et perforées de petits orifices permettant à leurs hôtes d'y pénétrer.

Les *Myrmecodia* (Rubiacees) sont des épiphytes tropicales dont la tige est au moins aussi large que haute ; elle est creusée de cavités irrégulières où viennent s'installer des fourmis ; ces cavités existent même si la plante est cultivée en l'absence d'insectes.

Le bois-canon d'Amérique tropicale (*Cecropia*, Moracées) est un arbre dont les rameaux ont des entrenœuds creux, et perforés, sous chaque nœud, d'un petit trou ; l'entrenœud est habité par une colonie de fourmis.

La tige renflée, juteuse, de nombreuses *plantes grasses* est constituée de tissus hypertrophiés, chargés d'une réserve d'eau ; ce sont des *tissus aquifères*, qui répondent à une nécessité vitale chez ces plantes vivant dans des régions arides. Ces tiges méconnaissables, caractéristiques des plantes cactiformes, peuvent être considérées comme des tubercules aquifères ([fig. 106](#)).

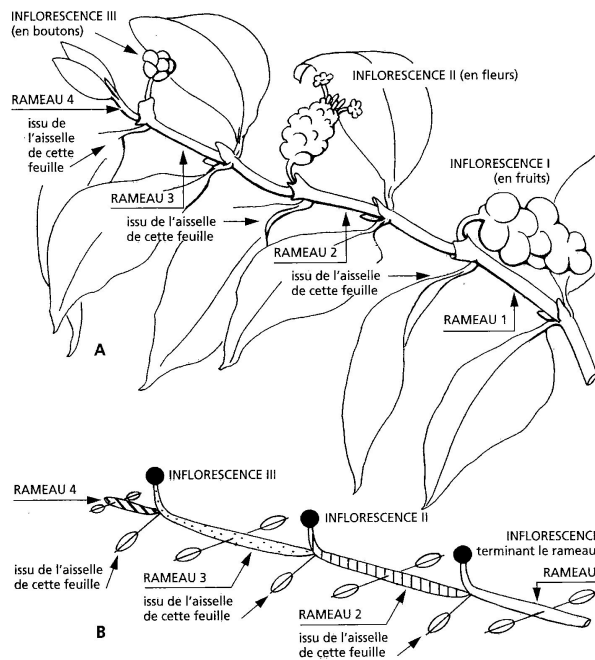


Fig. 109 - Rameau à croissance sympodiale. *A* - une Rubiacée tropicale, *Morinda citrifolia*. *B* - le même rameau transcrit schématiquement ; chaque article de tige issu d'un bourgeon axillaire est distingué par un figuré particulier. Le rameau s'édifie par superposition d'articles successifs terminés chacun par une inflorescence. Chacun de ces articles est un rameau axillaire issu du bourgeon axillaire de la dernière feuille de l'article précédent ; ces rameaux axillaires se développent dans le prolongement de la tige qui semble continue.

Des représentants de diverses familles, Cactées, Asclépiadacées, Euphorbiacées, ont des appareils végétatifs très comparables, réduits à des organes massifs gorgés d'eau.

Certaines plantes ont des *tiges volubiles* qui s'enroulent autour d'un support. Le mouvement hélicoïdal du sommet de la tige accompagne sa croissance (**fig. 107**).

Les liserons, le houblon, le haricot grimpant, ont des tiges volubiles.

L'allongement de la tige s'effectue, selon les cas, suivant deux modalités.

- Il peut résulter du fonctionnement du bourgeon terminal, qui se perpétue ; la tige s'accroît par son sommet et produit des fleurs à partir de ses bourgeons axillaires (**fig. 108**). Ce fonctionnement correspond à la *croissance monopodiale* (de *Pous* = pied, la progression de la tige est le fait d'un seul bourgeon) ; l'unique bourgeon terminal est responsable de la production de la tige, de bout en bout.
- L'autre modalité est la *croissance sympodiale* (*sym-* = avec) ; le bourgeon terminal produit un appareil floral et par conséquent disparaît. L'allongement de la tige est alors assuré par la croissance d'un bourgeon axillaire qui prend le relais. La tige est ici constituée d'articles successifs issus de *bourgeons différents* ; chaque article est terminé par une inflorescence (**fig. 108 et 109**).

Plantes à croissance monopodiale : - La tige volubile du liseron s'accroît par son sommet ; ses fleurs sont axillaires. - La rosette du coucou (*Primula veris*) s'accroît par son bourgeon terminal, situé en son centre ; ses inflorescences sont axillaires. - Les rameaux longs de cerisier ou de poirier croissent par leur bourgeon terminal, ils sont monopodiaux. - La tige rampante-radicante de la lysimaque nummulaire s'allonge par son bourgeon terminal, ses fleurs sont axillaires.

Plantes à croissance sympodiale : chez le lilas, la boule-de-neige, le troène, le cognassier, les fleurs apparaissent au sommet des rameaux, dont l'allongement ultérieur sera assuré par le développement de nouveaux rameaux issus de bourgeons axillaires portés par le rameau, au-dessous des fleurs.

Ces deux types de croissance correspondent à deux modes bien distincts d'édification de l'individu végétal, et sont caractéristiques des espèces. Ils contribuent à donner aux plantes leur physionomie spécifique.

Les modalités de la croissance, dans lesquelles interviennent position des appareils floraux, rythmes de croissance et modes de ramification, permettent de définir des *modèles architecturaux* décrits d'abord chez les végétaux ligneux. On distingue environ vingt-cinq de ces modèles.

Par l'identification du modèle architectural auquel appartient une espèce, on accède à la connaissance de la dynamique de son développement, de son comportement morphobiologique et de ses stratégies de survie dans la population naturelle.

L'assimilation chlorophyllienne, fonction essentiellement assurée par les feuilles, l'est aussi, mais à un degré moindre, par les tiges ; beaucoup d'entre elles sont en effet *chlorophylliennes*. Dans le cas des plantes dites aphylls, la tige tient seule ce rôle : les feuilles, toutes réduites et non fonctionnelles, trop fugaces ou démunies de chlorophylle, ne peuvent alors assurer les synthèses carbonées nécessaires à la plante.

De nombreuses plantes grasses ont des tiges hypertrophiées et des feuilles atrophiées ; les tiges grasses, succulentes («gorgées de suc»), assurent seules la fonction chlorophyllienne (**fig. 106**).

Le papyrus des anciens Egyptiens, grande herbe des marais africains, a des feuilles réduites à des gaines non assimilatrices, à la base de ses hautes tiges dressées (**fig. 1**) ; la fonction foliaire est tenue par ses seules tiges et les rameaux de l'inflorescence, souvent stérile, qui forment un bouquet à leur sommet.

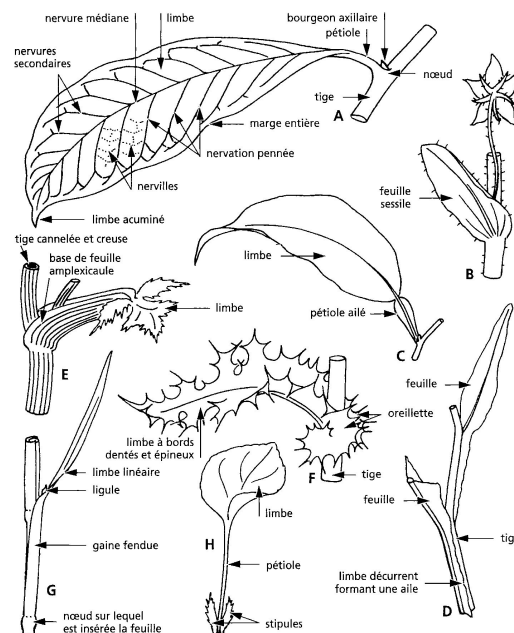


Fig. 110 - La feuille. **A** - Feuille d'avocatier (*Persea americana*). **B** - Feuille sessile (sans pétiole) de bourrache. **C** - Feuille de *Citrus aurantifolia*, à pétiole ailé. **D** - Feuilles prolongées vers le bas par des ailes de décurrence (limbe décurrent) le long de la tige (grande consoude, *Symphytum officinale*). **E** - Feuille amplexicaule : sa base entoure la tige. Le limbe de cette feuille caulinale est réduit ; elle axille un rameau florifère (grande berce, *Heracleum sphondylium*). **F** - Feuille à oreillettes embrassant la tige et à marges épineuses (laiteron, *Sonchus asper*). **G** - Feuille linéaire engainante de *Poa annua*. **H** - Feuille stipulée de violette (*Viola odorata*).

Il arrive que des rameaux modifiés tiennent le rôle des feuilles et en prennent même la physionomie (**fig. 107**) ; souvent aplatis, à organisation dorsiventrals, ils sont appelés *cladodes* (de *Clados* = rameau, branche)

Le fragon (petit-houx) porte sur ses branches des cladodes aplatis, terminés en pointe acérée et parcourus par une nervure médiane, tout à fait semblables à des feuilles ; mais ils portent en leur milieu une minuscule écaille (feuille non fonctionnelle) à l'aisselle de laquelle est situé un bourgeon qui peut produire une fleur : malgré son apparence, cet organe est bien un rameau feuillé et florifère.

Les *Asparagus*, y compris l'asperge comestible, n'ont pas de feuilles fonctionnelles ; leurs tiges portent des bouquets de cladodes correspondant à des rameaux d'inflorescences non florifères, qui miment des feuilles. Les feuilles elles-mêmes sont de minuscules écailles translucides.

La feuille

La feuille est portée par une tige sur laquelle elle s'insère au niveau d'un nœud. C'est un *organe plan*, étalé transversalement au sens d'allongement de la tige, et qui admet un *plan de symétrie* : elle a un côté droit et un côté gauche ; corrélativement, son organisation est *dorsiventrals*, ses deux faces, supérieure et inférieure, sont dissemblables (voir [fig. 66](#)).

La feuille est typiquement le siège de la *photosynthèse*, qui assure la nutrition carbonée de la plante par la synthèse de glucides à partir du gaz carbonique atmosphérique, utilisant l'énergie lumineuse ; une feuille n'est fonctionnelle que dans la mesure où elle est exposée à la lumière. Au cours de la photosynthèse, la feuille absorbe du gaz carbonique et émet de l'oxygène ; la feuille est donc l'organe privilégié des *échanges gazeux* métaboliques, résultant aussi bien de la photosynthèse, que de la respiration et de la transpiration.

Cette description de la feuille, vérifiée dans la grande majorité des cas, admet cependant de nombreuses exceptions. Nous avons vu l'importance de la feuille, sous des aspects multiples, dans l'édification de la plante. Sous la présente rubrique, nous n'envisagerons que les feuilles au sens commun et leurs modifications ; nous laisserons à part les pièces florales, bien que leur nature profonde soit foliaire également.

Une feuille comporte typiquement un *pétiole* (de *Petiolus* = petit pied), intermédiaire entre le *limbe* (de *Limbus* = coin, rebord) et la tige. Le pétiole est une partie étroite, cylindrique, semi-cylindrique ou en gouttière, qui s'élargit à sa base en continuité avec la tige, et s'épanouit à son sommet en un limbe étalé ([fig. 110](#)).

Le limbe est une lame verte, dorsiventrals, parcourue de *nervures* qui constituent un réseau continu dont le motif est caractéristique de l'espèce considérée et dans lequel circulent les sèves. La face supérieure du limbe peut être plane ou sillonnée de *nervures imprimées* (en creux) ; à la face inférieure, les nervures sont souvent *saillantes* (en relief).

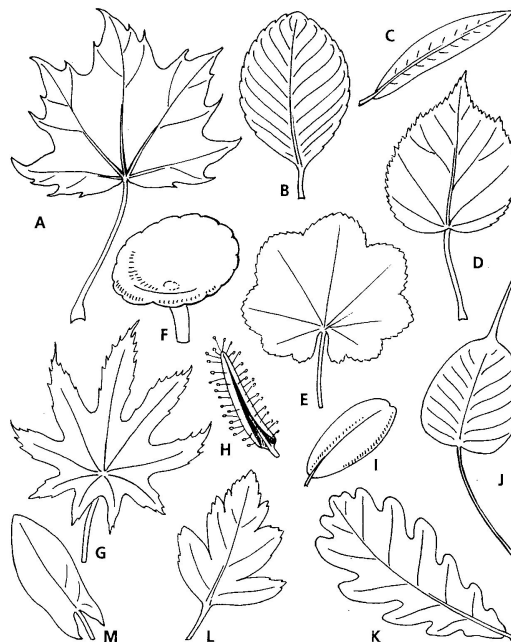


Fig. 111 - Feuilles simples. Leur limbe forme une lame continue, à marges entières ou diversement échancrées. **A** - Feuille lobée à nervation palmée (érable, *Acer platanoides*). **B** - Feuille ovale, dentée, obtuse au sommet, à nervation pennée (maté, *Ilex paraguariensis*). **C** - Feuille lancéolée, entière, à nervation pennée (olivier). **D** - Feuille cordiforme, dentée en scie, aiguë au sommet ; limbe 5-nervé à la base (tilleul, *Tilia cordata*). **E** - Feuille orbiculaire, lobée et dentée, à nervation palmée (alchémille, *Alchemilla glabra*). **F** - Feuille peltée (le pétiole n'est pas inséré au bord du limbe, mais près de son centre) à marge crénelée (nombril de Vénus, *Umbilicus rupestris*). **G** -

Feuille lobée et peltée (ricin). **H** - Feuille à marges enroulées, ciliées-glanduleuses ; la face inférieure de la feuille est cachée sous les bords rabattus (bruyère, *Erica tetralix*). **I** - Feuille émarginée (le sommet forme un angle rentrant) de buis. **J** - Feuille longuement acuminée (son sommet est prolongé en un long acumen effilé) et à marge entière (banyan, *Ficus religiosa*). **K** - Feuille à marges sinuées (chêne, *Quercus petraea*). **L** - Feuille à marges incisées, comme aux ciseaux (aubépine, *Crataegus monogyna*). **M** - Feuille sagittée (en fer de flèche, munie de deux oreillettes triangulaires qui prolongent la base du limbe) (oseille sauvage, *Rumex acetosa*).

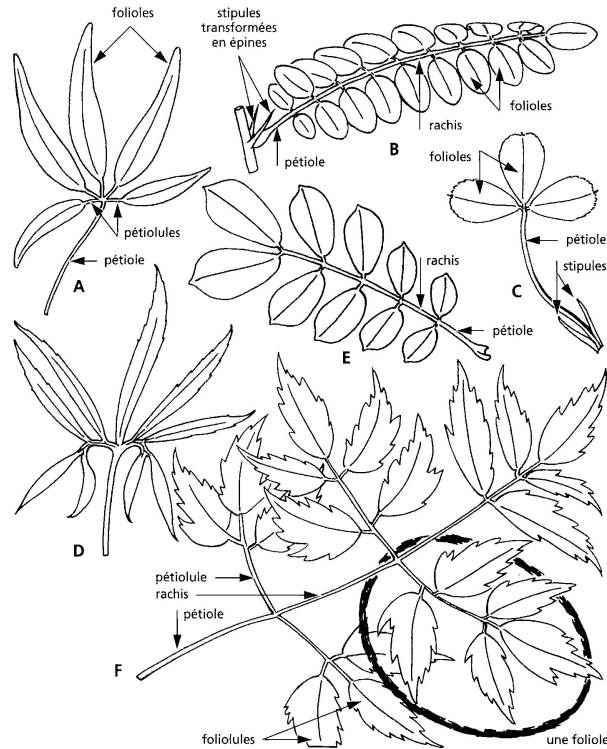


Fig. 112 - Feuilles composées. Leur limbe est fractionné en éléments distincts, les folioles, diversement disposés selon les espèces. **A** - Feuille composée palmée (= digitée) de gaillier (*Vitex agnus-castus*). **B** - Feuille pennée à folioles en nombre impair (feuille imparipennée) : il y a une foliole terminale («acacia», *Robinia pseudoacacia*). **C** - Feuille trifoliolée ; chaque foliole est terminée par une petite arête qui prolonge la nervure médiane (trèfle, *Trifolium repens*). **D** - Feuille pédalée : les folioles ne sont pas insérées au même point ; à partir de la foliole médiane (ou terminale), chaque base de foliole porte la foliole suivante (*Helleborus foetidus*). **E** - Feuille pennée à folioles en nombre pair (feuille paripennée), sans foliole terminale (*Cassia italica*). **F** - Feuille bipennée ; chaque foliole est elle-même décomposée en foliolules (*Melia azederach*).

Typiquement, le limbe est vert (il est chlorophyllien), mais certaines feuilles sont diversement marbrées de blanc (par absence de chlorophylle en certains endroits, ou par présence de bulles d'air...) ou de rougeâtre en raison de la superposition de pigments rouges à la chlorophylle. La feuille est *discolore* si ses deux faces sont de teintes différentes ; la face inférieure est souvent d'un vert plus pâle, en raison de la présence du parenchyme lacuneux aux cavités pleines d'air, ou rougeâtre. Si ses deux faces ont la même couleur, la feuille est *concolore*.

Beaucoup de feuilles sont revêtues de *poils* (ou *trichomes*, de *Thrix* = poil) qui leur donnent un aspect, une texture bien particuliers et que des mots spécifiques décrivent. Un revêtement pileux est un *indumentum* ou *indument* («vêtement»).

Une feuille (ou un organe quelconque) :

- *pubescente* porte des poils courts et souples, doux au toucher ;
- *villose*, des poils longs et mous ;
- *tomenteuse*, des poils courts, denses et plutôt rigides ;
- *hispide*, de longs poils raides ;
- *laineuse*, de longs poils souples et frisés.

Certaines sont *punctuées* de points, sombres ou translucides, qui sont par exemple des glandes ou des poches à essences, incluses dans les tissus du limbe.

Le pétiole peut être nul, la feuille est alors *sessile*, comme celle du millepertuis (de *sessilis* = bien assis : l'organe n'est pas porté par un réceptacle ténu) ; s'il est bordé de lames comparables à de petits limbes, il est *ailé* (citronnier) (**fig. 110**). La forme du limbe est extrêmement variée dans sa silhouette, son intégrité, le dessin de ses marges et de son sommet ; un grand choix d'adjectifs précis permettent de la décrire.

Si le limbe se prolonge le long de la tige, au-dessous du nœud, sous forme de membranes vertes qui courent sur l'entrenœud, la feuille est *décurrente* (de *Decurro* = descendre en courant) ; ces membranes sont des *ailes de décurrente* (grande consoude). Si la base de la feuille, au niveau de son insertion, entoure la tige, elle est *embrassante* ou *amplexicaule* (persil) (*Amplecto* = embrasser) ; le limbe, sessile, peut être dilaté en *oreillettes* embrassant la tige, sans y adhérer (*Sonchus*), (**fig. 110**).

La feuille peut former à sa base une *gaine*, cylindrique ou fendue, qui entoure l'entrenœud sur une certaine hauteur, au-dessus du nœud (Graminées, oseille). Cette gaine peut se prolonger au-delà de l'individualisation du limbe, en une languette appelée *ligule* (chez les Graminées, les Cypéracées, **fig. 110**) (diminutif de *Lingua* = langue) ; la ligule est parfois réduite à une rangée de poils, et éventuellement absente.

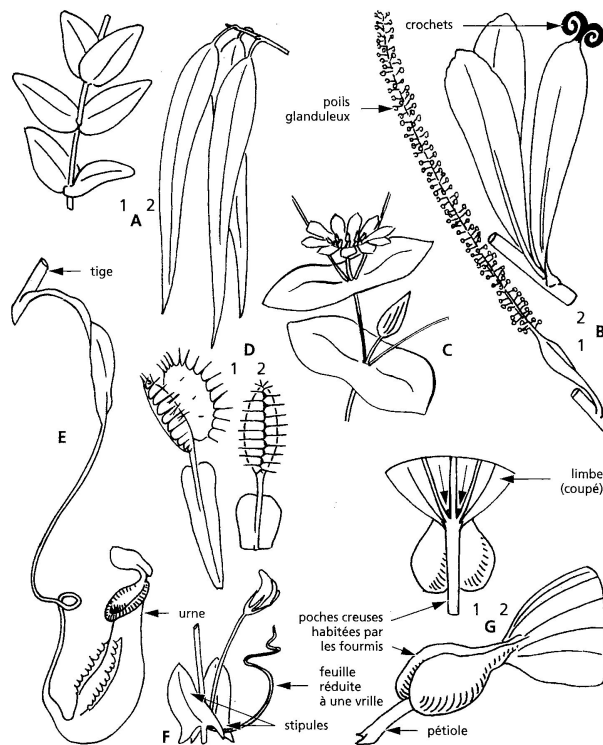


Fig. 113 - Feuilles spécialisées. **A** - *Eucalyptus globulus* ; l'arbre jeune porte des feuilles courtes, sessiles, opposées (1) ; les feuilles de l'arbre adulte sont longues, pétiolées, alternes (2). **B** - *Triphyophyllum peltatum* (liane de la forêt africaine) ; à l'état juvénile, la plante produit des feuilles du type (1), terminées par une longue grappe de petites glandes ; adulte, elle porte des feuilles non spécialisées accompagnées de feuilles terminées par de puissants crochets grâce auxquels elle s'agrippe aux arbres (2). **C** - Feuilles perfoliées de *Blackstonia perfoliata* ; les deux feuilles d'une même paire sont unies par leurs bases et forment une collerette en cupule entourant la tige. **D** - *Dionaea muscipula*, plante carnivore dont les feuilles sont susceptibles de mouvements thigmonastiques. En (1), le limbe charnu et épineux est épanoui ; le frôlement de sa face interne par une petite proie provoque sa fermeture ; en (2), le limbe est refermé sur une proie destinée à être digérée. **E** - Feuille à urne de *Nepenthes* (plante carnivore) ; le pétiole, ailé à sa base, se prolonge en une vrille terminée par une urne creuse où sont capturées de petites proies. **F** - La feuille de *Lathyrus aphaca* est réduite à une vrille simple. Les stipules, grandes, assurent l'assimilation chlorophyllienne, remplaçant ainsi fonctionnellement la feuille. **G** - Les habitacles à fourmis de *Tococa guianensis*. A la base du limbe, la feuille porte deux ampoules creuses où s'installent les fourmis ; elles y pénètrent par deux petits orifices (indiqués par les flèches) ouverts entre les

nervures à la face inférieure du limbe ; (1), habitacles à fourmis vus de dessous, montrant les orifices d'accès ; (2), vus de profil. Seule la base du limbe est représentée (voir aussi les [fig. 80](#) et [88](#)).

Les *stipules* (de *Stipula* = tige, chaume de Graminée ; note : les feuilles des Graminées ne sont pas stipulées !) sont des appendices que la feuille porte, de part et d'autre de son insertion sur la tige, au niveau du nœud ([fig. 110](#)). Elles peuvent être plus ou moins développées, vertes ou scarieuses ³¹, entières ou divisées, épineuses ou unies deux à deux ; elles manquent totalement chez les représentants d'un bon nombre de familles.

La *nervation* du limbe est *pennée* (de *Penna* = plume) si une seule nervure principale, la *nervure médiane*, porte un double rang de nervures secondaires ([fig. 110](#) et [111](#)). Elle est *palmée* (de *Palma* = paume de main) si plusieurs nervures principales divergent directement du sommet du pétiole ([fig. 111](#)). Une feuille est *peltée* (de *Peltè* = bouclier) lorsque son pétiole s'insère au milieu du limbe et non pas sur son bord ([fig. 111](#)) : elle est en parapluie ; le limbe est alors parcouru de nervures qui rayonnent à partir du sommet du pétiole. Malgré ces organisations palmées ou peltées, la feuille conserve sa symétrie bilatérale, moins évidente, mais on peut encore reconnaître la nervure médiane.

La ou les nervures principales sont en continuité directe avec la vascularisation du pétiole. Les nervures principales portent latéralement des *nervures secondaires* qui portent elles-mêmes des *nervilles* très fines et anastomosées ([fig. 110](#)). Chez certaines plantes, les nervures secondaires se connectent deux à deux en arcs le long de la marge du limbe.

Le limbe *simple* forme une lame unique continue ([fig. 111](#)). La feuille est *composée* si elle est constituée de plusieurs *folioles* semblables chacune à une petite feuille ([fig. 112](#)) ; dans ce cas, la foliole se distingue d'une feuille en ce qu'elle n'est pas insérée sur une tige mais sur un pétiole ou son prolongement, et qu'elle n'est donc pas associée à un bourgeon axillaire. Ce prolongement du pétiole qui porte des folioles sur les deux côtés s'appelle un *rachis* (de *Rachis* = aspérité, épine dorsale). Selon la disposition des folioles, on distingue des feuilles *composées-pennées* et des feuilles *composées-palmées*.

Les folioles peuvent être elles-mêmes composées de *foliolules*. On parlera alors de feuilles bipennées ([fig. 112](#)) ou tripennées (si les foliolules sont elles-mêmes composées).

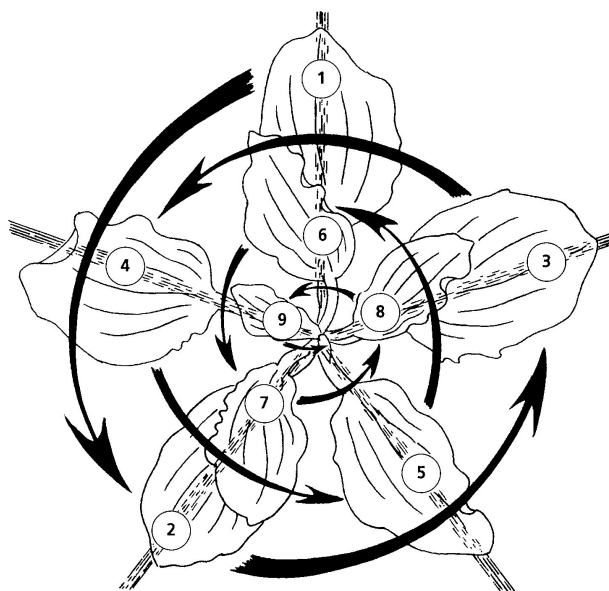


Fig. 114 - Phyllotaxie — I. Disposition des feuilles d'une rosette de plantain (*Plantago major*).

Les feuilles (numérotées dans l'ordre de leur apparition) se développent successivement dans un ordre et à des emplacements définis.

Deux feuilles successives sont séparées par un angle constant, égal à 144° , c'est-à-dire aux $\frac{2}{5}$ de la circonférence : on dit que la phyllotaxie du plantain est de $\frac{2}{5}$. Les feuilles apparaissent l'une après l'autre, selon une hélice ; en joignant 6 feuilles successives, on trace deux tours de cette hélice : la 6^e feuille est superposée à la 1^{ère}, il y a cinq emplacements d'apparition des feuilles (indiqués sur le schéma par les lignes rayonnantes hachurées) ; deux feuilles qui s'y superposent sont toujours les

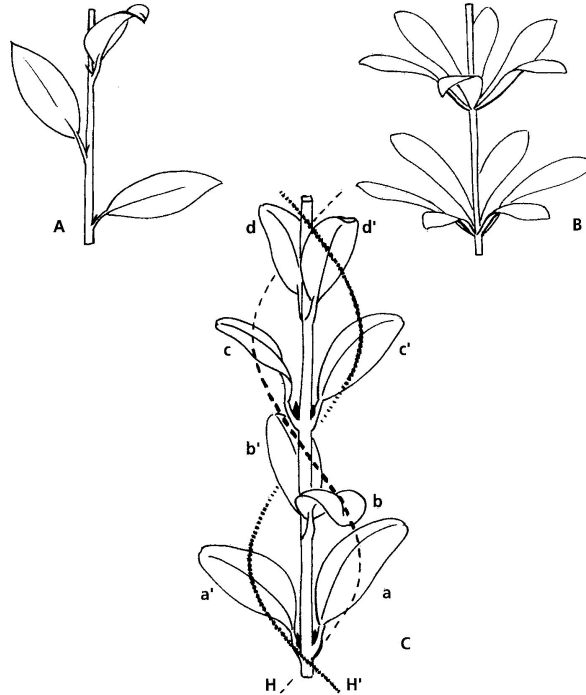
feuilles numérotées n et $n+5$. Ces lignes le long desquelles se superposent les feuilles sont les orthostiques. Cette disposition résulte du fonctionnement de deux centres générateurs dans le bourgeon : voir la [fig. 116](#), explicitant la phyllotaxie de même type, chez *Prunus lusitanica*.

Fig. 115 - Phyllotaxie — II. Disposition des feuilles le long des tiges.

A - Feuilles alternes : une feuille à chaque nœud (*Cotoneaster*).

B - Feuilles verticillées : plusieurs feuilles insérées au même niveau, disposées en une couronne, à chaque nœud (gaillet).

C - Feuilles opposées : deux feuilles, face à face, à chaque nœud (chez le buis).



La phyllotaxie du buis (*Buxus sempervirens*).

Les feuilles sont opposées-décussées : chaque paire forme, avec la précédente, un angle de 90° ; les feuilles sont disposées en 4 rangées verticales (4 orthostiques).

Le méristème du bourgeon apical différencie simultanément les deux feuilles d'une même paire, sous forme de deux ébauches diamétralement opposées ; la paire suivante apparaît sur un diamètre perpendiculaire au précédent, et ainsi de suite. On admet que l'impulsion morphogénétique se déplace de 90° , au sein du méristème, dans un sens défini ; chaque feuille d'une paire a son homologue dans la paire suivante ; les feuilles homologues se succèdent en ordre hélicoïdal : le plus souvent, l'impulsion morphogénétique tourne régulièrement.

Géométriquement, on peut tracer les deux hélices parallèles sur lesquelles se distribuent les feuilles ; chaque hélice passe par une feuille de chaque paire. L'hélice H suit la séquence des feuilles a-b-c-d, l'hélice H', celle des feuilles a'-b'-c'-d'.

La feuille c est immédiatement superposée à a', deux entrenœuds plus haut ; mais elle se situe dans la séquence de l'autre hélice.

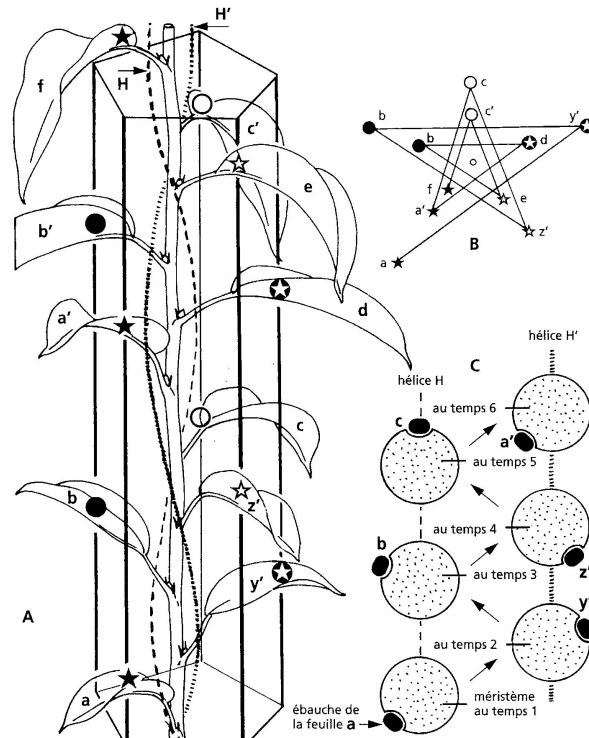


Fig. 116 - Phyllotaxie — III. Disposition des feuilles du laurier du Portugal (*Prunus lusitanica*). Explication géométrique de la disposition des feuilles. L'éparpillement des feuilles le long du rameau n'est qu'apparent, leurs emplacements sont rigoureusement définis. La phyllotaxie est de $2/5^{\text{es}}$, comme chez le plantain (fig. 114) ; mais chez ce dernier les feuilles sont portées par une tige subnulle tandis qu'ici les entrenœuds sont longs. **A** - Les feuilles sont disposées selon deux hélices théoriques parallèles, **H** et **H'**. Les feuilles successives sont alternativement situées sur l'une puis sur l'autre de ces hélices. De bas en haut, le long du rameau, on trouve la séquence [feuille **a**/hélice **H**] - [feuille **y'**/hélice **H'**] - [feuille **b**/hélice **H**] - etc. La feuille **a'** (située sur **H'**) est exactement superposée à la feuille **a** (située sur **H**) et en est séparée par 5 entrenœuds. La feuille **f** (sur **H**) est superposée à **a** et **a'** : chaque hélice fait un tour complet en 10 entrenœuds, et porte 5 feuilles sur cette distance. Les feuilles **a**, **a'** et **f** sont sur la même ligne verticale, ligne qu'on pourrait appeler "génératrice" du rameau ; cette ligne est une orthostique. Les feuilles **y'** et **d** définissent une autre orthostique ; le long du rameau, les feuilles sont réparties sur 5 orthostiques. Les feuilles sont situées aux points où les hélices coupent les orthostiques. **B** - Projection sur un plan des feuilles successives du rameau. Deux feuilles successives forment entre elles un angle de 144° , soit $2/5$ de la **circonférence**. **C** - La position des ébauches des feuilles successives dans le méristème du bourgeon apical du rameau (schéma). La plupart des plantes à feuilles alternes ont une phyllotaxie de ce type.

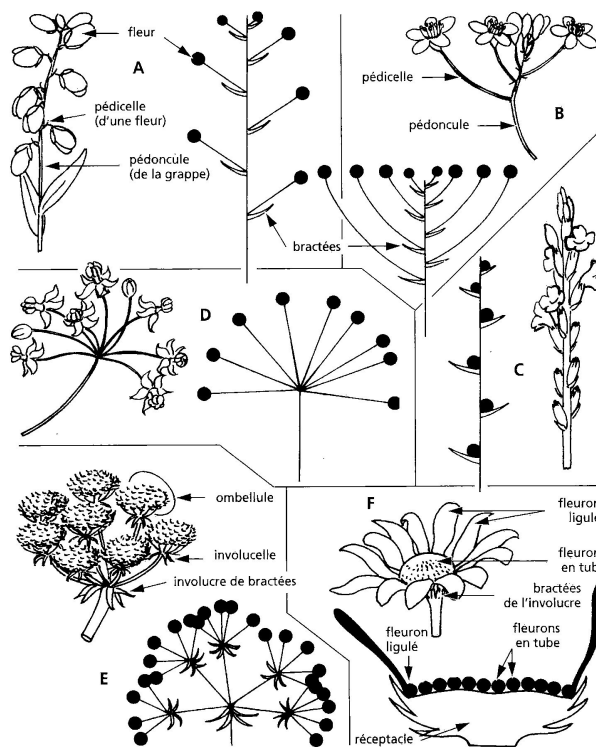


Fig. 117 - Inflorescences : la grappe et ses variantes ; l'ombelle et le capitule. A - Grappe (*Polygala vulgaris*). B - Corymbe (bois de Sainte-Lucie, *Prunus mahaleb*). C - Épi (petite verveine officinale (inodore), *Verbena officinalis*). D - Ombelle simple (*Asclepias curassavica*). E - Ombelle composée (*Crithmum maritimum*). F - Capitule (marguerite, *Leucanthemum vulgare*).

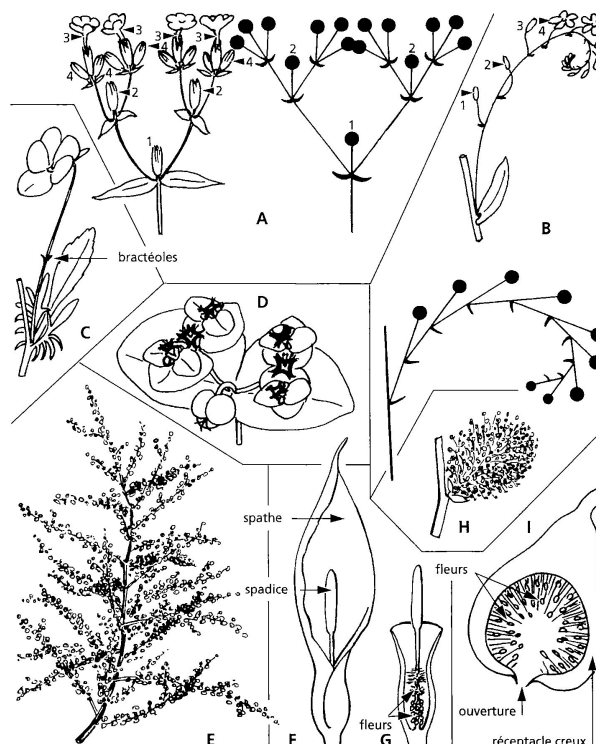


Fig. 118 - Différents types d'inflorescences. A - Cyme bipare (*Centaurea erythræa*) et son interprétation schématique. La fleur 1 termine la tige ; deux pédicelles florifères se développent dans l'aisselle des deux feuilles bractéales ; ils se terminent par les deux fleurs de rang 2 ; deux pédicelles florifères se développent dans l'aisselle des bractées de chaque fleur de rang 2, produisant les fleurs de rang 3... Les ramifications florifères apparaissent symétriquement. B - Cyme unipare «scorpioïde» (= en queue de scorpion) de *Myosotis sylvatica* et son interprétation

schématique. La fleur 1 termine le rameau ; un pédicelle florifère apparaît dans l'aisselle de sa bractée, il se termine par la fleur 2... C - Fleur solitaire de pensée (Viola tricolor). Le pédoncule porte deux bractéoles ; leurs bourgeons axillaires ne se développent pas. D - Cyathe d'euphorbe ; c'est une cyme bipare dans laquelle les bractées sont développées et miment parfois des enveloppes florales. Les fleurs, minuscules, unisexuées et toujours associées à des glandes, occupent des positions définies en fonction de leur sexe. E - Panicule de manguier : grappe complexe rameuse. F - Inflorescence de gouet (Arum maculatum) ; la spathe (grande bractée) enveloppe le spadice qui porte les petites fleurs. G - Spadice de gouet débarrassé de sa spathe. Il porte des fleurs mâles et des fleurs femelles dans sa partie inférieure. H - Chaton de saule (Salix caprea) ; ici, un épi de fleurs mâles ; un autre arbre porte des chatons femelles. I - La figue (fruit de Ficus carica) est une inflorescence ; les nombreuses fleurs minuscules sont contenues dans un réceptacle creusé en poche, mais qui reste ouvert par un pore entouré de bractées en écailles. La figue est l'homologue d'un capitule qui serait invaginé.

Tous les qualificatifs décrivant le contour ou le revêtement des feuilles peuvent être attribués à d'autres organes (pièces florales, fruits ...).

La disposition des feuilles sur la tige n'est jamais quelconque ; elle répond aux règles de la *Phyllotaxie* («ordonnancement des feuilles») qui expriment, dans l'architecture même du végétal, le mode de fonctionnement du méristème producteur (fig. 51, 114, 115 et 116). Les feuilles sont *alternes* (une seule à chaque nœud), *opposées* (deux, face à face, à chaque nœud) ou *verticillées* (trois ou plus, disposées en couronne, à chaque nœud) (fig. 115).

D'un nœud au suivant, deux feuilles ne sont jamais placées l'une au-dessus de l'autre, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas placées sur la même génératrice si l'on assimile la tige à un cylindre ; elles forment entre elles un *angle défini* (fig. 114 et 116). Dans le bourgeon producteur, les ébauches des feuilles de chaque nœud apparaissent à la périphérie du méristème, décalées de cet angle par rapport aux ébauches foliaires du nœud précédent (fig. 116). Ce décalage se produit dans un sens défini pour un bourgeon donné : certains bourgeons «tournent à gauche», d'autres, à droite. Pendant la production d'une ébauche foliaire, la partie du méristème qui avait produit l'ébauche du nœud précédent se reconstitue et redevient apte à produire une nouvelle ébauche au niveau d'un des nœuds ultérieurs.

Si deux feuilles successives paraissent parfois superposées, il faut rechercher une torsion d'un pétiole ou de l'entrenœud qui donne cet aspect trompeur.

Les feuilles occupent donc des emplacements rigoureusement définis ; elles se succèdent le long d'*hélices* théoriques qui se déroulent le long de la tige et qui ne sont matérialisées que par les feuilles qui les jalonnent (fig. 114, 115 et 116). Le pas de l'hélice est variable, les spires sont resserrées sur les tiges à entrenœuds courts (fig. 114), étirées lorsque les entrenœuds sont longs (fig. 116). L'angle séparant deux feuilles successives le long d'une même hélice est constant chez une plante donnée ; chaque espèce fonctionne selon un mode de phyllotaxie défini.

Corrélativement, la phyllotaxie conditionne la disposition des rameaux puisqu'ils sont issus des bourgeons axillaires des feuilles ; à ce titre, elle est l'un des facteurs responsables de l'architecture et du port des plantes. La disposition des pièces florales peut être la même que celle des feuilles : comparer les fig. 114 et 126.

3 - LA FLEUR ET L'APPAREIL FLORAL

L'inflorescence

L'inflorescence est un groupe de fleurs parmi lesquelles il n'y a pas de feuilles autres que bractéales.

On appelle *pédoncule* le rameau qui porte une fleur unique ou une inflorescence ; dans une inflorescence, les ramifications ultimes des branches, celles qui portent les fleurs, sont nommées *pédicelles*.

La fleur peut être *terminale* (issue d'un bourgeon terminal) ou *axillaire* (issue d'un bourgeon axillaire). Ces dernières se développent à l'aisselle d'une feuille dont la particularité est d'abriter une fleur dans son aisselle, c'est une *bractée* ; elle est généralement différente des feuilles végétatives. Le pédicelle d'une fleur porte souvent des *bractéoles*, petites bractées dont les bourgeons axillaires ne se développent généralement pas en fleurs. Les bractées peuvent être vertes

comme les autres feuilles, ou membraneuses comme du papier de soie, ou encore colorées comme des pétales... L'arrangement des fleurs permet de reconnaître divers types d'inflorescences.

La *grappe*, appelée aussi *racème* (**fig. 117**) : les fleurs, pédicellées, sont portées directement par le rameau principal ; elle peut être dressée ou pendante. Les fleurs les plus jeunes sont vers le sommet de l'axe : la floraison est dite *acropète* (de *Acron* = sommet et *Peto* = chercher, aller vers) ou *basifuge* (de *Basis* = base et *Fugo* = fuir).

L'*épi* (**fig. 117**) est une grappe dont les fleurs sont *sessiles* (sans support intermédiaire entre la tige et l'organe, ici sans pédicelle). Le *chaton* (**fig. 118 et 128**) est un épi portant des fleurs incomplètes (sans pétales, ou unisexuées par exemple). L'*épillet* (**fig. 125**) est un petit groupe de fleurs très incomplètes, enveloppées dans des bractées scarieuses, formant l'unité élémentaire dont sont constituées les inflorescences de certaines plantes (les Graminées et les Cypéracées).

Le *corymbe* (**fig. 117**) est une grappe dont les fleurs se disposent à peu près sur un plan en raison de l'inégalité de longueur des pédicelles des fleurs qui le composent : les fleurs inférieures sont portées par des pédicelles plus longs que ceux des fleurs supérieures.

La *panicule* (**fig. 118**) est une grappe composée : le rameau principal porte des grappes de fleurs. La panicule est donc une grappe de grappes ; la grappe peut être *plusieurs fois composée*, les fleurs sont alors portées par des rameaux d'ordre 3, 4, *n*.

Dans l'*ombelle* (**fig. 117**), les rameaux florifères, tous égaux, partent d'un même point. L'ombelle est *composée* quand les rameaux d'ordre 1 portent non pas des fleurs mais des *ombellules*. Les bractées des *rayons de l'ombelle*, lorsqu'elles existent, constituent une collerette appelée *involucre*.

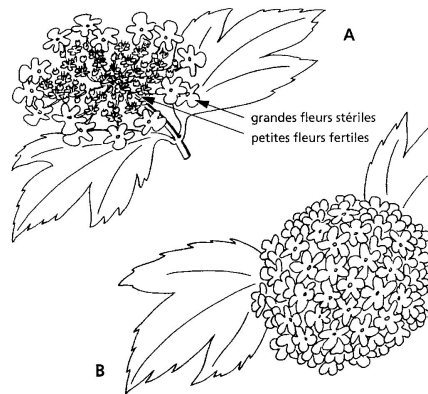


Fig. 119 - L'inflorescence de la boule-de-neige (*Viburnum opulus*). *A - Forme naturelle, sauvage.* L'inflorescence est fonctionnelle : quelques grandes fleurs stériles sont disposées à la périphérie de l'inflorescence, elles jouent un rôle attractif à l'égard d'insectes qui, ainsi, repèrent le tapis de petites fleurs fertiles dont ils favorisent la fécondation. *B - Boule-de-neige des jardins.* C'est une forme horticoles, monstrueuse, dans laquelle toutes les fleurs de l'inflorescence sont grandes et stériles. La plante n'a aucun fonctionnement sexuel, elle est castrée et ne pourrait survivre sans les soins du jardinier.

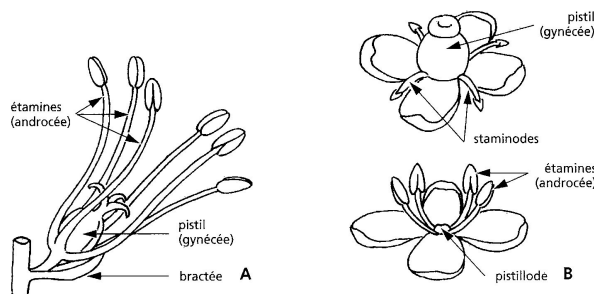


Fig. 120 - Fleurs incomplètes. *A - Fleur hermaphrodite nue (= achlamydée, sans périanthe) de Saururus cernuus.* *B - Fleurs unisexuées de houx (Ilex aquifolium).* Chaque individu ne porte qu'une seule sorte de fleurs, l'espèce est dioïque. Les fleurs sont unisexuées par avortement d'un sexe. **En haut**, fleur femelle : le pistil est fonctionnel ; l'androcée est représentée par des staminodes (étamines vestigiales non fonctionnelles). **En bas**, fleur mâle : les étamines sont fonctionnelles ; le gynécée est représenté par un pistillode (pistil vestigial non fonctionnel).

Fig. 121 - Rose prolifère : fonctionnement tératologique du méristème produisant la fleur. Après différenciation des sépales (plus ou moins foliacés ici) et des pétales, le méristème a repris graduellement une activité végétative ; un rameau feuille se développe à partir du cœur de la fleur.



Le capitule (**fig. 117**) est un groupe de fleurs sessiles insérées sur un sommet de tige élargi en plateau, ou parfois en dôme ou en cuvette ; ce support élargi est le *réceptacle* ; les bractées externes du capitule forment un *involucre*. Le capitule, avec son involucre, est homologue d'une ombelle dont les rayons seraient nuls. Les fleurs serrées les unes contre les autres dans un capitule sont appelées *fleurons*. Les capitules miment des fleurs isolées, et jouent le rôle d'unités florales dans le fonctionnement de la floraison permettant la rencontre des sexes. Les capitules peuvent être isolés, ou assemblés en grappes, en épis, en corymbes, en panicules ou même en capitules.

C'est le cas de l'*Echinops* (Composées) dont le capitule sphérique est un assemblage de capitules élémentaires, ne contenant chacun qu'un seul fleuron.

La cyme (**fig. 118**) est une inflorescence dont chaque fleur termine un rameau apparu à l'aisselle d'une feuille bractéale : c'est une inflorescence à développement sympodial puisque chaque bourgeon terminal se transforme en une fleur et disparaît, elle est dite *inflorescence définie* ; les inflorescences du type grappe, monopodiales, sont dites *inflorescences indéfinies* tant que fonctionne leur bourgeon terminal.

On appelle *glomérule* un groupe de fleurs sessiles ou à peu près, tassées les unes contre les autres ; le glomérule peut correspondre à différents types d'inflorescences, un épi ou une cyme par exemple, dont les rameaux sont réduits à l'extrême.

Selon les cas, les termes descriptifs d'inflorescences désignent soit des organisations architecturales (grappe, cyme), soit des physionomies (corymbe, glomérule). La même structure architecturale peut aboutir à des physionomies différentes, et la même physionomie peut être réalisée par des arrangements morphologiques divers. Tous ces types élémentaires d'inflorescences peuvent être groupés en arrangements complexes ; on trouve des grappes de cymes, des panicules d'épis, de corymbes ou de cymes...

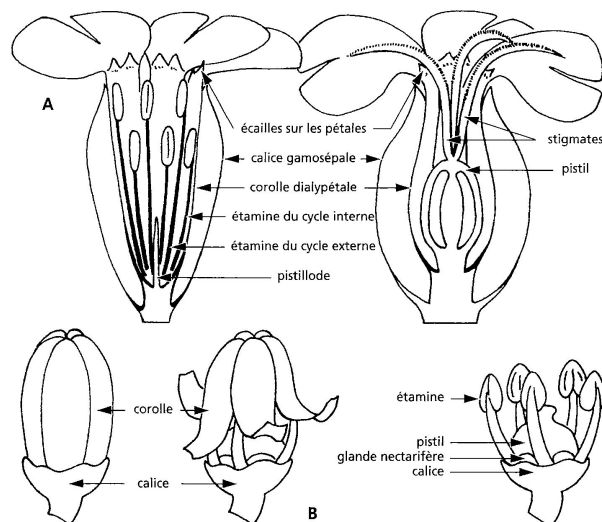


Fig. 122 - Analyse de deux fleurs pentamères. A - Coupes longitudinales de fleurs du compagnon blanc (*Silene latifolia*). La plante est dioïque, les fleurs sont donc unisexuées. A gauche, fleur mâle ;

formule florale : $\oplus S(5) P5 E5+5$. A droite, fleur femelle ; formule : $\oplus S(5) P5 C(5)$ **B** - Fleur de vigne (*Vitis vinifera*). Elle est hermaphrodite et son péricarpe est complet malgré les apparences. Formule florale : $\oplus S5 P5 E5 C(2)$. A gauche, bouton. Au milieu, fleur en cours d'épanouissement : la corolle se détache et tombe sans s'ouvrir. A droite, fleur épanouie, démunie de corolle.

La fleur

La fleur est un édifice composite constitué de diverses sortes de pièces spécialisées et qui contient les organes sexuels de la plante ; la fleur est le siège de la sexualité.

Il existe des exceptions qui contredisent chacun des termes de cette définition. A l'encontre de la première assertion, il faut noter que certaines plantes ont des *fleurs nues*, réduites aux seuls organes sexuels, sans aucune pièce périphérique.

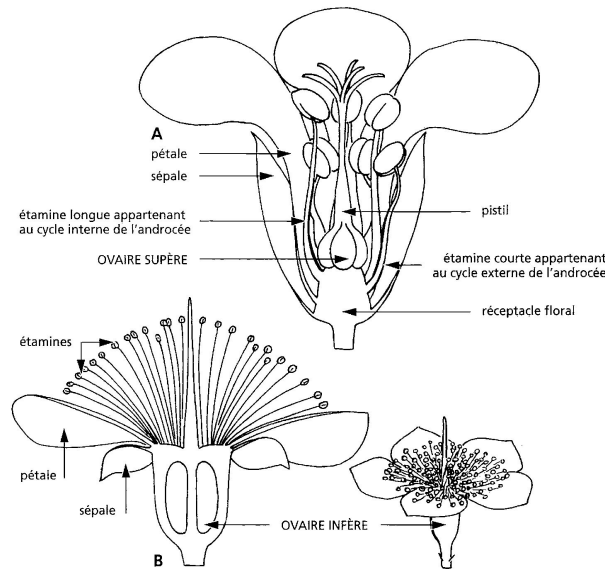


Fig. 123 - Situation de l'ovaire par rapport aux autres organes floraux. **A** - Fleur à ovaire supère, vue en coupe. L'ovaire est inséré au-dessus des autres organes floraux, au sommet d'un axe très court qui les porte : la base de l'ovaire est entourée par le péricarpe et l'androcée (*herbe-à-Robert*, *Geranium robertianum*). **B** - Fleur à ovaire infère (à gauche, vue en coupe). L'ovaire est immergé dans les tissus qui portent les autres organes floraux : il les porte à son sommet (*myrte*, *Myrtus communis*).

S'opposant aux deux autres termes de la définition, on observe des *fleurs stériles*, ou *fleurs neutres*, qui ne contiennent pas d'organes sexuels complets et où aucune sexualité ne s'accomplit ; elles sont toutefois associées fonctionnellement aux fleurs fertiles voisines dont elles sont à certains égards complémentaires (**fig. 119**). Aussi peut-on dire que le fleur est un appareil qui intervient au niveau de l'accomplissement de la sexualité de la plante ; cette caractéristique serait générale s'il n'y avait l'exception de certaines plantes horticoles obtenues et maintenues par l'homme pour son plaisir et/ou son avantage.

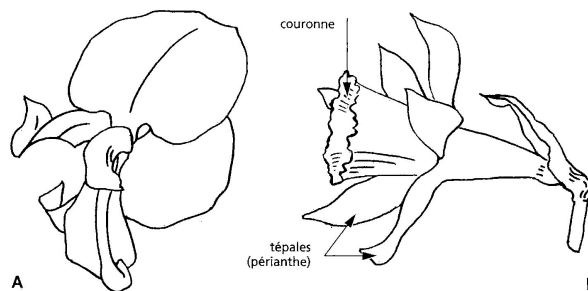


Fig. 124 - Fleurs à organisation particulière. **A** - Fleur sans aucune symétrie (asymétrique) de *Marantochloa purpurea*, Marantacée des forêts africaines. **B** - Fleur dont le péricarpe porte une « couronne », appendice situé à la face interne des tépales (*jonquille des bois*, *Narcissus pseudonarcissus*).

Les hortensias sauvages (le genre *Hydrangea*) produisent des corymbes de petites fleurs fertiles à la périphérie desquels s'étalent quelques grandes fleurs stériles voyantes, blanches ou colorées ; l'auréole de grandes fleurs rend l'inflorescence visible et la signale aux insectes, éventuels transporteurs de pollen grâce auxquels les petites fleurs pourront être fécondées et produire des graines. Les formes les plus connues d'hortensias horticoles portent des inflorescences dont toutes les fleurs sont grandes et stériles, comme les fleurs à rôle attractif des hortensias sauvages ; ces formes cultivées décoratives sont castrées et, bien sûr, ne produisent jamais de graines ; monstruosité sans aucun fonctionnement sexuel, elles ne peuvent survivre que par les soins de l'homme.

Le plus souvent, les fleurs sont *hermaphrodites* ; elles contiennent les organes mâles (étamines) et les organes femelles (pistil, constitué de carpelles qui contiennent les ovules).

Les fleurs *unisexuées* le sont souvent par *avortement* des organes représentant l'un des sexes ; l'autre sexe seul se développe normalement (fig. 118 et 120). Les étamines avortées peuvent s'exprimer sous forme de *staminodes* (étamines plus ou moins transformées, incomplètement constituées et ne produisant pas de pollen fécondant, voir fig. 129), ou manquer totalement. Le pistil avorté peut apparaître sous forme d'un *pistillode* réduit, incomplet et stérile (fig. 120 et 122), ou manquer entièrement.

Un même individu peut porter des fleurs unisexuées, les unes mâles, les autres femelles, juxtaposées ; la plante est alors hermaphrodite, mais non ses fleurs ; on la dit *monoïque* (de *Oikos* = maison, «une seule habitation» pour les deux sexes). Si, au contraire, chaque individu ne porte qu'un seul sexe, l'espèce est dite *dioïque* («deux habitations», une pour chaque sexe) : certains individus sont mâles (ils ne portent que des fleurs mâles), les autres sont femelles (ils ne portent que des fleurs femelles).

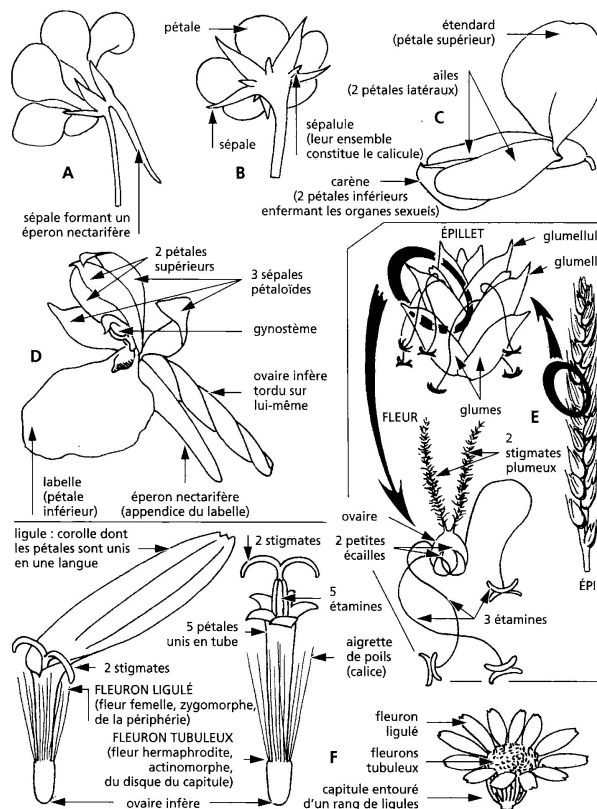


Fig. 125 - Interprétation de quelques fleurs. **A** - Capucine (*Tropaeolum majus*) ; le sépale supérieur porte un éperon, appendice tubuleux dont l'épiderme interne sécrète du nectar. **B** - Benoîte (*Geum urbanum*) ; le calice est doublé extérieurement d'un cycle supplémentaire qui ressemble à un petit calice : c'est un calicule. **C** - Genêt (*Sarthamnus scoparius*) ; corolle dialypétale et zygomorphe ; les cinq pétales ont une disposition particulière qui justifie qu'on dise de cette fleur qu'elle est «papilionacée». **D** - Orchis tacheté (*Dactylorhiza maculata*, Orchidée) ; fleur zygomorphe très différenciée. Le labelle est un grand pétale creusé en un éperon cylindrique long et étroit ; les deux autres pétales et les trois sépales forment un

Plantes monoïques : le noisetier, les euphorbes, le cocotier...

Plantes dioïques : les saules, les orties, le dattier, le papayer...

Rappels

Nous avons déjà vu que c'est dans la fleur que se forment les gamétophytes qui produiront les gamètes ; le *gamétophyte* (ou *prothalle*) mâle est le grain de pollen ; le *gamétophyte* femelle est le sac embryonnaire contenu dans l'ovule (fig. 93). La fleur est donc le lieu où se situent les représentants de la phase haploïde intercalée entre les représentants de deux générations diploïdes successives.

La différenciation d'une fleur à partir d'un méristème entraîne son épuisement total et sa disparition ; la croissance due à ce méristème s'arrête alors définitivement puisqu'il n'existe plus. Dans des cas tératologiques très exceptionnels, le méristème peut reprendre une activité végétative après avoir formé des organes floraux, c'est ce qu'on observe dans les *fleurs prolifères*.

Voici deux siècles, il était à la mode de cultiver des rosiers chez lesquels on avait sélectionné cette monstruosité ; les roses prolifères (fig. 121) étaient recherchées et onéreuses ; certaines de ces variétés horticoles sont encore cultivées.

Les principaux éléments constitutifs de la fleur ont déjà été présentés (fig. 91). Les *enveloppes florales*, au nombre de deux, constituent le *périanthe* (de *péri-* = autour et *Anthos* = fleur) l'externe est le *calice* (formé des *sépales*), l'interne est la *corolle* (formée des *pétales*). L'ensemble des *étamines* (de *Stamen* = fil) constitue l'*androcée* (de *Anèr* = homme et *Oikos* = maison) ; l'ensemble des *carpelles*, unis ou non en un *pistil*, constitue le *gynécée* (de *Gynè* = femme).

Mérie. (De *Meros* = partage)

Les organes de la fleur sont disposés en cercles superposés et très rapprochés (parfois en une spirale surbaissée). Chacun de ces cercles est appelé un *cycle* ou un *verticille* ; il ne comporte que des pièces équivalentes entre elles ; les sépales constituent le cycle le plus externe, puis viennent les pétales, puis les étamines, puis les carpelles. Une même catégorie d'organes peut former un, deux ou plusieurs cycles contigus.

Le nombre des pièces de chaque cycle est défini, sauf dans certaines fleurs à organisation spiralée ; on le retrouve, constant, dans une partie au moins des cycles de la fleur ; au niveau de certains cycles, il peut être altéré par des avortements ou des fusions d'organes. Ce nombre de base constitue le degré de *mérie* de la fleur (fig. 126, 127, 128, 129).

Le degré de mérie est de 5 chez le *Geranium robertianum* dont la fleur est *pentamère* («à cinq parties») : elle comprend 5 sépales, 5 pétales, 5 étamines, un autre cycle de 5 étamines, et 5 carpelles. La fleur de l'égantier est également pentamère, avec ses 5 sépales, 5 pétales, étamines en grand nombre et carpelles en grand nombre.

ensemble de cinq pièces à peu près semblables, groupées à la partie supérieure de la fleur. Le gynostème est un appareil complexe résultant de l'union de l'androcée et du stigmate. **E** - Blé (*Triticum sativum*) ; l'inflorescence est un épi d'épillets ; chaque épillet contient plusieurs fleurs, chacune enclose entre une glumelle (prolongée, dans certaines variétés de blé, en une longue arête raide) et une glumellule fine et translucide ; la fleur est incomplète, mais hermaphrodite. A sa base, l'épillet porte deux glumes. Glumes et glumelles sont scarieuses, coriaces. **F** - Séneçon jacobée (*Senecio jacobaea*) ; l'inflorescence élémentaire est un capitule qui contient deux sortes de fleurs appelées «fleurons» : les fleurons périphériques, ligulés, sont unisexués ; les fleurons du disque, tubuleux, sont hermaphrodites.

La gentiane champêtre (*Gentiana campestris*) a une fleur *tétramère* (son nombre de base est 4), constituée de 4 sépales, 4 pétales, 4 étamines et 2 carpelles ; la *Gentiana pneumonanthe*, dont les fleurs sont le plus souvent pentamères, produit çà et là des

fleurs tétramères. La fleur d'*Iris* est *trimère* ; elle compte 3 sépales (colorés comme des pétales, mais de forme différente), 3 pétales, 3 étamines et 3 carpelles (**fig. 128**).

Les deux classes reconnues dans les Angiospermes, Monocotylédones et Dicotylédones, se distinguent, entre autres critères, par le degré de mérie des fleurs. La trimérie est presque générale chez les Monocotylédones, tandis que les Dicotylédones, dans leur large majorité, ont des fleurs pentamères. Certaines espèces ont tendance à produire des fleurs dont le nombre de base est supérieur au nombre qui les caractérise ; ces fleurs sont dites *pléiomères* (de *Pleion* = plus nombreux).

Le jasmin officinal, à fleur typiquement pentamère, produit occasionnellement des fleurs pléiomères, qui sont 6-mères, 7-mères...

Position de l'ovaire. Le pistil, dont la partie ovulifère est l'ovaire, est toujours l'organe central de la fleur, le plus interne, le dernier formé : l'apparition des ébauches de carpelles se fait à partir de la partie centrale du méristème floral et entraîne son épuisement total. Différencié postérieurement aux étamines, le pistil est situé au-dessus d'elles sur l'axe très bref et élargi appelé *réceptacle floral*. Cette disposition fondamentale ne souffre aucune exception ; mais l'architecture florale présente deux modalités, selon que l'insertion du périanthe apparaît, dans la fleur développée, entourer la base de l'ovaire, ou couronner son sommet ; ces deux aspects ne sont dus qu'à des remaniements plastiques intervenant au cours de la croissance des organes.

Une fleur a un *ovaire supère* (elle est *supérovariée*) lorsque l'ovaire forme un mamelon saillant au milieu de la fleur ; l'ovaire apparaît au-dessus du périanthe et des étamines (**fig. 123**).

Dans les fleurs à ovaire supère, le périanthe entoure la base de l'ovaire ; en conséquence, le fruit qui en résulte porte les traces du périanthe à sa base, au sommet de son pédicelle ; c'est ce qu'on observe chez le prunier, l'oranger, la tomate, le géranium, le haricot.

L'architecture observée dans les fleurs à *ovaire infère* (elles sont *inférovariées*) résulte d'une modification du schéma précédent. L'ovaire prolonge directement le pédicelle et est couronné par le périanthe et les étamines ; seul le style fait saillie au centre de la fleur. L'ovaire apparaît au-dessous du périanthe et des étamines (**fig. 123**).

Malgré cette physionomie, le plan d'organisation fondamental de la fleur est respecté ; ici encore, le pistil se différencie postérieurement aux étamines ; il leur est, comme toujours, supérieur sur le réceptacle ; sa position par rapport au périanthe résulte soit d'une invagination du sommet du réceptacle, soit d'une *concréscence* (= union d'organes contigus réalisée au cours de leur développement) de la base du périanthe et de la paroi ovarienne.

Dans les fleurs à ovaire infère, le périanthe se trouve au sommet de l'ovaire ; le fruit qui résulte de ce dernier est coiffé par les restes du périanthe, qui se trouvent donc à l'opposé de son pédicelle. C'est le cas de la campanule, du goyavier, du bananier, de toutes les Orchidées.

Symétrie de la fleur. Les cycles successifs de l'édifice floral peuvent être constitués chacun de pièces toutes égales, ou inégales bien que toujours équivalentes. L'emplacement de ces inégalités est rigoureusement défini et caractéristique des plantes considérées ; leur disposition dans l'espace fait que les fleurs montrent, selon les cas, différents types de symétrie.

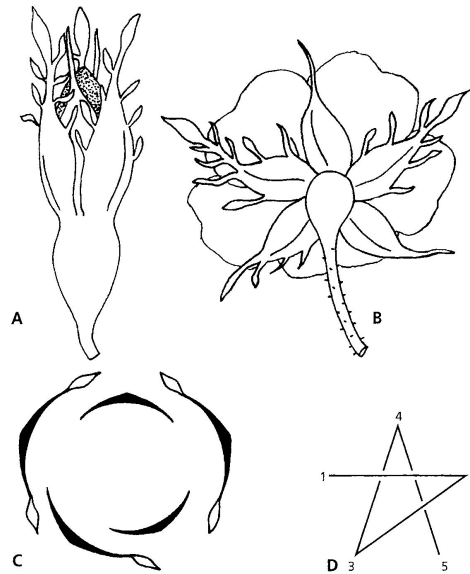


Fig. 126 - Préfloraison imbriquée quinconce du calice de la rose (l'exemple figuré est *Rosa pendulina*, mais le phénomène s'observe de même sur les roses horticoles). Les marges des sépales externes dans le bouton portent des petits lobes (évoquant les folioles d'une feuille de rosier) qui rendent l'imbrication des organes particulièrement évidente. Cette imbrication reflète l'ordre d'apparition des sépales dans l'ébauche florale. L'écart entre deux sépales successifs est de 144° , soit $2/3$ de circonférence ; nous avons vu (fig. 111 et 113) que cet écart est le même que celui qui sépare deux feuilles sur un rameau : la disposition des sépales poursuit celle des feuilles qui les précèdent le long de la tige. **A** - Bouton floral. **B** - Fleur épanouie, vue de dessous ; **C** - Diagramme du calice, montrant l'imbrication des sépales ; seules les marges externes portent des lobules. **D** - Explication de [C] donnant l'ordre d'apparition des sépales.

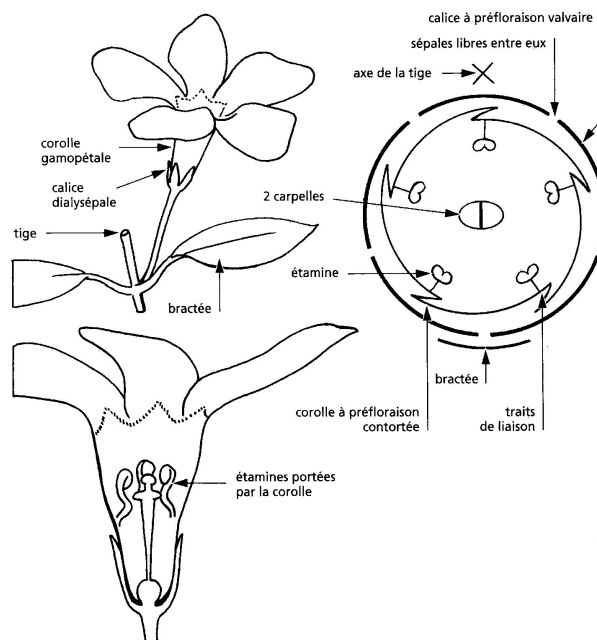


fig. 127 - Le diagramme floral : une façon synthétique d'énumérer les caractéristiques d'une fleur. La fleur de pervenche (*Vinca minor*) et son diagramme ; à gauche en bas, vue de la fleur en coupe longitudinale.

Explication du diagramme. La préfloraison du calice est valvaire : les sépales sont figurés bord à bord ; celle de la corolle est contortée : les bords des pétales sont figurés imbriqués en hélice, le sens de rotation est respecté. Le calice est dialysépale, les sépales sont figurés indépendants les uns des autres ; la corolle est gamopétale, les pétales sont figurés unis par des traits de liaison ; d'autres traits de liaison indiquent que les étamines sont unies à la corolle. La représentation des étamines, dorsiventrale, indique si la déhiscence des anthères se produit vers l'intérieur ou vers

l'extérieur de la fleur ; ici, les anthères sont introrses (elles s'ouvrent vers l'intérieur). La fleur est orientée par rapport à sa bractée et à l'axe de la tige.

Les fleurs *actinomorphes* (de *Actis* = rayon), ou *fleurs régulières*, admettent un *axe de symétrie* (**fig. 128 et 129**) ; chacun de leurs cycles est formé de pièces égales. Une fleur actinomorphe pentamère (saxifrage, fraisier...) a une *symétrie rayonnée* d'ordre 5 ; on la dit parfois *rotacée* («en roue»). Une fleur actinomorphe tétramère (onagre...) a une symétrie d'ordre 4.

Les fleurs *zygomorphes* (de *Zygos* = joug), ou *fleurs irrégulières*, admettent un *plan de symétrie* (**fig. 125 et 129**) ; elles ont une *symétrie bilatérale*. Les cycles comprennent des pièces inégales, symétriquement réparties. La zygomorphie n'affecte pas nécessairement tous les cycles de la fleur.

La fleur du lamier blanc est dite zygomorphe bien que son calice soit régulier, mais sa corolle et son androcée sont zygomorphes. Sa corolle, très irrégulière, forme deux lèvres : la fleur est dite *bilabée*.

Certaines fleurs enfin n'admettent aucune symétrie, elles sont *asymétriques* ; le plan floral est toutefois stable dans chaque espèce.

Dans la famille des Marantacées, des étamines stériles miment des pétales selon une disposition constante, mais qui ne donne à la fleur aucune symétrie (**fig. 124**).

Unions d'organes. Lorsque toutes les pièces d'un cycle du périanthe sont juxtaposées et libres entre elles, la fleur est dite *dialysépale* (de *Dialysis* = séparation) ou *dialypétale*.

Dans d'autres cas, toutes les pièces d'un cycle du périanthe sont unies par leurs marges (**fig. 127, 128 et 129**), formant un tube ou une coupe plus ou moins étalée. La fleur est *gamosépale* (de *Gamos* = mariage) lorsque ses sépales sont unis, elle est *gamopétale* lorsque ses pétales le sont. Gamosépalie et gamopétalie résultent soit d'une concrescence des pièces (sépales dans un cas, pétales dans l'autre) au cours de leur croissance, soit d'une expansion de la partie du réceptacle qui les porte.

La fleur de pivoine est dialysépale et dialypétale ; la fleur d'oeillet est gamosépale et dialypétale ; la fleur de mouron rouge est dialysépale et gamopétale ; la fleur de *Datura stramonium* est gamosépale et gamopétale.

Les étamines peuvent être unies en un *tube staminal* (**fig. 129**) qui entoure le pistil ; elles peuvent encore être assemblées en bouquets appelés *phalanges d'étamines*.

Chez les Malvacées, un long tube staminal entoure l'ovaire et le style, seuls des stigmates en sortent au-dessus des étamines.

Dans la fleur de millepertuis, les étamines, nombreuses, sont groupées en cinq phalanges qui forment un cercle autour du pistil.

Les carpelles sont très souvent unis en un organe d'origine plus ou moins complexe, le *pistil* (**fig. 122, 123**).

Nous venons d'évoquer l'union de pièces équivalentes dans un même cycle floral. On observe aussi l'*union de pièces non équivalentes* appartenant à des cycles immédiatement voisins (**fig. 125**).

Chez les *Prunus* ou les fraisiers, les sépales, pétales et étamines sont unis à leur base en une coupe entourant le gynécée ; cette coupe est une expansion du réceptacle sur lequel ces organes sont insérés.

Les étamines peuvent être unies à la corolle : elles sont portées à sa face interne (**fig. 127, 128 et 129**). Dans cette disposition, fréquente chez les fleurs gamopétales, les filets des étamines sont généralement *adnés* (adhérents par fusion superficielle des tissus au cours de la croissance des jeunes organes) au tube de la corolle sur une part de leur hauteur.

Dans la fleur de la digitale pourpre, les filets staminaux sont adnés à la face interne de la corolle.

Fleurs incomplètes. Une fleur complète est constituée de calice + corolle + androcée + gynécée, tous ces cycles étant développés et fonctionnels. Beaucoup de plantes ont des fleurs qui ne répondent pas à cette définition. Un périanthe complet comprend un calice et une corolle ; la fleur est dite *dichlamydée* (de *Chlamys* = tunique, «à deux tuniques») ; s'il ne comporte qu'un seul cycle, comme chez le *Daphne* (**fig. 128**) ou l'aristolochie, la fleur est *monochlamydée* («à une tunique») ; si le périanthe manque totalement, comme chez le frêne élevé, la fleur est dite *nue* (**fig. 128**), ou

apérianthée, ou encore *achlamydée* («sans tunique»). Les fleurs nues sont souvent associées à des bractées qui les protègent.

Les fleurs d'*Arum*, nues et unisexuées, sont enveloppées dans la *spathe*, grande bractée de l'inflorescence enroulée en cornet (**fig. 118**).

Les fleurs *unisexuées* sont, bien évidemment, des fleurs incomplètes.

Dans certaines fleurs qu'on pourrait croire monochlamydées, les deux cycles du périanthe ont le même aspect ; si l'on y regarde de près, on voit que le périanthe est constitué de deux cycles superposés dont les constituants sont tous à peu près semblables. Le périanthe est parfois constitué de pièces évoquant toutes des pétales ; on les appelle des *tépales* (anagramme du mot pétale, rappelant qu'elles ont toutes, indistinctement, l'aspect de pétales). Lorsque les tépales sont disposés en deux cycles, l'un étant interne par rapport à l'autre, on peut distinguer le calice (à l'extérieur) et la corolle (à l'intérieur) ; mais ce n'est pas toujours le cas.

La tulipe ou le lis, ont 6 pièces périanthaires toutes semblables à des pétales, mais disposées en deux cycles de 3 pièces (**fig. 128**).

Chez les anémones ou les pulsatilles, le périanthe ne constitue pas deux cycles successifs : on ne peut parler ni de calice ni de corolle ; le périanthe est fait de tépales (voir **fig. 60**).

Dans une fleur gamopétale, on appelle *gorge* le sommet du *tube*, le niveau où le tube de la corolle s'épanouit en *lobes*.

La corolle gamopétale de certaines fleurs porte à sa gorge une *couronne*, interprétée, selon les cas, comme un appendice soit des étamines, soit du périanthe (**fig. 124**).

Les fleurs de jonquille, de *Pancratium*, de gentiane champêtre, portent des couronnes de diverses natures.

Les Graminées, les Cypéracées, constituent ce qu'on appelle les herbes, responsables de la physionomie des prairies et des pelouses ; les fleurs de ces plantes sont très petites, apérianthées, et assemblées en inflorescences complexes. Elles sont entourées d'écailles coriaces, verdâtres ou brunâtres, un peu translucides (elles sont donc *scarieuses*) qui ont valeur de bractées ; selon leur position par rapport à la fleur, ces écailles s'appellent *glumes* (de *Gluma* = balle du blé, enveloppes du grain qui en sont séparées par le battage), ou *glumelles* selon leur position (**fig. 125**).

Préfloraison et anthèse. La fleur jeune est un *bouton floral*. Les organes floraux se développent progressivement dans le bouton, à l'abri du périanthe dont les pièces, rabattues et jointives, constituent une enveloppe étanche. On appelle *préfloraison* (ou *estivation*) la disposition des pièces du périanthe dans le bouton. Chacune des enveloppes florales est caractérisée par son type de préfloraison, calice et corolle n'ont pas nécessairement la même préfloraison.

La préfloraison est *valvaire* lorsque les pièces constituant l'enveloppe florale ont leurs bords contigus (**fig. 127** et **129**).

Comme dans les sépales du bouton de tilleul.

La préfloraison est *imbriquée* lorsque l'enveloppe florale comprend une pièce (ou deux) entièrement extérieure, deux pièces (ou une) entièrement intérieures, et que les autres pièces ont une marge interne et une marge externe ; cette disposition est très fréquente dans la nature. La préfloraison imbriquée quinconciale est un cas particulier, observé chez des fleurs pentamères (**fig. 126**).

Préfloraison imbriquée quinconciale : l'enveloppe florale comprend deux pièces externes, une intermédiaire et deux internes ; observée dans le calice de la rose, cette préfloraison se retrouve dans un grand nombre de fleurs : c'est le cas le plus fréquent. La disposition phyllotaxique des feuilles sur le rameau se prolonge dans celle des sépales.

Dans la préfloraison *contortée* (ou *tordue*), les pièces de l'enveloppe florale sont disposées comme les pales d'une hélice, chacune recouvre largement l'une de ses voisines et est recouverte par l'autre (**fig. 127** et **129**). C'est toujours le même bord de pétale qui est recouvrant, le recouvrement «tourne» ; certaines fleurs «tournent à droite», d'autres «tournent à gauche» ; ce sens de rotation est généralement stable dans un groupe systématique donné. Cette préfloraison ne s'observe que dans les fleurs actinomorphes.

Chez la pervenche, comme chez tous les autres représentants de la grande famille des Apocynacées, toutes les fleurs épanouies, vues de dessus, apparaissent comme une hélice tournant dans le sens des aiguilles d'une montre (**fig. 127**).

Enfin, il faut signaler la préfloraison *chiffonnée* de la corolle du pavot ou de la salicaire ; les pétales sont irrégulièrement froissés dans l'enveloppe étroite constituée par les sépales.

L'*anthèse* est l'épanouissement du bouton floral, c'est-à-dire l'ouverture de la fleur ; pendant la durée de l'anthèse, les organes sexuels atteignent leur maturité ; cette période est très variable selon les espèces (de deux heures à quelques semaines). C'est au cours de l'anthèse que se produisent l'émission de pollen, de nectar et de parfum et, bien entendu, la rencontre des sexes.

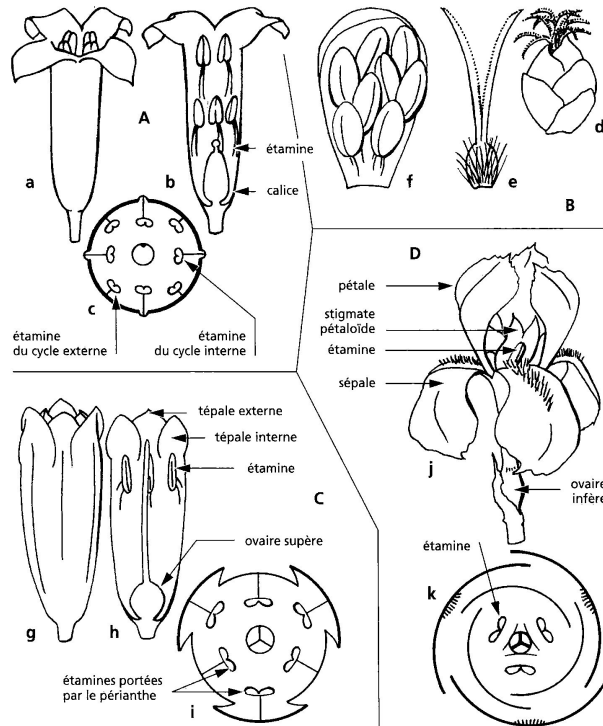


Fig. 128 - Quelques organisations florales — **I. A** - *Daphne laureola*. Fleur hermaphrodite, monochlamydée, actinomorphe, tétramère, à ovaire supère. Formule : $\oplus S(4) E4+4 C\bar{1}$. Calice gamosépale ; étamines portées par le calice et disposées en deux cycles : celles du cycle externe sont superposées aux sépales, celles du cycle interne alternent avec eux. **a**, vue externe ; **b**, coupe longitudinale ; **c**, diagramme. **B** - Noisetier (*Corylus avellana*). Fleurs nues, unisexuées, groupées en chatons. Formules : fleur femelle : $C(2)$; fleur mâle : $E8$. **d**, chaton femelle ; **e**, fleur femelle nue ; **f**, fleur mâle constituée d'un bouquet d'étamines à l'aisselle d'une bractée (écaille du chaton mâle). **C** - Sceau de Salomon (*Polygonatum odoratum*). Fleur hermaphrodite, dichlamydée, actinomorphe, gamotépale, trimère, à ovaire supère. Formule : $\oplus T(3+3) E3+3 C(3)$. Calice et corolle sont formés de pièces semblablement pétaloïdes, toutes sont des tépales ; les tépales sont unis en un tube. Etamines du cycle externe superposées au calice (cycle externe de tépales), étamines du cycle interne superposées à la corolle (cycle interne de tépales). Anthères à déhiscence introrse. Les trois pièces de chaque cycle alternent régulièrement avec celles du cycle précédent ; cette observation se vérifie du calice au pistil. **g**, vue externe de la fleur ; **h**, coupe longitudinale ; **i**, diagramme. **D** - Iris des jardins (*Iris germanica*). Fleur hermaphrodite, dichlamydée, actinomorphe, trimère, à ovaire infère. Formule : $\oplus S3 P3 E3 C\bar{3}$. Sépales pétaloïdes portant une bande de poils longitudinale. Anthères à déhiscence extrorse. Stigmates pétaloïdes. **j**, vue externe ; **k**, diagramme.

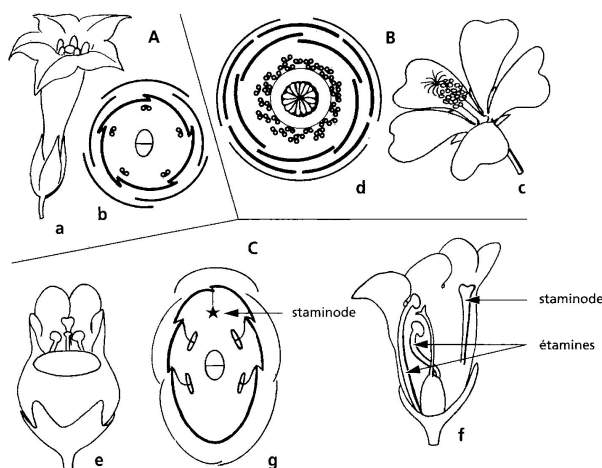


fig. 129 - Quelques organisations florales — II. Fleurs pentamères à ovaire supère. **A - Tabac** (*Nicotiana glauca*). Fleur actinomorphe pentamère ; calice dialysépale à préfloraison imbriquée (quinconciée) ; corolle gamopétale à préfloraison contortée ; étamines alternant avec les pétales ; ovaire bicarpellé, supère. Formule : $\oplus S5 P(5) E5 C(2)$. **a**, fleur ; **b**, diagramme. **B - Mauve** (*Malva sylvestris*). Fleur actinomorphe pentamère ; calicule composé de trois lobes ; calice dialysépale à préfloraison valvaire ; corolle dialypétale à préfloraison contortée ; étamines à filets soudés en une colonne creuse ; carpelles nombreux et libres. Formule : $\oplus S^3 S5 P5 E(\infty) C\infty$. **c**, fleur ; **d**, diagramme. **C - Scrophularia nodosa**. Fleur zygomorphe pentamère ; calice dialysépale presque régulier à préfloraison imbriquée ; corolle gamopétale bilabée à préfloraison imbriquée ; quatre étamines latérales + 1 staminode (étamine vestigiale) postérieur, pétaloïde ; ovaire bicarpellé, supère. Formule : $\cdot I \cdot S5 P(5) E4+1 \text{ staminode } C(2)$. Quatre pétales forment la lèvre supérieure ; le 5^e pétale, plus grand, forme la lèvre inférieure. **e**, fleur ; **f**, coupe longitudinale ; **g**, diagramme.

Formule florale - Diagramme floral. La formule florale est une expression condensée de la structure de la fleur ; elle s'écrit par une brève série de lettres, chiffres et symboles (**fig. 130** et **136**) ; sa formulation correspond à un code internationalement admis. C'est un moyen concis pour rappeler la constitution d'une fleur et permettre des vérifications toujours nécessaires ; le plan d'organisation floral est, rappelons-le, l'une des plus sûres caractéristiques d'un groupe systématique. Des formules florales simplifiées figurent parfois, avec de brèves descriptions des végétaux, dans les ouvrages sur l'utilisation des plantes ; leur compréhension permet une connaissance immédiate de l'organisation de la fleur décrite. Gardons en mémoire le fait que la fleur est constituée de cycles successifs, chacun formé d'un seul type d'organes, parfois modifiés ; la formule florale est l'énumération de la composition des cycles en ordre logique ; pour chacun, on donne la nature des organes (symbolisés par une lettre) et leur nombre ; d'autres indications peuvent être données, telles que l'union des pièces, la zygomorphie de la fleur, la situation de l'ovaire (infère ou supère). Le nombre des pièces est généralement donné en clair jusqu'à 12 ; au-delà, on note simplement le symbole ∞ (= infini).

La fleur de l'herbe à Robert (*Geranium robertianum*) est formée de cinq sépales, cinq pétales, deux cycles de cinq étamines chacun, et cinq carpelles unis en un ovaire supère ; calice et corolle sont respectivement dialysépale et dialypétale ; la fleur est actinomorphe (régulière). Cette longue description peut s'exprimer par une *formule simplifiée*, aide-mémoire utilisé de longue date, qui ne contient que

les éléments numériques de la description : 5S 5P 5E 5E 5C ou par une *formule complète*, $\oplus S5 P5 E5+5 C(5)$, utilisée internationalement, dans laquelle :

- les parenthèses indiquent que les carpelles sont unis
- le tiret sous le nombre de carpelles veut dire «ovaire supère»
- le symbole initial signifie «fleur actinomorphe»

La campanule barbue (*Campanula barbata*) a une fleur actinomorphe à cinq sépales libres, cinq pétales unis en tube, cinq étamines et trois carpelles unis en un ovaire infère ;

formule simplifiée : 5S 5P 5E 3C .

formule complète : $\oplus S S5 P(5) E5 C\overline{3}$; ici, le tiret au-dessus du nombre de carpelles veut dire «ovaire infère».

La digitale pourpre (*Digitalis purpurea*) a une fleur zygomorphe à cinq sépales libres, cinq pétales inégaux unis en tube, quatre étamines et deux carpelles unis en un ovaire supère ;

formule simplifiée : 5S 5P 4E 2C

formule complète : $\cdot\text{I}\cdot S5 P(5) E4 C(\underline{2})$; ici, le symbole initial signifie «fleur zygomorphe» (la corolle est irrégulière).

SYMBOLES FRANÇAIS	SYMBOLES INTERNATIONAUX
S = sépales	K = calice
P = pétales	C = corolle
E = étamines	A = androcée
C = carpelles	G = gynécée
\oplus = fleur actinomorphe $\cdot\text{I}\cdot$ = fleur zygomorphe (n) = n organes unis entre eux \overline{n} = n carpelles, formant un ovaire supère \underline{n} = n carpelles, formant un ovaire infère	

Fig. 130 - Symboles utilisés dans la graphie de la formule florale.

La fleur de pois (*Pisum sativum*) est zygomorphe ; elle est formée de cinq sépales libres, cinq pétales inégaux et libres, dix étamines dont neuf sont unies entre elles, et un carpelle supère ;

formulé simplifiée : 5S 5P 10E 1C

formule complète : $\cdot\text{I}\cdot S5 P5 E(9)+1 C\overline{1}$

Le diagramme floral est une représentation graphique et symbolique de la structure d'une fleur. Il comporte toutes les données fournies par la formule florale, perceptibles globalement, et apporte en outre une image stylisée de la position des organes les uns par rapport aux autres dans l'ensemble de l'édifice floral (fig. 127, 128 et 129).

La fleur est symbolisée par autant de cercles (ou d'ellipses) concentriques qu'elle comprend de cycles d'organes. Sur chacune de ces orbites on figure schématiquement les organes du cycle, comme sur une coupe théorique ; la position de chaque organe est définie par l'orientation de l'ensemble de la fleur par rapport au rameau qui la porte ; conventionnellement, la bractée de la fleur est toujours placée en bas du diagramme et l'axe du rameau, en haut. L'inégalité des pièces d'un même cycle apparaît par les proportions qu'on leur donne sur le schéma ; une figure elliptique représente une fleur fortement zygomorphe. Les unions entre pièces voisines sont figurées par des traits de liaison.

La position des organes d'un cycle par rapport à ceux des cycles voisins est rigoureusement respectée ; les pétales, par exemple, sont toujours en *alternance* avec les sépales (le milieu de chacun se situe en face de l'intervalle entre deux sépales) ; les étamines alternent généralement avec les pétales ; mais dans quelques cas, elles sont *superposées* aux pétales.

Les étamines des primevères sont superposées aux pétales : elles sont insérées face à chacun d'eux.

4 - LE FRUIT ET L'APPAREIL FRUCTIFERE

Le fruit

Le fruit résulte fondamentalement de la transformation du pistil de la fleur après la fécondation des ovules, c'est-à-dire après la floraison.

Rappel. Le développement du fruit est indissociable de celui des graines qu'il contient : pendant que le fruit s'édifie à partir du gynécée de la fleur (et accessoirement parfois, de quelques autres organes floraux) les graines se développent à l'intérieur, à partir des ovules. Chaque graine contient un embryon issu de l'union des gamètes mâle et femelle ; lorsque le fruit a terminé son développement, les graines qu'il renferme sont édifiées, ainsi que les embryons.

Parthénocarpie (de *Parthenos* = vierge et *Carpos* = fruit). C'est le développement d'un fruit sans qu'il y ait eu fécondation ; il ne contient donc pas d'embryon (**fig. 132**).

Ce phénomène ne s'observe que chez des plantes modifiées par l'homme et devenues incapables de se reproduire dans des conditions naturelles, bien qu'elles pratiquent un simulacre de sexualité (voir chap. 9, 5).

Les carpelles dans le fruit. Les carpelles sont les unités constitutives du pistil ; ils gardent leur individualité morphologique dans le fruit (**fig. 131** et **132**). Pratiquement, on observe journellement des carpelles, évidents et compréhensibles, dans les fruits courants. Bien sûr, expliciter l'architecture du fruit revient à expliciter celle du gynécée de la fleur. Le développement du gynécée floral, c'est-à-dire de l'ensemble des carpelles de la fleur, qu'ils soient libres ou soudés, et des pièces qui peuvent accessoirement leur être unies, donne un fruit ; le fruit unitaire n'est pas nécessairement une unité organique. Un fruit composé de carpelles indépendants (ou d'un carpelle unique) est dit *apocarpe* (*apo-* = éloigné de). Composé de carpelles soudés entre eux en un organe unique, il est dit *syncarpe*.

Fruits apocarpes : la gousse de pois (un carpelle) ; la pêche (un carpelle) ; la framboise (nombreux carpelles charnus indépendants) ; la pivoine ou le colatier (quelques grands carpelles indépendants).

Fruits syncarpes : la pomme (cinq carpelles) ; le radis (deux carpelles) ; l'orange (nombreux carpelles, ce sont les tranches d'orange) ; l'iris (trois carpelles) ; la papaye (cinq carpelles).

Dans les fruits syncarpes, les carpelles peuvent être unis par leurs marges : la *cavité ovarienne* est unique, la *paroi ovarienne* qui l'entoure est formée de *carpelles ouverts* jointifs ; deux carpelles voisins sont unis le long d'une *suture carpellaire*. Si chaque *carpelle est fermé* sur lui-même, ils sont unis par leur face dorsale ; la cavité ovarienne est alors cloisonnée (**fig. 131, 132** et **133**).

On distingue donc des *fruits uniloculaires* («à une seule loge») formés d'un seul carpelle (petit pois) ou de carpelles ouverts (fruit de la passion, papaye, groseille), et des *fruits pluriloculaires* («à plusieurs loges») formés de carpelles fermés assemblés en une unité organique (**fig. 131**).

Fruit biloculaire (à deux loges, formé de deux carpelles) chez le tabac ou le chou.

- triloculaire (à trois loges, formé de trois carpelles) chez le lis.
- tétraloculaire (à quatre loges, formé de quatre carpelles) chez l'épilobe.

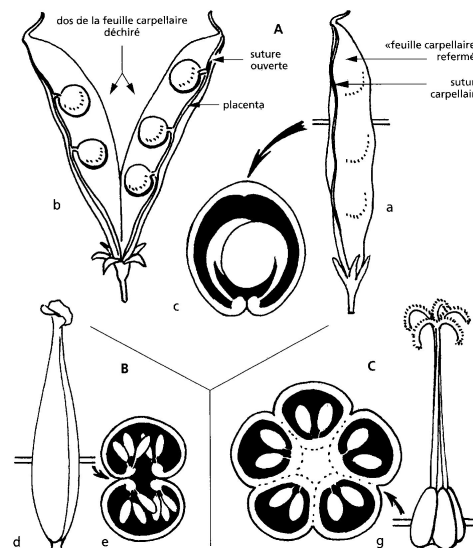


Fig. 131 - Fruits, ovaires et carpelles. Le fruit résulte du développement de l'ovaire après la fécondation des ovules qu'il contient. L'ovaire est constitué de un ou de plusieurs carpelles unis. **A** - Fruit (gousse) de pois (*Pisum sativum*). L'ovaire est formé d'un seul carpelle. **a**, gousse ; **b**, gousse ouverte selon deux fentes opposées : l'une le long de la suture carpellaire, l'autre le long de la nervure médiane (dorsale) du carpelle ; **c**, coupe transversale. **B** - Fruit de gentiane (*Gentiana kochiana*). Ovaire formé de deux carpelles. **d**, vue externe ; **e**, coupe transversale. **C** - Fruit de l'herbe-à-Robert (*Geranium robertianum*).

Ovaire formé de cinq carpelles. **f**, vue externe ; **g**, coupe transversale. Les tirets indiquent le niveau où est pratiquée la coupe transversale.

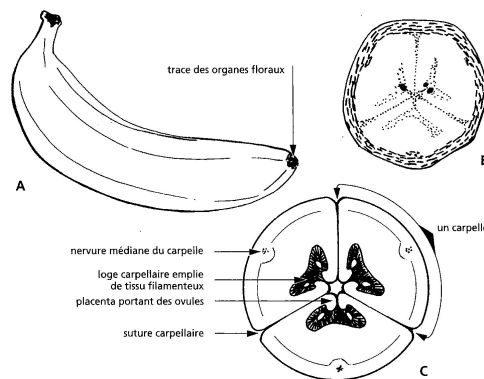


Fig. 132 - Organisation d'un fruit bien connu : la banane. Elle résulte du développement d'un ovaire infère : les organes floraux étaient situés à son sommet. Parthénocarpique, ce fruit ne contient jamais de graines développées. Les ovules avortés persistent toutefois sous forme de minuscules grains noirs, visibles dans les loges ovariennes comblées par un tissu lâche et filamenteux. **A** - La banane. **B** - Coupe transversale du fruit. **C** - interprétation schématique de la coupe.

- pentaloculaire (à cinq loges, formé de cinq carpelles) chez la pomme.
- multiloculaire (à loges nombreuses, formé de carpelles nombreux) chez le pavot ou l'orange.

Il arrive que la cavité ovarienne soit cloisonnée par de *fausses-cloisons* et non par des cloisons carpellaires.

Dans la famille des Crucifères (chou, giroflée, cresson, radis, moutarde) le fruit, biloculaire, est formé de deux carpelles ouverts mais la cavité ovarienne est coupée en deux par une fausse-cloison tendue entre les deux sutures carpellaires.

Les placentas très développés peuvent parfois former des cloisons dans la cavité ovarienne ; ce sont des *placentas intrusifs* (**fig. 133**).

C'est le cas du melon dans lequel la cavité centrale est encombrée d'un tissu ramifié et filamenteux, les placentas, auquel sont attachés les pépins. Les lames de ce tissu se reploient et se rejoignent, cloisonnant la cavité.

Enfin, les cloisons, vraies ou fausses, peuvent être *incomplètes* lorsqu'elles respectent une ouverture à une extrémité (généralement vers le haut de l'ovaire).

Placentation. Sur une partie ou la totalité de leur longueur, les marges carpellaires portent des *placentas* où sont suspendus les ovules (futurs grains). Ce sont des tissus très vascularisés qui servent d'intermédiaire assurant, à partir de la plante-mère, la nutrition de l'ovule puis de l'embryon qui se développe dans la graine. Les placentas présentent des dispositions variées qui justifient l'existence de termes descriptifs précis ; on les désigne sous le nom de *placentation*. C'est un caractère important dans la description des grands groupes de plantes, utilisé souvent, par exemple, dans la distinction des familles (**fig. 133**).

La *placentation marginale* s'observe dans les carpelles libres (apocarpes) pluriovulés ; les ovules sont insérés en rang le long de la suture carpellaire, comme le long des marges d'une feuille pliée en long (**fig. 129**).

Placentation marginale : la gousse de pois ou de haricot ; la pivoine.

La *placentation axile* se trouve dans les ovaires syncarpes cloisonnés ; les marges carpellaires se rejoignent sur l'axe de l'ovaire le long duquel sont réunis les placentas (**fig. 133**) ; les ovules sont groupés sur l'axe qui unit la base de l'ovaire à son sommet (marqué par le style). Selon les cas, la zone ovulifère peut être limitée (au bas de l'ovaire, ou à son sommet...) les grains sont alors peu nombreuses par fruit ; ou elle peut occuper toute la hauteur de l'ovaire, et le fruit peut alors contenir de nombreuses grains.

Placentation axile : la morelle ; le liseron.

On parle de *placentation pariétale* lorsque les ovules sont attachés aux parois de l'ovaire ou à des excroissances de ces parois (**fig. 133**). L'ovaire est alors uniloculaire, ou cloisonné par de fausses cloisons ou des placentas intrusifs. Si les placentas sont limités à une ligne à la face interne des sutures carpellaires, la placentation est pariétale typique. Mais si les placentas tapissent la paroi interne des carpelles, des ovules étant appendus n'importe où sur la surface, c'est une *placentation pariétale diffuse* ou *laminale* (**fig. 133**). La placentation est *pariétale intrusive* si les placentas sont fortement saillants dans la cavité ovarienne qu'ils peuvent presque cloisonner.

Placentation pariétale intrusive : la gentiane, la violette.

Dans la *placentation centrale*, les ovules sont portés par une protubérance basale qui se dresse dans la cavité ovarienne (**fig. 133**) ; l'ovaire est uniloculaire et syncarpe ; le placenta est totalement indépendant de la paroi ovarienne.

Placentation centrale : la primevère, la grassette.

Les placentas sont généralement bien visibles, au moins dans le fruit. La petite taille des ovaires au moment de l'anthèse les rend d'observation plus délicate à ce stade de développement. On les repère au fait qu'ils portent les graines et qu'ils sont situés, la plupart du temps, au niveau d'une suture carpellaire, elle-même soulignée par une nervure dont la vascularisation alimente les placentas. La suture carpellaire peut être la ligne de fermeture d'un carpelle unique, ou la ligne de jonction de deux carpelles voisins ; elle est bordée, sur sa face interne, de deux placentas (un sur chacune des deux marges jointives), plus ou moins fusionnés, ou proliférants, ou indistincts selon les cas.

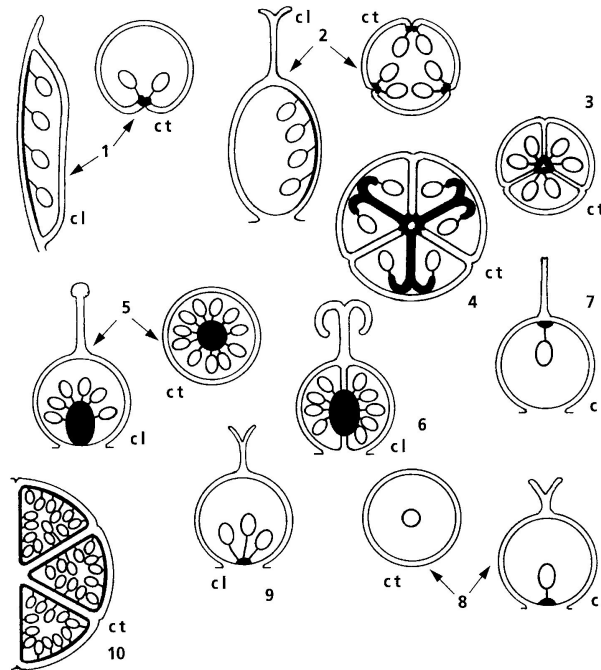


Fig. 133 - Coupes schématiques d'ovaires montrant les divers modes de placentation. La disposition des placentas se retrouve souvent chez tous les représentants d'une même famille : c'est un caractère taxonomique d'une grande importance.

Les placentas apparaissent en noir ; ils portent les ovules qui leur sont rattachés par les funicules. **cl** = coupe longitudinale ; **ct** = coupe transversale. Les traits noirs épaissis figurent les placentas. **1 - Placentation marginale** ; les placentas sont limités aux marges d'un carpelle libre refermé sur lui-même (exemples : Légumineuses, certaines Renonculacées). **2 - Placentation pariétale** ; les placentas tapissent les sutures unissant des carpelles ouverts et associés pour former un ovaire uniloculaire (cas très fréquent ; exemples : Papavéracées, Bégoniacées, Gentianacées, Orchidées). **3 - Placentation axile** ; les carpelles sont refermés sur eux-mêmes, mais unis ; l'ovaire comprend autant de loges que de carpelles. Les placentas, marginaux, sont réunis au centre de l'ovaire (cas très fréquent ; exemples : Liliacées, Géraniacées). **4 - Placentation axile à placentas intrusifs** ; semblable au cas précédent, mais les placentas se développent jusqu'à former des cloisons surnuméraires (plus ou moins complètes) qui divisent les loges ovariennes (exemple :

Cucurbitacées). **5 - Placentation centrale libre** ; le placenta se dresse au centre de la cavité ovarienne (exemples : *Primulacées*, *Lentibulariacées*).

Il ne faut pas confondre suture placentaire et nervure médiane des carpelles. Un carpelle isolé porte une forte nervure médiane, équivalente à la nervure principale d'une feuille, et opposée à la suture carpellaire (fig. 131).

Ces deux «nervures», dont seule la seconde porte les graines, sont évidentes dans la gousse de pois.

Dans un fruit syncarpe, les nervures médianes des carpelles alternent régulièrement avec les sutures carpellaires.

Sur une banane, on discerne les 3 sutures carpellaires (dont les placentas ne portent que des graines vestigiales, noires, minuscules et non fonctionnelles) et, alternant avec elles, les 3 nervures marquant le milieu de chaque carpelle (fig. 132).

Le développement du fruit. Au cours de la maturation, l'ovaire s'accroît, ses tissus se spécialisent, sa forme se modifie. Le fruit mûr est bien différent de l'ovaire dont il dérive.

Les graines sont enfermées dans le *péricarpe* (paroi du fruit) ; les tissus du péricarpe se différencient en trois couches superposées : l'*épicarpe* (pellicule superficielle), le *mésocarpe* (couche moyenne qui donne son épaisseur à la paroi du fruit) et l'*endocarpe* (couche interne tapissant l'intérieur de la loge où se tiennent les graines). A maturité, ces trois unités acquièrent des épaisseurs et des caractéristiques anatomiques très diverses selon les espèces.

L'épicarpe est :

- l'épiderme externe de la gousse de pois (fig. 131) ;
- l'épiderme luisant de la cerise (fig. 134).

Le mésocarpe est :

- la chair mince et verte mais juteuse de la gousse de pois ;
- la chair rose et sucrée de la cerise.

L'endocarpe est :

- la fine pellicule coriace qui tapisse intérieurement la gousse de pois ;
- l'épaisse couche osseuse constituant la paroi du noyau de la cerise.

6 - Placentation centrale ; semblable au cas précédent, mais la cavité de l'ovaire est cloisonnée, le placenta est porté par les cloisons (exemple : *Caryophyllacées*). **7 - Placentation apicale** ; un ovule unique est suspendu au sommet de la loge ovarienne également unique (c'est un cas peu fréquent ; exemple : *Zostéracées*). **8 - Placentation basale** ; un ovule unique se dresse au bas de la loge ovarienne (exemples : *Pipéracées*, *Chénopodiacées*, *Cypéracées*). **9 Placentation basale pluri-ovulée** ; comparable au cas précédent et à la placentation centrale libre ; quelques ovules se dressent au fond de la cavité ovarienne (cas peu fréquent ; exemple : certaines *Portulacacées*). **10 - Placentation laminaire ou pariétale diffuse** ; les placentas se développent en un feuillet qui tapisse les cavités de l'ovaire ; les ovules sont disséminés sur toute la surface interne des loges carpellaires (exemples : *Butomacées*, *Nymphéacées*).

Dans tous les cas, l'endocarpe délimite la cavité interne où l'on trouve les graines.

Dans ces deux exemples, les graines sont :

- les petits pois et
- l'amande contenue dans le noyau de la cerise.

Les tissus des fruits peuvent devenir charnus, juteux, secs, coriaces, indurés ou encore papyracés, et cette énumération n'est pas exhaustive. Ces spécialisations s'accompagnent de remaniements structuraux et d'accroissements très variables. L'organisation de l'ovaire peut s'altérer plus ou moins profondément pendant l'édification du fruit.

La fleur du chêne a un ovaire tricarPELLÉ, triloculaire ; chaque loge est uniovulée. Un seul ovule sur les trois se développera en une graine ; le fruit (gland) ne porte plus

trace des deux autres carpelles, les cloisons ayant été détruites au cours de la maturation.

La gousse de *Cassia* contient des cloisons transversales nombreuses, dures, qui délimitent autant de logettes qu'il y a de graines. Ces cloisons n'existaient pas dans l'ovaire de la fleur, ce sont des expansions de l'endocarpe et du mésocarpe qui s'insinuent entre les graines au cours de la maturation du fruit.

La fructification résulte fondamentalement de la croissance et de la différenciation de l'ovaire, mais d'autres organes de l'appareil floral peuvent également participer à l'édification du fruit, tels que :

le style :

La fleur de clématite contient plusieurs carpelles libres ; chacun devient un petit fruit contenant une seule graine, terminé par un long appendice plumeux lui permettant de s'envoler dans le vent ; cet appendice résulte de l'accroissement et de la transformation du style au cours de la fructification.

le réceptacle des organes floraux :

La fleur de pommier a un ovaire 5-carpellé (**fig. 134**) ; les carpelles sont situés au fond d'un réceptacle en forme d'urne qui porte les sépales, pétales et étamines sur ses bords ; ils sont adnés à la paroi interne de ce réceptacle. La chair de la pomme résulte de l'accroissement des tissus du réceptacle pour sa partie externe, et de ceux des carpelles pour sa partie interne ; une zone vascularisée bien visible sur la coupe du fruit marque la limite entre ces deux organes unis.

Le cynorrhodon est le fruit du rosier (**fig. 134**) ; il est constitué du réceptacle creux devenu charnu, et contenant de petits carpelles secs libres entre eux.

La fraise est le réceptacle floral devenu charnu et parfumé (**fig. 134**) ; il porte les carpelles, devenus de petits fruits secs disséminés sur la surface.

le pédicelle :

La pomme-cajou résulte de la transformation du pédicelle floral en un gros organe tendre et juteux, comestible et communément considéré comme un fruit. Le fruit au sens strict surmonte cette masse charnue ; dans une coque sèche et dure, il contient la noix de cajou, également comestible, qui est l'embryon.

Le fruit, dans l'acception commune de ce mot, peut résulter de l'union des nombreuses fleurs de l'inflorescence ; c'est le cas de l'ananas à propos duquel on pourrait parler de «fruit collectif» :

L'ananas produit un épi de fleurs mauves à ovaire infère, chaque fleur étant dans l'aisselle d'une bractée rouge ; les ovaires, densément serrés le long d'un axe épais, sont coalescents : axe, ovaires et bases des bractées forment une masse charnue-fibreuse unique, dans laquelle on distingue toutefois des lignes marquant les limites des divers organes constitutifs. Les écussons jointifs qui couvrent la surface de l'ananas correspondent chacun à une fleur ; ils constituent chacun le toit d'un fruit unitaire dérivant d'un ovaire à trois loges (c'est-à-dire à trois carpelles). Les ananas cultivés ne contiennent que des graines avortées.

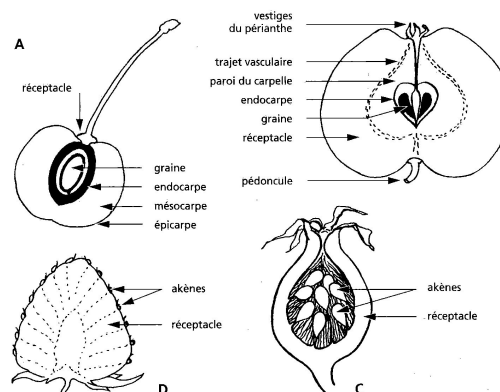


Fig. 134 - Comparaison de quelques fruits : homologues et dissemblances.

La cerise est un fruit au sens strict : elle résulte du développement d'un ovaire (constitué, dans ce cas, d'un carpelle uniovulé) ; la notion de fruit dans les autres exemples figurés doit être discutée. A - La cerise. La paroi du fruit [épicarpe mince et lisse + mésocarpe charnu + endocarpe osseux formant le noyau] dérive de la paroi carpellaire (paroi de l'ovaire de la fleur). La graine enfermée dans le noyau est entourée d'un tégument papyracé. B - La pomme est un fruit complexe. La partie extérieure du corps charnu est le réceptacle floral, invaginé, devenu charnu et tendre ; ce réceptacle portait à son sommet le périanthe et les étamines. La paroi carpellaire [épicarpe + mésocarpe charnu + endocarpe cartilagineux] adhère au réceptacle : elle forme avec lui une masse charnue continue ; seul l'endocarpe se distingue bien. C - Le cynorrhodon (fruit du rosier). Le réceptacle invaginé, charnu, en forme d'urne, contient les carpelles libres, devenus des akènes ; ils sont environnés de poils rêches ("poil à gratter"). La partie charnue du cynorrhodon ne dérive aucunement des carpelles. D - La fraise. Le réceptacle saillant, charnu et juteux, porte les petits akènes ; ces derniers seuls dérivent des carpelles.

REMARQUES

L'endocarpe osseux de la cerise, qui constitue l'enveloppe dure du noyau, est homologue des membranes blanchâtres et cartilagineuses qui entourent les logettes contenant les pépins (graines) de la pomme.

La chair de la pomme est partiellement homologue de la paroi charnue du cynorrhodon ; la partie interne, de nature carpellaire, ne se retrouve pas dans la paroi du cynorrhodon puisque, dans ce dernier, la paroi du carpelle forme la paroi mince et dure de l'akène.

Malgré la disparité des apparences, l'organisation du cynorrhodon est comparable à celle de la fraise : chez lui, le réceptacle est invaginé et non bombé-saillant. Dans ces deux cas les fruits au sens strict (akènes) ne sont pas charnus.

Ces différents exemples montrent que le mot fruit, largement intégré au langage commun, peut admettre deux définitions.

- Le fruit au *sens large* est la structure, plus ou moins complexe, associée aux graines et qui résulte de l'évolution de l'appareil floral après la floraison. C'est l'acception la plus répandue ; chacun considère qu'en mangeant une fraise, il apprécie le parfum du fruit ; ou encore qu'il se rafraîchit d'un fruit en mangeant une pomme-cajou.

— Dans un *sens restreint*, et fidèle aux définitions précises de la morphologie des plantes, le fruit est l'organe contenant les graines ; il est constitué des carpelles, auxquels sont éventuellement unis d'autres tissus. Selon cette acception stricte, nous consommons les fruits de la fraise (c'est-à-dire les petits grains qui la parsèment), mais ils ne nous procurent ni plaisir ni nourriture ; la fraise parfumée est le support de fruits insipides.

Le fruit mûr. Au terme de leur développement, les fruits présentent des aspects très divers.

Dans les **fruits charnus**, l'épicarpe, provenant en général de l'épiderme carpellaire, porte un revêtement cireux imperméable ; le mésocarpe charnu est formé de grosses cellules bourrées de matières de réserve, sucres et acides organiques essentiellement.

L'épiderme de la prune est couvert d'un enduit cireux pulvérulent, la *pruine*, qui fait que le fruit n'est pas mouillable ; cet enduit s'enlève facilement au doigt. Sous l'épiderme, la chair (mésocarpe) est tendre, juteuse, parfumée et sucrée.

L'endocarpe provenant de l'épiderme interne du carpelle est parfois charnu ; comme le mésocarpe, il est représenté par un tissu tendre, chargé de sucres ; le fruit est alors une *baie*. Si l'endocarpe est au contraire dur et osseux, il constitue la paroi d'un noyau et le fruit est une *drupe*.

Le péricarpe des **fruits secs** est entièrement constitué de tissus imperméables, secs, minces, plus ou moins durs. On trouve des intermédiaires entre fruits secs et fruits charnus, chez les plantes dont le péricarpe, ferme sans être sec, n'est cependant ni dur, ni tendre et juteux.

C'est le cas de l'amande dont la coque verte, pourtant assez ferme pour qu'on la fende, est directement homologue de la chair d'une pêche ; les deux arbres représentent d'ailleurs deux espèces voisines du même genre, *Prunus dulcis* (amandier) et *Prunus persica* (pêcher).

A maturité, le fruit se détache de la plante qui l'a produit ; les graines qu'il contient sont appelées à germer afin d'assurer la pérennité de l'espèce. Dans la majorité des cas, la dispersion des graines résulte de la nature du fruit qui permettra leur envol par le vent, leur déplacement par l'intermédiaire d'un animal, leur envoi au loin par des mouvements physiques brutaux... Les graines, au moment de leur dispersion, peuvent demeurer dans le fruit, ou en être libérées. Le fonctionnement de l'ensemble fruit-graine permet de distinguer diverses situations qu'on peut présenter comme suit :

A - Le fruit ne s'ouvre pas spontanément, c'est un fruit *indéhiscence* ;

- a. La graine reste enfermée dans le fruit, sec généralement. L'embryon germera en provoquant une déchirure simultanée de la paroi du fruit et du test de la graine.
- b. Le fruit est détruit, soit par décomposition organique sur le sol, soit parce qu'il est consommé par des animaux ; les graines sont alors libérées avant de germer.
- c. Dans de très rares espèces (telles que le palétuvier, *Rhizophora*), la germination de la graine commence avant que le fruit se détache de l'arbre producteur ; c'est une jeune plante en cours de développement qui tombera de l'arbre. On parle dans ce cas de fruit vivipare.

B - Le fruit s'ouvre spontanément, avant de se détacher de la plante productrice ou parfois après être tombé sur le sol. Cette ouverture spontanée est la *déhiscence*, le fruit est dit *déhiscent*.

La déhiscence résulte généralement de la dessiccation d'un fruit sec qui s'ouvre brutalement par suite de déformations dues à la présence, dans les tissus du péricarpe, de fibres lignifiées sensibles aux variations hygroscopiques. Si le phénomène est violent, il peut avoir un aspect explosif et provoquer l'expulsion brutale des graines.

La gousse de genêt d'Espagne éclate dans la chaleur sèche de l'après-midi ; elle envoie ses graines à deux ou trois mètres de distance. Les deux valves du fruit, brutalement séparées, se sont recourbées vers l'extérieur ; placées en atmosphère humide, elles se redressent ; placées à nouveau en atmosphère sèche, elles se recourbent. *Bauhinia purpurea* les envoie jusqu'à une quinzaine de mètres.

La dessiccation provoque l'éclatement du fruit de *Hura crepitans* (Euphorbiacée des forêts équatoriales) ; les fragments du fruit et les graines peuvent être propulsés à quarante cinq mètres de l'arbre, et le phénomène s'accompagne d'un bruit comparable à celui d'un coup de feu. Les tensions mécaniques qui apparaissent dans les tissus fibreux responsables de cette déhiscence explosive sont si fortes qu'il est impossible de conserver un tel fruit entier.

La déhiscence se produit, le plus souvent, le long de fentes dont la position, par rapport aux carpelles, sert à caractériser divers types de fruits déhiscents. D'autres types de fruits présentent des déhiscences par pores. Le phénomène de déhiscence s'observe parfois dans des fruits qu'on ne peut qualifier de secs.

Lorsqu'elle atteint sa maturité, la grosse baie d'*Ecballium elaterium*, Cucurbitacée méditerranéenne, est sous pression ; spontanément ou sous l'action d'un léger contact, la pression interne provoque une déchirure de l'épicarpe et l'éjection brutale des graines enrobées de pulpe mucilagineuse-collante.

Les bananes sauvages à petits fruits inestimables (*Ensete gillettii* d'Afrique tropicale) sont des baies qui s'ouvrent en trois valves, exposant de grosses graines noires et luisantes.

La noix de muscade, le durian, le litchi, sont des baies coriaces déhiscents, qui libèrent en s'ouvrant de grosses graines entourées d'arilles attractives pour certains animaux.

Chez les *Siparuna* (Monimiacées) ou les *Astrocaryum* (Palmiers) vivant dans la forêt amazonienne, il ne semble pas que des phénomènes mécaniques comparables à ceux décrits ci-dessus interviennent ; les fruits (ou réceptacles en tenant lieu chez les *Siparuna*) sont pulpeux même après déhiscence et l'atmosphère ambiante est humide en permanence. Ils éclatent cependant en valves inégalement déchirées, exposant leurs semences sur la paroi charnue du fruit.

Chez certaines plantes aquatiques, il semble que l'ouverture des fruits résulte de l'apparition de mucilages dans les tissus du péricarpe, en des zones définies ; les mucilages augmentent de volume à l'humidité et entraînent la rupture des parois du fruit en valves irrégulières.

Les fruits de *Nymphoides* (Ményanthacées) mûrissent dans l'eau où croît la plante ; à maturité, ils s'ouvrent en valves inégales par gélification partielle de leur paroi.

Les différents types de fruits : une classification

Les caractéristiques que nous venons d'énumérer permettent de classer les fruits en un système qui rend compte en même temps de leur structure et de leur type de fonctionnement biologique (protection et mode de dissémination des graines) (voir [fig. 133](#)).

FRUITS CHARNUS.

BAIES - Mésocarpe et endocarpe charnus contenant des graines dont le tégument est coriace ou lignifié. Les graines sont disséminées à la suite d'une action biologique (transport par un animal, ou décomposition par des microorganismes). Les baies sont généralement indéhiscents.

Baies indéhiscents : le grain de raisin, la tomate, la myrtille, l'orange, contiennent plusieurs graines et dérivent d'ovaires formés de deux ou plusieurs carpelles. L'avocat est une grosse baie contenant une seule graine et dérivant d'un carpelle unique. Il en est de même du poivre, dont les baies sont groupées en épis. Chaque fruit élémentaire de l'ananas est une baie ; l'ananas que nous consommons est un épi de baies coalescentes.

La datte est une baie à une seule graine qui provient d'un ovaire tricarPELLÉ, dont un seul carpelle se développe ; les deux autres, et leurs ovules, avortent. *Baies déhiscents* : *Ecballium*, *Myristica*...

DRUPES- Mésocarpe charnu ou coriace ; endocarpe dur, osseux, corné ou cartilagineux, contenant la ou les graines ([fig. 134](#)). Les drupes déhiscents sont peu communes.

Drupes indéhiscents : la prune, la pêche, proviennent d'un carpelle unique contenant un seul ovule.

La noix de coco contient une seule graine, mais elle dérive d'un ovaire tricarPELLÉ dont deux carpelles avortent. L'olive est comparable dans la mesure où elle dérive d'un ovaire bicarPELLÉ dont un seul carpelle se développe.

La «cerise» du caféier est une drupe à deux noyaux (ce sont les deux grains de café), contenant chacun une seule graine. Le noyau de la drupe du lierre contient cinq graines, encloses chacune dans une logette.

La framboise est un ensemble de petites drupes recouvrant un réceptacle coriace ; les carpelles étaient libres dans la fleur, ils ont évolué chacun en une drupe indépendante ou à peu près.

Drupes déhiscents : l'amande, dont le mésocarpe coriace s'ouvre en deux valves ; la noix, chez laquelle il s'ouvre en quatre valves.

FRUITS SECS INDÉHISCENTS

Ils renferment généralement une graine unique, contenue dans une loge unique. Quels que soient, à la floraison, le nombre de carpelles formant l'ovaire, et d'ovules dans chaque carpelle, le fruit ne comprendra qu'une seule graine, les autres ne se développeront pas.

En d'autres termes, si l'ovaire a, dans la fleur, plusieurs loges, le fruit n'en aura qu'une, par avortement et disparition des autres.

La noisette dérive d'un ovaire à deux loges correspondant à deux carpelles ; chaque loge contient deux ovules. Dans le fruit, un seul des quatre ovules est devenu une graine ; un carpelle (et ses deux ovules) a avorté, ainsi que l'un des ovules de l'autre carpelle.

Dans d'autres cas, l'ovaire a une loge unique bien qu'il soit constitué de plusieurs carpelles ; il ne contient généralement qu'un ovule.

Le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*) a un petit fruit triangulaire surmonté de trois stigmates, et qui contient une graine unique. Il dérive d'un ovaire uniloculaire et

uniovulé mais formé de trois carpelles comme l'attestent ses trois stigmates.

AKÈNES - Péricarpe dur ou coriace-membraneux ; une seule graine, non adhérente au péricarpe. L'akène peut provenir de l'ovaire (généralement bi- ou pluricarpellé) d'une fleur, ou d'un des carpelles libres d'une fleur.

Les akènes de pissenlit, de valériane, de *Bidens*, proviennent d'ovaires infères bicarpellés. A maturité, celui du pissenlit porte une aigrette en parachute, celui de la valériane, une aigrette de poils plumeux ; dans les deux cas, les akènes seront transportés par le vent.

L'akène du *Bidens* porte des arêtes barbelées qui accrochent le petit fruit au pelage des animaux.

Une fleur à nombreux carpelles libres donne de nombreux akènes.

A une fleur de clématite ou de pulsatile succède un bouquet d'akènes plumeux. A la fleur de fraisier, succède une fraise parsemée de petits akènes brunâtres (**fig. 134**).

A la fleur d'églantier (rosier) succède un cynorrhodon, en forme d'urne charnue au fond de laquelle sont les akènes (**fig. 134**).

CARYOPSES - («à aspect de noix») ; péricarpe coriace ou dur ; une seule graine, adhérente au péricarpe : les téguments de la graine sont résorbés et l'albumen (tissu de réserve entourant l'embryon) est au contact de la paroi du fruit. Le caryopse caractérise la famille des Graminées.

Les grains des céréales sont des caryopses (**fig. 101**) : grain de blé, de maïs, de mil, de sorgho, de riz (avant qu'il soit débarrassé de son péricarpe par polissage), mais aussi les semences des herbes des pelouses et prairies.

SAMARES- Akène portant une aile membraneuse formée par le péricarpe. Les samares sont transportées par le vent dans lequel elles tournoient.

Produisent des samares l'orme, le frêne des campagnes européennes ; le *Securidaca longepedunculata*, le *Terminalia avicennioides* des savanes africaines. L'érable produit un fruit double, formé de deux akènes portant chacun une aile : c'est une disamare.

SCHIZOCARPES - («fruits séparés») ; fruits pluriloculaires dont les loges, contenant une graine chacune, se séparent à maturité en autant d'akènes ; chaque élément est un *méricarpe* (= «morceau de fruit»).

Le fruit des Ombellifères (carotte, persil, céleri, ciguë) est un diakène : il se sépare en deux akènes à maturité.

Le fruit des Labiées (thym, menthe, sauge, basilic) est un tétrakène. L'ovaire est formé de deux loges biovulées ; la paroi de chaque loge est invaginée entre les deux ovules, placés côte à côte, qu'elle contient ; la loge est donc bilobée. L'ensemble constitue un fruit à quatre lobes contenant chacun une graine ; ces lobes se développent en quatre akènes finalement séparés.

Le fruit de *Desmodium* (Papilionacées) est une gousse dans laquelle des fausses cloisons isolent chaque graine dans une logette ; à maturité, la gousse se fragmente en autant d'articles (akènes) qu'elle contient de graines.

FRUITS SECS DÉHISCENTS

Ce sont typiquement des fruits à plusieurs graines (sauf cas particuliers). La déhiscence aboutit :

- soit à ouvrir le fruit, exposant les graines qui demeurent un temps attachées aux placentas ;
- soit à ouvrir le fruit, tandis que les graines se détachent du placenta où elles étaient appendues ; elles tomberont au moindre mouvement de la plante.

Dans la gousse de *Grotalaria retusa*, les graines se détachent avant qu'intervienne la déhiscence ; les gousses encore fermées sont utilisées comme grelots par les enfants.

- soit encore à envoyer les graines au loin à la suite d'un éclatement brutal de la paroi du fruit ; c'est alors une déhiscence explosive.

FOLLICULES- Fruits issus de carpelles isolés, déhiscents le long de la suture carpellaire. Après déhiscence, ils exposent leur surface interne et les graines portées par les placentas le long de leurs marges.

Ce sont les fruits des hellébore, des pivoines, des colatiers, du *Calotropis procera*, du dompte-venin.

GOUSSES - Fruits issus de carpelles isolés ; la déhiscence est à la fois suturale et dorsale, elle affecte deux lignes longitudinales opposées, la suture carpellaire et la nervure médiane marquant le dos du carpelle. La gousse caractérise les Légumineuses, ce type de fruit s'est aussi appelé *légume*. Mais certaines Légumineuses ont des gousses atypiques.

Les fruits du pois, du genêt, de l'arbre de Judée, sont des gousses typiques.

Le fruit du trèfle ne contient qu'une seule graine, et est indéhiscent.

Les gousses de l'arachide et du pois de terre mûrissent sous terre et sont indéhiscentes.

Celles des *Desmodium*, *Hippocrepis*, *Æschynomene*, de certains *Cassia*..., ne sont pas déhiscents mais se fragmentent en schizocarpes ; c'est aussi le cas du fruit de nombreux *Acacia* dont la gousse est dite *lomentacée* (étranglée entre les graines, elle a un aspect de chapelet).

— **CAPSULES** - Fruits syncarpes (constitués de plusieurs carpelles) s'ouvrant par des fentes totales ou partielles, par des pores ou par des clapets. Dans de nombreux cas, le fruit s'ouvre selon différents systèmes de fentes simultanément.

- **CAPSULES SEPTICIDES** - (de *Septum* = cloison et *Cædo* = briser). Elles s'ouvrent par des fentes suturales : les fentes de déhiscence apparaissent le long des lignes de suture des carpelles. La déhiscence aboutit à séparer les carpelles, chaque valve correspond à l'un d'eux. Les placentas portant les graines sont situés le long des marges des valves.

Le colchique, la digitale, le tabac, ont des capsules pluriloculaires à déhiscence septicide.

La gentiane a une capsule uniloculaire à déhiscence septicide.

- **CAPSULES LOCULICIDES** - («loges fendues»). Elles s'ouvrent par des fentes qui apparaissent au milieu de chaque carpelle, le long de sa ligne dorsale, donc au milieu de chaque loge (quand le fruit est à plusieurs loges). Chaque valve est constituée de deux moitiés de carpelles ; leur suture est au milieu de la valve, ainsi que les placentas (et les graines).

Capsules pluriloculaires à déhiscence loculicide : tulipe, lis, *Gloriosa*.

Capsules uniloculaires à déhiscence loculicide : *Begonia*, violette.

- **CAPSULES A FENTES PARAPLACENTAIRES** - Les fentes de déhiscence apparaissent de part et d'autre de la suture carpellaire, c'est-à-dire de part et d'autre de la zone tapissée intérieurement par les placentas. Après déhiscence, le fruit présente des valves stériles, ne portant ni placenta ni graines, et des structures plus étroites, plus rigides, garnies des placentas et des graines, qui représentent les marges accolées des carpelles.

Les Orchidées ont des fruits uniloculaires à déhiscence paraplacentaire.

La silique est une capsule à placentation pariétale, initialement uniloculaire, qui se trouve divisée par une fausse-cloison issue des placentas au cours de son développement. A la déhiscence, deux valves stériles se détachent, laissant en place la fausse cloison bordée des zones placentaires qui portent les graines. L'ouverture du fruit progresse de bas en haut, contrairement au sens d'ouverture des capsules déhiscents par fentes.

La silique est caractéristique de la famille des Crucifères, dans laquelle on appelle *silicule* les siliques à peine plus longues que larges. On la rencontre aussi chez des représentants de quelques familles voisines : Capparidacées (*Cleome*), Papavéracées (chélidoine), Fumariacées (*Corydalis*).

- **CAPSULES A DÉHISCENCE CIRCULAIRE = PYXIDES** («boîte») — Ce sont des capsules uniloculaires qui s'ouvrent par une fente transversale qui découpe en quelque sorte un couvercle à

leur sommet ; les graines sont libérées par la chute du couvercle.

Le fruit de la jusquiame, comme celui du mouron rouge, est une pyxide.

— **CAPSULES S'OUVRANT PAR DES DENTS APICALES** — Les fentes de déhiscence n'affectent que le sommet du fruit ; les valves se présentent comme des dents courtes.

Le fruit des oeillets s'ouvre par de courtes dents apicales aiguës.

— **CAPSULES S'OUVRANT PAR DES PORES OU PAR DES CLAPETS** — La destruction ponctuelle de la paroi du fruit crée des pores par lesquels les graines s'échappent. Dans d'autres cas, de petits fragments de paroi se soulèvent (clapets), délimitant des ouvertures à contours nets et formes constantes.

La capsule des pavots s'ouvre par des pores. Celle de *Campanula medium* s'ouvre par des clapets.

La graine

La graine, ou *semence*, résulte fondamentalement du développement d'un ovule fécondé. Elle contient un embryon et des substances de réserve, qui entourent l'embryon ou sont contenues dans ses tissus. Elle est entourée d'un *tégument* ou *test*, plus ou moins dur ou coriace, qui dérive des téguments de l'ovule (généralement au nombre de deux). La majorité des graines répond bien sûr à cette description, mais les exceptions et cas particuliers ne sont pas rares.

Le *funicule* relie la graine au placenta et assure sa nutrition au cours de son développement ; l'insertion du funicule sur la graine laisse une cicatrice, le *hile*. Le *micropyle* de l'ovule se retrouve sur la graine ; l'embryon s'est développé derrière cet orifice par lequel le tube pollinique fécondant avait pénétré ; c'est souvent au niveau du micropyle que jaillira la jeune racine lors de la germination.

Les types d'ovules. La forme de l'ovule conditionne le type d'architecture de la graine ; par conséquent, la position relative du funicule (et donc du hile) et du micropyle sur la graine permettent de reconnaître la structure initiale de l'ovule (**fig. 135**).

Bien que d'observation délicate, ce caractère est de ceux qui peuvent indiquer des relations d'affinité naturelle entre groupes de plantes ; il n'est donc pas étonnant qu'il soit en bien des cas employé pour caractériser des familles par exemple.

L'ovule *orthotrope* (de *orthos* = droit) est dressé sur un funicule court. Hile et micropyle sont à deux extrémités opposées de la graine.

L'ovule *anatrophe* (de *ana-* = vers le haut) est porté par un funicule recourbé et uni à l'ovule sur la plus grande partie de sa hauteur ; le trajet du funicule dans sa partie adnée à la graine est le *raphé* (*Raphé* = suture, couture). Hile et micropyle sont proches l'un de l'autre.

L'ovule *campylotrope* (de *campylos* = recourbé) est couché, porté latéralement par le funicule. Hile et micropyle sont approximativement sur des diamètres formant un angle droit.

La graine mûre. Les graines présentent une remarquable variété de taille, de forme, d'aspect. Il est difficile de comparer une minuscule graine d'Orchidée, réduite à quelques cellules indifférenciées entourées d'un tégument, à une noix de coco qui, elle aussi, est une graine.

La plus grosse graine, celle du cocotier des Seychelles, mesure plus de 30 cm de diamètre ; les plus petites graines sont de l'ordre du dixième de millimètre.

Les graines sont trop diverses pour qu'on puisse faire plus qu'un bref rappel de quelques types. Taille, aspect, structure du test, particularités morphologiques, sont en relation avec leur fonctionnement biologique, c'est-à-dire avec les modes de dispersion et de germination.

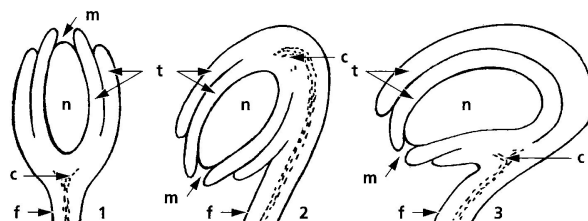


Fig. 135 - Différents types d'ovules. 1 - Ovule orthotrope. Chalaze et micropyle sont aux deux pôles opposés de l'ovule ; le funicule est du côté de la chalaze, à l'opposé du micropyle. 2 - Ovule anatrophe. Le port inversé de l'ovule résulte d'une courbure du funicule. Chalaze et micropyle sont aux pôles opposés ; le funicule est proche du micropyle. 3 - Ovule campylotrope. L'ovule est dissymétrique. Chalaze, funicule et micropyle sont réunis du même côté. Bien que d'observation délicate, le port des ovules est un caractère régulièrement utilisé en taxonomie ; il est souvent constant à l'intérieur de grandes unités systématiques telles que les familles. *c*, chalaze ; *f*, funicule ; *m*, micropyle ; *n*, nucelle qui contient le sac embryonnaire ; *t*, téguments de l'ovule.

Les graines minuscules des Orchidées sont souvent emportées par le vent ; les graines de *Striga*, fines comme une poussière, sont disséminées sur le sol de la savane par le vent et l'eau des pluies.

Les graines d'arbousier, à peine plus grosses mais noyées dans la pulpe sucrée du fruit, sont consommées et rejetées intactes par des animaux.

Les petites graines de pavot sont répandues autour de la plante mère à chaque coup de vent qui agite la capsule déhiscence.

Des graines déjà grosses sont projetées par des fruits déhiscents (haricot, euphorbes), ou dispersées par des animaux qui les délaissent lorsqu'ils mangent les fruits (corossol, sapotille).

La déhiscence peut libérer des graines munies d'un appareil de vol ; le vent les emportera. Les *Ornithogalum* des steppes, les *Stereospermum* des savanes, ont des graines ailées ; le cotonnier a des graines poilues ; le *Vincetoxicum*, le *Calotropis*, ont des graines à aigrette plumeuse.

Certaines graines sont entourées d'un *arille*, organe plus ou moins charnu résultant d'une prolifération des tissus du funicule ; l'arille entoure complètement la semence, ou non.

La noix de muscade est entourée d'un arille lacinié, rouge, qui fournit l'épice appelée macis.

La partie comestible du durian, fruit le plus apprécié des habitants du Sud-Est asiatique, est l'arille des graines, blanc-crème, tendre et parfumé, à consistance grasse.

La chair délicieuse et nacrée du litchi est l'arille juteux qui enveloppe la graine.

Le contenu de la graine. L'embryon est plus ou moins différencié dans la graine mûre ; parfois représenté par un simple massif de quelques cellules, la différenciation organique n'apparaîtra qu'au moment de la germination. Mais le plus souvent on y reconnaît déjà les principales parties de la plante (voir plus haut, chap. 9, 5)

Les réserves destinées à la nutrition de l'embryon au moment où il commencera son développement sont stockées soit dans des tissus spécialisés entourant l'embryon, soit dans l'embryon lui-même.

Graines à tissus de réserve : l'embryon est noyé dans un tissu inorganisé à rôle nutritionnel, dont il existe deux sortes. Le plus fréquent est l'*albumen*, issu du zygote accessoire à la suite de la double fécondation ; il représente un individu à part entière, généralement triploïde ; il ne dérive donc pas d'un tissu de la plante-mère. La graine contenant un albumen est dite *graine albuminée*.

L'autre type de tissus de réserve est le *périsperme* ; contrairement à l'albumen, il dérive du tissu dans lequel était noyé le sac embryonnaire (ce tissu qui constitue la masse initiale de l'ovule est appelé le *nucelle*), c'est-à-dire d'un tissu maternel ; le périsperme a donc la constitution génétique de la plante-mère. Le périsperme est généralement plaqué contre la face interne du tégument. Peu de graines en sont pourvues.

Graines albuminées : toutes les céréales ; c'est l'albumen qui contient l'amidon que l'on recherche quand on fait de la farine ; le ricin, dont l'albumen contient des réserves oléagineuses exploitées (huile de ricin).

Graines à périsperme : les chénopodes ; le poivre, dont la graine a un goût épicé qu'elle doit à son périsperme.

Graines à réserves contenues dans les tissus embryonnaires ; les cotylédons sont renflés, charnus, et la graine ne contient pas de tissus de réserve entourant l'embryon : elle est dite *exalbuminée*. En

effet, un albumen se développe précocement, puis il se trouve digéré par l'embryon qui se charge des substances de réserve au cours de la maturation de la graine.

La graine exalbuminée typique est celle des Légumineuses telles que le haricot, la fève, le pois ou la lentille. Le tégument séminale coriace contient un embryon dont les deux cotylédons, très épais, occupent chacun la moitié du volume de la graine.

CHAPITRE 11

Le vocabulaire descriptif



Le langage descriptif est certainement le premier obstacle auquel se heurte le néophyte qui aborde la botanique ; c'est aussi trop souvent une cause de découragement et de désaffection. Il est vrai que les descriptions classiques utilisent un vocabulaire spécialisé que seuls comprennent les initiés, et dont la définition ne se trouve plus dans les dictionnaires usuels de la langue française.

Pour mémoire, rappelons que la plupart de ces mots se trouvaient dans les petites éditions successives du Dictionnaire Larousse jusqu'au début du vingtième siècle (à peu près jusqu'à la Première Guerre mondiale), ce qui montre qu'ils étaient alors d'un usage courant. Il faut se souvenir que jusqu'à cette époque la botanique était enseignée dès l'école primaire.

Un langage utile

La richesse du vocabulaire est une conséquence de la diversité des formes et des structures végétales ; malgré l'unité fondamentale de l'organisation de la plante, constituée d'éléments foliaires homologues, les modifications et transformations de ces éléments sont si nombreuses que leur description a suscité la création d'un langage propre à la botanique ; les vocables sont forgés à partir du latin ou, plus souvent encore, du grec. La définition de chaque terme s'est affinée, précisée au cours des siècles, et elle est maintenant codifiée par des accords internationaux ; ces mots sont traduits dans toutes les grandes langues.

L'usage du langage botanique permet d'atteindre à une grande rigueur descriptive en un minimum de mots.

Un botaniste à qui l'on dit que les feuilles d'une plante sont *oblancéolées rétuses* sera capable, sans connaître la plante, de tracer le contour de sa feuille.

Un vocabulaire aussi particulier apparaît tout à fait nécessaire à la communication entre spécialistes, mais il faut admettre que le profane n'y a pas accès facilement : les descriptions de plantes sont plus ou moins incompréhensibles au lecteur qui n'appartient pas au cercle des botanistes entraînés. Plus encore, une longue tradition a amené les botanistes à employer des signes conventionnels pour exprimer des caractéristiques communes chez les plantes ; ces signes, fort anciens, figurent encore dans la typographie d'ouvrages usuels ([fig. 136](#) et [137](#))

C'est là une situation normale pour une science à part entière, dont l'objet est un nombre énorme d'êtres diversifiés, et dont les objectifs sont variés ; la description des plantes n'est qu'un aspect de leur étude, celui qui mène à la définition de base de l'être ; mais la plante peut être étudiée, éventuellement, à bien d'autres égards, physiologiques, morphologiques, écologiques, chimiques, agronomiques, artistiques ...

La nécessité de comprendre

La description d'une plante sert d'abord à la caractériser afin que l'espèce à laquelle elle appartient soit distinguée des autres. Elle met en évidence tous ses aspects accessibles à l'observation, et non seulement ceux qui concernent sa forme statique ; ces aspects peuvent être alors comparés aux aspects homologues des autres espèces.

Grâce à la description publiée dans un ouvrage, on peut «reconnaître» une espèce, c'est-à-dire percevoir la concordance entre une plante, unité biologique, et le texte descriptif. Au terme de cette démarche, on parvient à attribuer à la plante le nom de l'espèce à laquelle elle appartient. Pour ce faire, on compare terme à terme les éléments de la description et les observations faites sur la plante étudiée. Si l'on étudie une plante déjà nommée, on peut encore vérifier que ce nom s'applique réellement à cette plante et non à une autre.

Il apparaît donc que de nombreux utilisateurs du végétal doivent être en mesure de lire la description d'une espèce, même s'ils ne sont pas des botanistes chevronnés. Le premier souci d'un tel utilisateur, quel que soit le but de son étude, doit être en effet de s'assurer de l'identité du matériel sur lequel il travaille. Cette vérification implique la compréhension des descriptions botaniques.

Les textes descriptifs qui, pourtant, s'adressent essentiellement à des non-botanistes, sont cependant d'un haut niveau de technicité.

Les ouvrages de pharmacologie reproduisent depuis des générations d'excellentes descriptions, rédigées dans une langue de type initiatique, vite rébarbative et inaccessible à la plupart des lecteurs désignés de ce type de publications, qui sont généralement pharmaciens, médecins, chimistes, et non pas botanistes.

On peut se demander si la langue botanique est réellement indispensable. Dans les cas où l'on s'adresse surtout à des non-spécialistes, où l'on traite d'un nombre restreint d'espèces, où l'on reste hors du domaine de l'étude botanique et donc hors des contraintes de forme, du respect d'un «standard» nécessaire à toute recherche spécialisée de niveau international, il semble que seul un nombre limité de termes propres soit d'emploi obligatoire. En se limitant aux cas précités, on peut concevoir des descriptions rédigées en utilisant autant que possible les mots et les images du langage courant ; leur précision et leur concision seraient un peu amoindries, mais l'accès à la connaissance de la plante, à son nom, à la compréhension de son organisation et de sa biologie, serait facilité à beaucoup de lecteurs.

Mais n'oublions pas qu'une telle transcription ne pourrait être que l'œuvre d'un auteur possédant parfaitement la «langue botanique», et connaissant bien les plantes décrites, faute de quoi elle risquerait d'être inexacte et source d'erreurs.

SYMBOLES TRADITIONNELS				
	significations			variantes graphiques
	botanique	astronomique	alchimique	
☉	plante ANNUELLE	SOLEIL	OR	
♂	plante VIVACE	JUPITER	ÉTAIN	♂ ♂
♄	plante LIGNEUSE	SATURNE	PLOMB	♄
♂♀	HERMAPHRODITE	MERCURE	MERCURE	♂♀
♂	MÂLE	MARS	FER	
♀	FEMELLE	VÉNUS	CUIVRE	

SYMBOLES SUPPLÉMENTAIRES MODERNES			
☼	plante bisannuelle	☼	fleur actinomorphe
×	plante d'origine hybride	• •	fleur zygomorphe
+	chimère de greffe	♂♀	hermaphrodite : signe superflu puisque le symbole existe dans la tradition

Fig. 136 - Les symboles botaniques usuels. Ils figurent dans les ouvrages traitant des plantes et en particulier dans les flores. L'utilisation des symboles traditionnels dans leurs différentes acceptions, botanique et alchimique, est très ancienne.

Cependant, le vocabulaire botanique a une existence pleinement justifiée. Le nombre énorme d'espèces végétales, les caractères souvent ténus sur lesquels on les distingue, contraignent à une grande rigueur. La nécessité de l'expression véhiculaire d'une connaissance transmissible à des fins de comparaison à l'échelle de la planète, oblige à l'emploi d'un langage formel, codifié et précis à l'extrême. Ce langage ne doit en aucun cas être sous-estimé ; il se révèle utile et fonctionnel. Mais son usage, destiné aux botanistes, ne peut être imposé à tous les utilisateurs de plantes.

Phœbus	☉	Aurum
Luna	☾	Argentum
Saturnus	♄	Plumbum
Jupiter	♃	Stannum
Mars	♂	Ferum
Mercurius	☿	Argent. viv.
Venus	♀	Cuprum

Fig. 137 - Symboles botaniques et alchimiques écrits de la main de Linné en 1725. Cette liste figure dans le plus ancien manuscrit de cet auteur qui nous soit parvenu. Chaque signe représente à la fois un astre et un métal ; tous, à l'exception de celui de Lune - argent, ont en outre une signification botanique. De haut en bas : Soleil-or (= plante annuelle) ; Lune—argent ; Saturne-plomb (= plante ligneuse) ; Jupiter—étain (= plante vivace) ; Mars-fer (= plante/fleur/organe mâle) ; Mercure-mercure («vif-argent») (= plante/fleur/organe hermaphrodite) ; Vénus-cuivre (= plante/fleur/organe femelle).

Pour faciliter la compréhension des textes

L'utilisation des ouvrages classiques implique une compréhension aussi complète que possible des termes descriptifs qui y figurent. Ces mots techniques ne sont plus guère enseignés et ne figurent plus dans les dictionnaires modernes de la langue française, ou bien ils sont relativement récents et leur définition est difficile à trouver. C'est pourquoi il paraît utile de donner ici (voir les *Annexes*, p. 421) un lexique des mots et désinences (terminaisons) les plus fréquents.

Quelques termes du lexique ne figurent pas dans le texte de ce livre mais se rencontrent dans certains ouvrages plus ou moins spécialisés. Ils permettent l'emploi d'ouvrages pratiques, ouvrages de détermination des plantes (flores), d'écologie, d'horticulture, par exemple.

Les noms des plantes et les termes descriptifs spécialisés sont constitués d'éléments grecs ou latins dont la signification est

généralement en relation avec une caractéristique des plantes ou avec le sens du terme descriptif. La connaissance de quelques radicaux usuels aide à la mémorisation de ces mots particuliers ; elle permet en outre la compréhension de mots inconnus dont il n'est pas alors nécessaire de chercher la définition.

On trouvera, outre les notes étymologiques qui parsèment le texte, un rappel de la signification d'un certain nombre de racines usuelles dans les *Annexes*.



CONOUSION

CHAPITRE 12

Diversité et unité



La Diversité végétale

Les aspects et les fonctionnements des plantes sont remarquablement divers, mais l'amplitude de variabilité atteinte par les Angiospermes n'est approchée par aucun autre groupe ; certes, les modes de vie des bactéries et des Angiospermes sont aussi variés ; mais la diversité des formes, des adaptations, des chimismes, des relations avec des partenaires animaux, est propre aux plantes à fleurs. Pour en évoquer une image, pensons au bouleau des landes nordiques, au hêtre de la forêt calme, au baobab des savanes brûlantes, au banyan «étrangleur» (*Ficus*) de la forêt exubérante et moite, au cocotier des plages des tropiques ; tous sont des arbres, aussi proches -et divers- entre eux qu'ils le sont du coussinet de saxifrage qui domine le glacier, de la salicorne des vases salées, du plant de seigle au bord du champ, de la lentille d'eau qui flotte sur l'étang, de la touffe de drinn (*Aristida pungens*) accrochée au reg³² en plein Sahara, du zostère qui tapisse les fonds marins.

La diversité des espèces répond à celle des organes, des modes de vie, des adaptations ; à celle de la formidable créativité chimique du végétal ; mais aussi à la diversité animale dont la progression évolutive est indissociable de la diversification des plantes à fleurs. On pourrait dire de la plante qu'elle fait preuve d'une «inventivité» qui se déploie dans toutes les directions et lui confère l'efficacité biologique que nous avons décrite.

240 000 espèces de plantes à fleurs dans le monde ; chacune de ces espèces variable, formée d'individus tous différents ; et

le renouvellement, à chaque fécondation, de toutes ces vies diverses par le jeu de la sexualité, qui tend à accroître leur diversité à l'issue de chaque floraison.

Mais toutes ces structures, toutes ces fonctions observées, ont-elles toujours un rôle positif dans la vie de la plante ? Il semble bien que non.

Est-t-on parfois allé trop loin dans l'anthropomorphisme en voulant trouver une utilité aux spécialisations des êtres qui nous entourent ? A-t-on su «lire» le sens biologique de ces phénomènes ? Faut-il admettre que l'évolution nous paraît, en certains cas au moins, «gratuite», sans nécessité directe, inventive au-delà de l'efficace ?

La diversité des plantes à fleurs a quelque chose de foisonnant, comme le serait une imagination débridée ; elle nous paraît déborder parfois le cadre du «raisonnablement fonctionnel».

Et si cette diversité des espèces, cette variabilité des populations, exprimaient des potentialités d'adaptation non seulement à notre monde actuel, mais à des conditions inconnues ? Si elles assuraient à la vie une plasticité lui permettant de «suivre» l'évolution planétaire ? Si elles étaient la promesse d'autres formes de vie, adaptées à une planète différente ?

A cette souplesse adaptative qui porte la promesse d'une vie végétale future, répond une souplesse d'un autre ordre, inconnue chez les animaux supérieurs ; une souplesse qui autorise l'extension rapide de l'espèce et sa survie immédiate :

- l'ontogénie, jamais irrémédiablement close,
- la régénération par voie végétative souvent possible,
- l'indétermination du devenir des bourgeons,

garantissent le succès biologique de la plante dans le monde présent.

Variabilité des espèces et des structures, diversité des stratégies de développement et de reproduction ; et si ces deux phénomènes complémentaires faisaient des plantes à fleurs la plus «efficace»³³ des formes de vie évoluées ?

Unité végétale et individualité

Cette grande diversité des plantes à fleurs s'est mise en place à partir d'êtres présentant une remarquable unité de morphologie, de structure et de fonctionnement. L'élément [*feuille + son bourgeon axillaire + un entrenœud*], certes répété, transformé, assemblé, édifie tout l'organisme ; il est le module fondamental qui représente non seulement l'unité de l'individu, mais aussi celle de l'ensemble des plantes supérieures. Nous avons vu que toutes, grandes ou petites, résultent d'assemblages de feuilles.

L'être végétal, malgré la dispersion des lieux de croissance et des sites des diverses fonctions, malgré l'autonomie potentielle de chaque bourgeon capable de reconstituer la plante entière, constitue un organisme unitaire. La plante n'est pas un ensemble de rameaux juxtaposés, c'est un individu. Lorsqu'un rameau subit la vernalisation, l'ensemble de la plante devient apte à fleurir. Quand on blesse un des cotylédons d'une plantule, elle répond globalement par une réduction de sa croissance³⁴. Quand un arbre subit un stress hydrique une année, il le mémorise et sa croissance est réduite l'année suivante.

Un jeune pin sylvestre poussait annuellement de 60 cm en moyenne ; sa croissance fut normale en 1976, année exceptionnellement chaude et sèche. Mais en 1977, année normalement arrosée, sa pousse ne fut que de 28 cm ; en 1978, elle fut à nouveau normale.

Ces observations montrent la réalité de la globalité individuelle du végétal. Une laitue, un plant de tomate, un chêne ou un cocotier sont des unités biologiques à part entière, au même titre qu'un lion, un escargot, un esturgeon ou... vous.

Unité de la vie et complémentarité

L'organisation et le fonctionnement de la cellule sont fondamentalement les mêmes dans l'ensemble du monde vivant, les différences observées ne sont que du domaine des spécialisations. La cellule est le plan unitaire à partir duquel la

vie s'est déployée, selon deux directions principales, l'animal et le végétal. La reproduction sexuée est un processus unique, commun à tous les êtres cellulaires, comme est commune cette longue spirale d'ADN porteuse de codes en grande partie communs à tous.

Sur ces bases uniques qui caractérisent la vie, les êtres se sont diversifiés au fil d'évolutions multiples, vouées les unes à l'échec biologique, les autres au succès. Les formes vivantes se sont multipliées, de plus en plus complexes, tandis que persistaient des formes simples mais fonctionnellement efficaces. Certaines ont quitté l'eau originelle, au prix de bouleversements d'organisation irréversibles mais riches de potentialités ; elles ont peuplé les terres émergées jusqu'aux milieux les plus inhospitaliers.

L'évolution était d'abord apparue comme une dynamique interne à chacun des groupes fondamentaux, mais au cours de l'élaboration de ce monde vivant moderne, un fait nouveau se révéla : plantes et animaux se différenciaient ensemble, les uns en fonction de la différenciation des autres. Elle est devenue un phénomène relationnel entre les règnes. La diversification des animaux, qu'ils soient mammifères, oiseaux, insectes... est intégrée à celle des plantes à fleurs, et réciproquement. Tout se présente comme si animaux et végétaux progressaient simultanément vers un accord fonctionnel, vers une harmonie de la vie d'autant plus unifiée que ses formes sont plus diverses.

Animaux et végétaux ont progressé ensemble, manifestant des inventivités parallèles. Ils ont évolué selon deux modes proches l'un de l'autre mais distincts, comme sont en musique les modes majeur et mineur : ils ont tous deux autant de possibilités, mais différentes ; et ... les termes majeur et mineur ne signifient pas que le second est plus petit ou moins important, mais qu'il fait moins de bruit.

Au terme actuel de cette histoire, le mode végétal culmine sous forme d'un unique groupe homogène, mais diversifié en 240 000 espèces ; le mode animal culmine dans les mammifères, dominés par le seul homme. Deux partenaires indissociables dans l'histoire de leur apparition, et dans leur

devenir. Deux partenaires équivalents, l'un multiforme, plastique, reconvertible, disposant d'un registre de synthèses chimiques encore inimaginable ; l'autre uniforme et prédéfini, biologiquement caractérisé par sa plasticité psychique. Deux partenaires complémentaires et de plus en plus interdépendants.

Pendant des millions d'années, l'homme a exploité la plante à toutes fins, mais ne l'a pas menacée ; depuis Aristote, l'homme aspirait à asservir son partenaire ; le XIX^e siècle l'a vu dominer la nature de toute sa puissante technologie. Et un processus de destruction du patrimoine écologique et végétal s'est progressivement accéléré.

Au cours des cinquante dernières années, le monde naturel a considérablement reculé. Des espèces s'éteignent, et avec elles les caractéristiques biologiques, chimiques, structurales qu'elles portaient. Plus grave encore, la diversité s'estompe à l'intérieur des espèces ; un très grand nombre d'entre elles sont protégées sous forme de populations restreintes, les autres populations disparaissent : de chaque espèce, on ne conserve qu'un petit nombre de génotypes (parfois même un seul) ; les autres génotypes, avec toutes leurs variances adaptatives potentielles, s'effacent ; la variabilité, l'hétérogénéité, la multiplicité des plantes, seuls garants de la pérennité de la vie, diminuent dangereusement. Toute vie animale dépend en dernier ressort de l'efficacité biologique de la vie végétale ; la nature est d'abord un couvert végétal riche, diversifié et équilibré, les animaux qui y vivent n'en sont que la conséquence, même si, secondairement, ils jouent un rôle dans cet équilibre.

Il est temps que l'homme prenne conscience de la nécessité de respecter les êtres, si divers et différents de lui soient-ils. De reconnaître à chacun la dignité d'*être* individuel, original, irremplaçable ; d'*être* porteur de vie, ce phénomène étrange, instable et renouvelable, unique et multiple qui est certainement la caractéristique la plus remarquable de la planète Terre.

En chaque buisson, en chaque touffe d'herbe, apprendre à voir un génotype unique, un individu avec ses caractéristiques

propres. Comprendre que la survie de l'homme et, au-delà, la continuation du phénomène «vie», dépend, à terme, du foisonnement génétique des végétaux. Cesser de détruire le «désordre» naturel, fait de nombreuses espèces, pour le remplacer par un paysage artificiel appauvri où l'on plante les quelques génotypes, multipliés végétativement, que l'on cultive partout. Accepter bien sûr les destructions nécessaires au développement de l'humanité, mais les limiter au nécessaire ; être conscient du fait que les surfaces de sols écorchées, perturbées sans raison valable, sont plus étendues que celles réellement consacrées aux installations humaines.

Comprendre enfin que la dualité «homme-nature» n'est une relation ni d'opposition ni de dépendance, qu'elle est complémentarité ; cette dualité, qu'on peut aussi bien dire «homme-plante», exprime les deux faces d'un même phénomène, indissociables, l'une n'existant pas sans l'autre. Peut-on suggérer que l'avenir sera harmonie entre la plante et l'homme, ou ne sera pas ?



annexes

Lexique



Le lexique propose de brèves définitions des termes spécialisés figurant dans le texte et d'un certain nombre d'autres, rencontrés dans les ouvrages de botanique usuels aussi bien que dans les enseignements de botanique et d'écologie. Nous espérons ainsi faciliter au plus grand nombre, étudiants, professionnels des végétaux ou lecteurs non biologistes, l'accès de la plupart des livres traitant, de près ou de loin, des plantes et de la végétation.

Les Substantifs sont signalés par une initiale capitale ; le genre du nom est indiqué par :

(m) = masculin

(f) = féminin.

Les adjectifs ont une initiale minuscule. Leur désinence féminine est indiquée entre parenthèses, sauf lorsque les formes masculine et féminine sont identiques.

Les préfixes- et -suffixes sont indiqués par un tiret placé après ou avant le mot.

Les mots en caractères *italiques* sont eux-mêmes définis dans le lexique.

A

abaxial (-le) - situé du côté opposé à l'*axe* (= *antérieur*, = *ventral*).

absorbant (Poil) — cellule épidermique à rôle d'absorption, allongée en *poil*, portée par la racine jeune.

acaule — à tige extrêmement courte.

Accomodat (m) - plante présentant des modifications phénotypiques qui résultent de l'action de facteurs écologiques ; ces modifications ne sont pas génétiquement transmissibles.

acrescent (-te) - qui continue à s'accroître après avoir rempli sa fonction première : des pétales acrescents poursuivent leur croissance après la floraison.

achlamydé (-ée) - = *apérianthé*.

aciculaire — en forme d'aiguille.

acrofuge — qui progresse du sommet vers la base de l'*axe* (apparition des fleurs successives par exemple).

acropète — qui progresse de la base vers le sommet de l'*axe*.

actinomorphe — se dit d'une fleur (ou d'un ensemble d'organes homologues dans une fleur) présentant une symétrie *radiale* (= *régulier*).

acuminé (-ée) - brusquement terminé en une pointe effilée.

adaxial (-le) - situé du côté de l'*axe* (= *postérieur*, = *dorsal*).

ADN (m) — acide désoxyribonucléique ; substance dont la molécule, en double hélice très longue, est le support des caractères héréditaires.

adné (-ée) — se dit d'un organe qui adhère à un autre par union des tissus superficiels au cours de son développement.

adventice — se dit d'une plante étrangère, venue accidentellement à la suite d'une action humaine et qui ne s'intègre pas à la végétation locale.

adventif (-ve) — organe apparu secondairement, à un endroit où, habituellement, ce type d'organes ne se trouve pas.

aérifère — qui contient de l'air.

aérobie — **1** : dont le métabolisme est consommateur d'oxygène.

2 : dont le métabolisme est producteur d'oxygène.

Aérobiose (f) — mode de vie dans lequel l'organisme est consommateur d'oxygène.

Aéropalynologie (f) - étude des *pollens* en suspension dans l'atmosphère.

affine — voisin, ressemblant ; se dit d'une unité taxonomique proche d'une autre ; exprime l'*affinité* unissant ces deux unités.

Affinité (f) — relation de ressemblance entre deux individus ou deux taxons.

Agamospermie (f) — production de graines viables (et de fruits) sans intervention de la sexualité ; malgré l'apparence, c'est une *multiplication végétative*.

Aigrette (f) - bouquet de poils situé au sommet de certains fruits.

aigu (-uë) - pointu.

Aiguillon (m) - structure piquante produite par les tissus superficiels d'un organe.

Aile (f) - 1 : membrane qui borde un organe ou qui le prolonge ;

2 : pétales latéraux de la fleur des Papilionacées; sépales des Polygalacées.

ailé (-ée) - qui porte une (ou des) membrane étalée.

Aisselle (f) — intérieur de l'angle aigu formé par une feuille insérée sur une tige ; l'aisselle est orientée vers le haut de la tige.

Akène (m) - fruit sec *indéhiscent* contenant une seule graine.

Albumen (m) - tissu chargé de réserves, généralement *triploïde* et issu d'une fécondation, contenu dans la plupart des graines, au moins au début de leur développement. Certains auteurs modernes commettent l'erreur de l'appeler *endosperme*, confusion regrettable (voir ce mot).

albuminée (Graine) — qui contient un albumen.

Allèle (m) — l'une des deux formes (ou valeurs) que peut prendre un gène ; les deux allèles sont portés chacun par l'un des deux chromosomes appariés dans la cellule diploïde ; ils peuvent être identiques ou non. S'ils sont différents, ils sont responsables des deux différentes expressions d'un même caractère (exemple : le caractère «couleur de la fleur» peut avoir deux valeurs, «rose» ou «blanc» ; la couleur des fleurs d'une plante résultera de la nature des allèles réunis lors de la fécondation dont elle est issue).

Allochorie (f) - dissémination des *diaspores* par un vecteur quelconque, autre que le végétal lui-même.

Allogamie (f) - fécondation d'une fleur par du *pollen* provenant d'une autre fleur, portée par le même individu ou par un autre.

allopatrique — se dit *d'espèces* (ou de populations) habitant, à l'état naturel, des régions différentes.

Alternance de générations (f) — présence de deux phases reproductrices alternant au cours d'une filiation directe, pendant le cycle biologique d'une même catégorie d'êtres végétaux ; chaque phase se manifeste dans des individus différents, l'un haploïde, le suivant diploïde ; seule la phase haploïde est sexuée.

alterne — définit la disposition d'organes homologues insérés successivement un à un, à des niveaux différents le long d'un *axe*.

amentifère — qui porte des *chatons*.

Amphicarpie (f) — mode de fructification dans lequel une partie des semences est produite dans le sol.

amplexicaule — caractérise une feuille dont la base entoure la tige qui la porte.

Amyloplaste (m) — *plaste* spécialisé dans l'accumulation d'amidon résultant de la *photosynthèse*.

Anaérobiose (f) — mode de vie des êtres qui se développent à l'abri de l'oxygène ; l'énergie métabolique est produite par des fermentations ou des réductions (de sulfates ou de nitrates).

Anastomose (f) — réunion de nervures (ou de canaux) aboutissant à former un réseau.

Anatomie (f) — étude des tissus constituant l'organisme végétal.

anatrope (Ovule) — *ovule* (et la graine qui en résulte) sur lequel le *hile* et le *mirropyle* sont proches l'un de l'autre.

Androcée (f) - ensemble des *étamines* (organes mâles de la fleur).

Anémochorie (f) — dissémination des *diaspores* par le vent.

anémogame — se dit d'une fleur ou d'une plante dont le *pollen* est transporté par le vent.

Anémogamie (f) — mode de pollinisation dans lequel le *pollen* est transporté par le vent jusqu'à la fleur à féconder.

anémophile — = *anémogame*.

Anémophilie (f) — = *Anémogamie*.

Aneuploïdie (f) — état d'une plante dans laquelle le nombre de *chromosomes* n'est pas un multiple entier du nombre de chromosomes constituant le *génome* de base ; un chromosome de certaines paires manque ; (le nombre de chromosomes n'est pas un multiple de *n*).

Anneau de Caspari (m) - bande lignifiée continue ceinturant chaque cellule de l'endoderme au niveau des parois radiales.

annuelle — plante qui meurt, après avoir semé ses graines, au cours de l'année pendant laquelle elle a germé.

antérieur (-re) - situé du côté opposé à l'axe (= *abaxial*, = *ventral*).

Anthèle (f) — *panicule* diffuse, à rameaux longs et étalés.

Anthère (f) - partie renflée d'une *étamine* dans laquelle s'élaborent les grains de *pollen*.

Anthéridie (f) — *gamétange* dans lequel s'élaborent les *gamètes* mâles. Chez les Characées, c'est un *gamétocyste* mâle.

Anthérozoïde (m) - *gamète* mâle mobile, *cilié* ou *flagellé*, chez les végétaux ; il ne diffère des *spermatozoïdes* des animaux que par son appartenance à l'autre Règne. Comme le font la plupart des auteurs modernes, on a choisi ici d'appeler *spermatozoïdes* tous les gamètes répondant à cette définition, qu'ils soient végétaux ou animaux.

Anthèse (f) — épanouissement de la fleur correspondant à sa maturité sexuelle. C'est la floraison au sens usuel du terme.

anthropique — qui est lié ou qui a trait à l'activité humaine.

Anthropochorie (f) — dissémination des *diaspores* par l'homme et ses activités, généralement de façon involontaire.

AnthrophYTE (f) — plante commensale de l'homme, propagée (involontairement) par les activités humaines.

Antipode (f) — cellule (haploïde) du sac embryonnaire; les antipodes (au nombre de 3 ou plus) sont situées au pôle opposé au micropyle.

apérianthé (-ée) — démuné totalement de *périanthe*.

Aperture (f) — zone amincie, de forme définie, de l'*exine* du grain de *pollen*.

Apex (m) — sommet.

aphylle — sans feuilles (ou apparemment sans feuilles).

apical (-le) - situé au sommet (= à l'*apex*) d'un organe.

apiculé (-ée) - terminé par une petite pointe prolongeant abruptement une *nervure*.

apocarpe — caractérise un fruit composé de *carpelles* indépendants les uns des autres (ou d'un seul carpelle).

Apomixie (f) - multiplication *végétative* des plantes, quel qu'en soit le processus, mais sans intervention de la sexualité. Comprend, entre autres phénomènes, l'*agamospermie*.

Appareil de Golgi (m) - formé de membranes et de vésicules incluses dans le *cytoplasme*, il intervient dans le transfert des substances.

appliqué (-ée) - se dit d'un appendice qui se tient couché sur la surface qui le porte.

aquifère — se dit d'un organe ou d'un tissu gorgé d'eau.

Archégone (m ; fut parfois utilisé au féminin) — organe en forme de bouteille, formé d'une couche de cellules *haploïdes* ; il est porté par un *gamétophyte* ; il contient un *gamète* femelle (*oosphère*) dans sa partie ventrale renflée. L'archégone est un *gamétange*.

Arête (f) — longue pointe raide, dure, prolongeant abruptement un organe.

Arille (m) - structure charnue entourant incomplètement une graine, résultant de la prolifération de divers tissus superficiels situés à la base de l'*ovule*.

aristé (-ée) — prolongé par une *arête*.

articulé (-ée) — décrit un organe formé d'articles, éléments successifs séparés les uns des autres par une zone rétrécie, dilatée ou fragile.

ascendant (-te) — organe couché à sa base, puis redressé.

Ascidie (f) — organe creux, en forme d'urne ou de cornet.

Asque (f) - cellule contenant quatre *spores haploïdes* qui s'y sont formées par *méiose* (chez les champignons Ascomycètes).

Assimilat (m) - substance synthétisée par la photosynthèse, dans les tissus chlorophylliens de la plante.

Assise (de cellules) (f) — couche régulière de cellules jointives.

asymétrique — sans aucune symétrie, ni par rapport à un axe, ni par rapport à un plan.

Atélochorie (f) — dissémination des *diaspores* à proximité immédiate de la plante-mère.

atténué (-ée) — dont la largeur diminue graduellement.

Aubier (m) — bois périphérique d'un tronc d'arbre ; c'est le plus jeune, riche en eau, tendre et de teinte claire ; ses vaisseaux sont fonctionnels.

Auricule (m) - appendice prolongeant un organe de part et d'autre de son insertion.

auriculé (-ée) - se dit d'un organe plan portant deux lobes arrondis qui prolongent sa base de part et d'autre de son insertion.

Autofécondation (f) — fécondation entre un *ovule* et le *pollen*, produits par le même individu.

Autogamie (f) — fécondation d'une fleur par son propre *pollen*.

autotrophe — définit un organisme qui synthétise ses substances organiques à partir des éléments minéraux qui l'environnent.

Autotrophie (f) — état d'un être *autotrophe* : il synthétise ses constituants organiques à partir de substances minérales.

Auxèse (f) — croissance (d'un organe) résultant de l'allongement des cellules qui le constituent, mais non de *mitoses* (divisions cellulaires).

Auxine (f) — hormone de croissance végétale (acide indole-3-acétique).

Axe (m) - organe (tige, rameau ou racine) sur lequel s'insèrent d'autres organes semblables à lui, ou différents.

axile (Placentation) — les *placentas* sont groupés sur l'axe central.

axillaire — de/à l'aisselle.

B

Bactériochlorophylle (f) — substance proche de la *chlorophylle* grâce à laquelle certaines bactéries pratiquent une *photosynthèse* simple, peu performante et *anaérobie*.

Baie (f) - fruit charnu dont l'*endocarpe* est tendre comme le *mésocarpe* ; il contient généralement plusieurs graines (pépins).

Basicarpie (f) — état d'une plante dont les *semences* sont produites au bas des tiges, peu au-dessus du sol.

Baside (f) - petit appendice portant à son sommet 4 *spores haploïdes* résultant d'une *méiose* (chez les champignons Basidiomycètes).

basifuge — se dit d'un phénomène qui progresse de la base vers le sommet de l'axe (= *acropète*).

basipète — désigne un phénomène qui progresse du sommet vers la base de l'axe (= *acrofuge*).

Bec (m) - pointe raide qui prolonge un fruit sec.

bifide — profondément fendu en deux.

bilabié (-ée) - se dit d'un calice ou une corolle dont les organes constitutifs s'arrangent pour former deux *lèvres* face à face.

bilatérale (Symétrie) — symétrie par rapport à un plan ; elle définit un côté droit et un côté gauche, une face ventrale et une face dorsale.

Binom (m) - voir *Binôme*.

Binôme (m) - nom scientifique latin désignant une espèce ; il est constitué de deux mots : un substantif (le nom de *genre*) et une épithète (propre à l'*espèce*). La *nomenclature* binominale, généralisée par Linné, est seule utilisée depuis deux siècles.

Biocaenose (ou biocénose) (f) — ensemble des êtres vivants cohabitant dans un même *biotope* et constituant une communauté organisée.

Biogéographie (f) — étude et analyse de la distribution géographique naturelle des êtres vivants.

Biomasse (f) — production globale de matière vivante lors du fonctionnement d'un *écosystème*.

Biosphère (f) — couche périphérique au globe terrestre dans laquelle se trouve l'ensemble des êtres vivants. Zone où la vie est constamment possible, elle occupe la couche superficielle des terres émergées et des océans, et l'atmosphère jusqu'à une altitude d'environ 7 000 m.

Biotope (m) - milieu soumis à des conditions écologiques homogènes ; c'est le support physique d'une *biocénose*.

bipenné (-ée) - se dit quand les divisions primaires d'une feuille *pennée* (c'est-à-dire les *folioles*) sont elles-mêmes *composées-pennées*.

bisannuelle — plante qui meurt, après avoir dispersé ses graines, au cours de l'année suivant celle pendant laquelle elle a germé.

Blastochorie (f) — mode de dissémination des *diaspores* résultant de l'extension des longs rameaux pendants qui les portent.

Blastomère (m) - cellule résultant d'une *mitose* lors des stades précoces de l'édification de l'organisme.

Bois (m) - **1** : tissu complexe produit par la face interne d'un *cambium cribro-vasculaire* ; il contient le xylème secondaire ; voir *xylème*.

2 : *xylème* (et les tissus qui l'accompagnent), quelle que soit l'organisation (*primaire* ou *secondaire*) ; acception désuète (on parlait de bois primaire, ou de bois secondaire)

Bourgeon (m) - structure contenant un *méristème* susceptible de produire soit un rameau feuillé, soit un appareil floral.

Bourse (f) — *bourgeon* qui produira des fleurs, chez un arbre fruitier.

Bouturage (m) - action de multiplier (végétativement) une plante par *boutures*.

Bouture (f) - fragment isolé de plante vivante susceptible de reproduire une plante entière.

Brachyblaste (m) - rameau dont les *entrenœuds* sont très courts : les feuilles successives qu'il porte sont tassées les unes sur les autres.

Bractée (f) - feuille (différenciée ou non) associée à une fleur ou à une inflorescence.

Bractéole (f) - écaille située sur le *pédoncule* d'une fleur.

brévistylé (-ée) - fleur (ou individu) dont le *style* est nettement plus court que les *étamines*, chez une *espèce hétérostylée*.

brute (Sève) (f) - solution aqueuse de substances minérales et azotées puisée dans le sol par les *racines* et acheminée dans tout l'organisme par les

vaisseaux (= ascendante).

Bulbe (m) - appareil souterrain formé d'*écailles* charnues *imbriquées*, insérées sur un *plateau* ; il a une fonction d'organe de réserve.

Bulbille (f) - *bourgeon* renflé, compact, destiné à se détacher spontanément de la plante qui l'a produit et à se développer en une nouvelle plante. Organe de *multiplication végétative*.

C

C₃ et C₄ (Photosynthèse en) — le cycle chimique de la photosynthèse débute par la fixation de CO₂ sur une molécule acceptrice. Chez les **plantes** dites «en C₃», le premier intermédiaire stable a une molécule à 3 atomes de carbone (molécule en C₃) ; chez les **plantes** dites «**en C₄**», le premier produit est un acide dont la molécule a 4 atomes de carbone (molécule en C₄).

cactiforme — plante à tiges charnues, massives, gorgées d'eau comme le sont celles des Cactacées.

caduc (-uque) - se dit d'un organe se détachant spontanément à la fin de sa vie ou à sa maturité.

caducifolié (-ée) - qui perd ses feuilles pendant la saison défavorable.

Caïeu (m) — *bulbille* qui se développe à l'*aisselle* d'une *écaille*, dans un *bulbe*.

Cal (m) — : tissu d'abord inorganisé, résultant d'une prolifération cellulaire ; il se développe au cours de la régénération d'un individu végétal, soit lors de la cicatrisation d'une plaie, soit lors d'une culture *in vitro* ; **2** : dépôt de substances insolubles obturant les éléments conducteurs des sèves.

calcicole (Plante) — qui croît sur les sols contenant du carbonate de calcium (calcaire).

calcifuge (Plante) — qui ne supporte pas les substrats contenant du carbonate de calcium (calcaire).

Calice (m) - enveloppe externe du *périanthe*, constituée des *sépales*.

Calicule (m) - enveloppe surnuméraire, externe au *calice*, formée de pièces semblables à des *sépales*.

Callose (f) — substance dure et imperméable à molécule hélicoïdale formée de monomères de glucose.

CAM (Photosynthèse de type) — (= *Crassulacean Acid Metabolism*) elle permet aux plantes qui la pratiquent de fixer le CO₂ pendant la nuit, au contraire des autres plantes chlorophylliennes ; un grand nombre d'acides organiques interviennent dans les réactions.

Cambium (m) — = *assise génératrice* ; *assise* cellulaire assurant l'accroissement en épaisseur des organes pluriannuels chez les Dicotylédones.

campylotrope (Ovule) — *ovule* (et la graine qui en résulte) sur lequel le *hile* est à peu près à la moitié de la longueur de l'ovule, à mi-chemin entre le *micropyle* et le pôle qui lui est opposé.

canescent (-te) - couvert de poils blanc-grisâtre.

cannelé (-ée) - orné de sillons longitudinaux.

Canopée (f) - ensemble des cimes des arbres, constituant le couvert d'une forêt.

capité (-ée) - 1 : un organe grêle terminé par un renflement arrondi (en «tête d'épingle»). 2 : rassemblé en groupe compact (fleurs groupées «en tête»).

Capitule (m) - inflorescence réunissant des petites fleurs sessiles (*fleurons*) groupées sur un *réceptacle* et mimant souvent une fleur.

Capsule (f) - organe fructifère creux, à parois sèches, contenant des graines (chez les Angiospermes) ou des *spores* (chez les Mousses). Chez les Angiospermes : fruit sec, *syncarpe* et *déhiscent*.

Caractère (distinctif) (m) — caractéristique quelconque qui revêt des aspects (ou des valeurs) différents dans deux catégories d'êtres et permet de les distinguer l'une de l'autre.

Carène (f) - 1 ; expansion d'un organe en forme de carène de bateau.

2 : organe résultant de la soudure des deux pétales inférieurs, dans la fleur des Papilionacées.

Caroncule (f) - excroissance située près du hile d'une graine.

carpellaire - des *carpelles*.

Carpelle (m) - élément unitaire constituant, seul ou associé à d'autres, l'*ovaire* de la fleur. Il porte les *ovules*. Élément femelle de la fleur.

Carpophore (m) — organe fructifère dans lequel se produit la fécondation puis la *méiose* ; c'est le «champignon» que chacun connaît.

Caryopse (m) — fruit sec, *indéhiscent*, contenant une graine unique dont le *tégument* adhère à la paroi interne du fruit.

caudé (-ée) — prolongé par un long appendice étroit.

caulescent (-te) - qui produit une tige.

caulinaire — qui a trait à la tige.

cauliflore — désigne un arbre dont les fleurs poussent sur le tronc et les grosses branches et non (ou rarement) sur les rameaux ultimes.

Cellulose (f) — glucide insoluble, constituant des parois cellulaires ; ses longues molécules s'unissent entre elles pour former des fibrilles.

centrale (Placentation) — les placentas sont groupés sur un mamelon basal au centre de la cavité de l'*ovaire*.

Centriole (m) - petit organite intracellulaire à l'emplacement du *centrosome*.

Centrosome (m) - zone située près du *noyau*, dans la cellule qui organise les mouvements des microtubules sur lesquels se disposent les *chromosomes* lors de la division cellulaire.

cespiteux (-se) - qui forme des touffes.

Chablis (m) - chute naturelle d'arbres qui s'entraînent en «château de cartes».

Chamæphyte (ou chaméphyte) (f) — plante vivace dont les *bourgeons* destinés à survivre passent la saison défavorable peu au-dessus du sol.

charnu (-ue) - épais, juteux, ferme mais tendre ; caractérise les organes des plantes grasses.

chasmogame — se dit d'une fleur qui s'épanouit, qui s'ouvre, au moment où s'opère la pollinisation.

Chasmogamie (f) — mode de fonctionnement d'une fleur qui s'épanouit au moment de la pollinisation.

Chaton (m) - inflorescence en épi serré de fleurs unisexuées.

Chaume (m) - tige mince, à *nœuds* renflés, creuse sauf au niveau des nœuds (chez les Graminées).

Chéiropatérogamie (f) — mode de pollinisation dans lequel le *pollen* est transporté par des chauve-souris jusqu'à la fleur à féconder.

Chimère (f) — plante résultant du développement conjoint de deux individus différents (appartenant à des espèces, des variétés ou des cultivars différents) étroitement soudés et entremêlés, mais conservant, plus ou moins irrégulièrement, leurs caractéristiques propres. Une telle anomalie peut survenir lors d'une greffe : le méristème du greffon se trouve juxtaposé à un méristème du porte-greffe, les deux s'accolent et se développent en une seule pousse constituée d'une mosaïque de tissus appartenant aux deux partenaires, conjoints mais non confondus. Les productions des différents *bourgeons* de la chimère sont tantôt conformes au porte-greffe, tantôt conformes au greffon, tantôt participant des deux.

Chimiotropisme (m) - orientation de la croissance d'un organe en réponse à une inégalité de concentration d'une substance chimique.

Chitine (f) - substance renforçant certaines parois cellulaires chez les animaux ; c'est un glucide azoté, catégorie chimique fréquente chez les animaux mais absente chez les végétaux, à l'exception des champignons et des bactéries.

Chlorophylle (f) — pigment vert contenu dans les *chloroplastes* ; il en existe plusieurs types : les chlorophylles a et b sont les pigments assimilateurs proprement dits (les chlorophylles c et d jouent le rôle de pigments accessoires). Les molécules des chlorophylles a et b sont presque semblables : dans la chlorophylle b, un groupement aldéhyde remplace un groupement méthyle. Elles captent l'énergie lumineuse utilisée pour la synthèse des glucides.

Chloroplaste (m) - organite de structure complexe, inclus dans le *cytoplasme* ; il contient la *chlorophylle* ; c'est le siège de la photosynthèse.

-chorie - mode de dissémination des diaspores, indiqué par le préfixe.

Chorologie (f) — 1 : étude des modes de dissémination des espèces.

2 : étude de la répartition géographique et écologique des espèces (aires où l'espèce existe spontanément, et où elle pourrait exister).

Chromatophore (m) - plaste portant un pigment coloré, quel qu'il soit (chlorophylle ou autre).

Chromoplaste (m) - plaste portant un pigment coloré autre que la chlorophylle.

Chromosome (m) - filament constitué essentiellement d'ADN, supportant les caractères héréditaires (les gènes) en des zones précises ; les chromosomes ne sont individualisés et observables (au microscope) que pendant les divisions cellulaires.

Cil (m) - poil raide ; certains sont susceptibles de mouvements rythmiques permettant la natation de très petits organismes.

cilié (-ée) - bordé d'un rang de poils raides.

circadien (Rythme) — rythme diurne ; basé sur la durée du jour (24h).

circiné (-ée) - enroulé en crosse au stade juvénile.

Cires (f) - substances hydrofuges formant des cristaux (ou des pseudo-cristaux) à la surface des épidermes ; elles contribuent à former la cuticule.

Cirrhe (m) - long appendice filiforme et souple.

Cladode (m) - rameau aplati, ressemblant plus ou moins à une feuille.

Classification (f) — assemblage d'individus en groupes conceptuels (= en *taxons*), en fonction de leurs ressemblances. Ces taxons sont définis de telle sorte qu'ils s'arrangent les uns par rapport aux autres en rangs hiérarchisés.

cléistogame — se dit d'une fleur qui ne s'ouvre pas au moment de sa maturité sexuelle ; elle fructifie sans s'être jamais épanouie.

Cléistogamie (f) — mode de fonctionnement d'une fleur qui ne s'épanouit jamais.

Climax (m) - peuplement végétal stable, en équilibre avec les conditions écologiques de son *biotope*. La moindre modification affectant le milieu (due à l'action humaine par exemple) le détruit ; il est remplacé par un peuplement végétal différent, évolutif, qui tend à devenir un nouveau climax, adapté aux conditions nouvelles.

Clone (m) - population d'individus tous génétiquement identiques ; elle résulte de la multiplication *végétative* d'un unique individu.

coalescent (-te) - qui adhère à d'autres organes de même nature, mais ne leur est pas intimement soudé.

Coiffe (f) - **1** : organe conique protégeant l'*apex* d'une racine ; **2** : membrane en capuchon couvrant la *capsule* des Mousses.

Coléoptile (m) - gaine coiffant la *plumule* de l'*embryon* des Graminées lors de la *germination*.

Collet (m) - zone de transition très brève entre la racine et la tige, généralement située au ras du sol.

Collenchyme (m) - tissu de soutien vivant, dont les parois cellulaires sont renforcées par des épaissements celluloseux

Combinaison (f) — nom d'une *espèce* après son transfert d'un genre dans un autre.

Compatibilité (f) - situation dans laquelle la fécondation entre un *ovule* et un *pollen* donnés est possible.

complète (Fleur) — fleur dans laquelle tous les organes floraux (*calice*, *corolle*, *androcée* et *gynécée*) sont développés et fonctionnels.

composé (-ée) - définit un organe formé de plusieurs éléments homologues.

comprimé (-ée) - aplati latéralement.

concolore — dont les deux faces sont de même couleur.

Concrescence (f) — union de deux organes contigus au cours de leur croissance.

concrecent (-te) - décrit un organe qui s'est uni à un autre, contigu, au cours de leur croissance simultanée.

Cône (m) - fructification d'un Conifère, formée d'un *axe* portant des *écailles imbriquées* sur lesquelles sont attachés les *ovules*.

conné (-ée) — uni à un autre organe de même nature.

Connectif (m) - partie de l'étamine située entre les deux *loges d'anthère*, en prolongement du *filet*.

connivent (-te) - dont le sommet se rapproche du sommet d'un autre organe, sans y adhérer.

conservé (Nom) — se dit d'un nom scientifique de plante que l'on doit nécessairement utiliser bien qu'il ne soit pas le plus ancien pour le *taxon* qu'il désigne ; sa conservation a été décidée au cours d'un congrès international de botanique.

contorté (-ée) - tordu en spirale dans la *préfloraison*.

cordé (-ée) - se dit d'un organe plan dont la base forme deux courbes arrondies définissant entre elles un sinus profond et aigu (= «en cœur»).

cordiforme — = *cordé*.

coriace — ferme et résistant mais relativement souple, à consistance de cuir.

Corme (m) - appareil souterrain formé d'une tige épaisse, massive, bourrée de réserves, entourée d'*écailles* fines, sèches, souvent dilacérées.

Corolle (f) - enveloppe interne du *périanthe*, constituée des *pétales*.

cortical (-le) - qui a trait à une écorce.

Corymbe (m) - inflorescence de type *racème* dont les *pédicelles* floraux sont d'autant plus courts que la fleur est plus proche du sommet : l'insertion des fleurs est échelonnée, mais elles s'épanouissent toutes à peu près dans un plan.

cosmopolite — plante existant à l'état sauvage presque dans le monde entier ; elle n'est pas limitée à une région définie.

Cotylédon (m) - feuille primordiale de l'*embryon* assurant sa nutrition avant et au début de la *germination*.

Couronne (f) - cycle de pièces surnuméraires (qui sont souvent des annexes des pétales) situées à la face interne de la *corolle*.

crassulescent (-te) - = *charnu*.

crénelé (-ée) - se dit du bord d'un organe plan portant des dents arrondies-convexes.

criblés (Tubes) - cellules vivantes alignées, dans lesquelles circule la *sève élaborée* ; elles forment le *phloème*.

cribro-vasculaire — se dit d'un tissu dans lequel sont juxtaposés des éléments du *xylème* et du *phloème*.

crispé (-ée) - dont la surface est finement ridée.

cristé (-ée) — portant un appendice en forme de lame dressée, souvent ondulée, comme une crête.

Crossing-over (m) - échange de fragments de *chromosomes* entre les deux chromosomes d'une même paire, au moment de la *méiose* : une partie de l'information portée par l'un des chromosomes se trouve adjointe à la partie complémentaire portée par l'autre ; ces deux chromosomes portant des combinaisons génétiques nouvelles se sépareront et iront dans des *gamètes* différents.

Cryptophyte (f) — *trophophyte* vivace dont les *bourgeons* passent la saison défavorable à l'abri, dans le sol ou dans l'eau.

cucullé (-ée) - se dit d'un organe plan, dont le sommet est courbé en capuchon.

Cultivar (m) - forme variante obtenue par les techniques horticoles ou agricoles et qui n'existe pas dans la nature ; les cultivars n'entrent pas dans la hiérarchie taxonomique.

Cupule (f) — ensemble de bractées unies pour former une coupe, à la base d'un fruit.

cunéiforme — en forme de coin.

cuspidé (-ée) - atténué en pointe raide.

Cuticule (f) - revêtement imperméable à l'eau, plus ou moins perméable aux gaz, qui recouvre l'*épiderme*.

Cutine (f) — substance hydrofuge, composante essentielle de la *cuticule*.

Cyathe (m) - inflorescence unitaire de certaines Euphorbiacées, formée d'une fleur femelle entourée de quelques fleurs mâles et de glandes nectarifères, disposées en cyme.

Cycle (m) — ensemble de pièces homologues insérées au même niveau, dans une fleur.

Cycle biologique (m) — histoire du devenir d'un individu et de sa descendance directe entre les formations de deux *zygotes* successifs; le zygote 1 devient l'individu *diploïde* qui se développe et produit un individu-fils *haploïde* ; ce dernier donne naissance à des *gamètes* qui fusionnent, produisant le zygote 2, point de départ d'un nouveau cycle (voir *alternance de générations*).

Cyclose (f) — écoulement du *cytoplasme*, entraînant les *organites* qu'il contient en un mouvement circulaire à l'intérieur de la cellule ; ce mouvement, plus ou moins rapide, ne s'arrête qu'avec l'activité métabolique cellulaire.

Cylindre central (m) — région centrale (d'une tige ou d'une racine) dans laquelle se trouve l'*appareil vasculaire* (= *stèle*).

Cyme (f) — inflorescence dans laquelle chaque fleur termine un rameau.

Cyme bipare (f) — cyme dont les ramifications successives sont régulièrement opposées deux à deux.

Cystolithe (m) — concrétion minérale contenue dans une cellule.

Cytologie (f) — étude de la structure et du fonctionnement des cellules constituant les tissus végétaux.

Cytoplasme (m) — structure complexe à consistance de gel, qui constitue le «corps» de la cellule et qui contient le *noyau* et les divers *organites*.

Cytosol (m) — substrat fondamental, plus ou moins liquide, du *cytoplasme*.

Cytosquelette (m) — filaments distribuées dans le *cytoplasme* de la cellule.

D

Dard (m) — *bourgeon* qui produira une pousse feuillée, chez un arbre fruitier.

décurrent (-te) — qui se prolonge le long de la tige, vers le bas.

décussé (-ée) — décrit des organes *opposés* dont chaque paire forme, avec la paire précédente, un angle droit.

définie (Inflorescence) — inflorescence dans laquelle la première fleur apparue termine l'*axe* principal qui cesse de s'allonger dès la production de cette fleur.

Déhiscence (f) — ouverture d'un organe par des mouvements mécaniques élastiques, indépendants de l'état de vie des tissus.

déhiscent (-te) — se dit d'un organe qui s'ouvre par *déhiscence*.

Dendrochronologie (f) — mesure de l'âge des arbres par comptage des anneaux d'accroissement annuels du bois ; elle n'implique pas nécessairement l'abattage de l'arbre : on prélève des «carottes», laissant une blessure minime qu'on obture dès l'opération pour permettre une cicatrisation rapide.

Dendrogramme (m) — expression graphique de relations taxonomiques calculées.

denté (-ée) — organe plan dont la marge est incisée en prolongements aigus (= en dents).

denticulé (-ée) — dont la marge est finement *dentée*.

déprimé (-ée) — aplati et même légèrement creux au sommet.

diadelphé — se dit d'une fleur dont les *étamines* sont assemblées en deux groupes.

Diagramme floral (m) — représentation rigoureuse de l'organisation d'une fleur sous une forme schématique conventionnelle.

dialypétale — dont les *pétales* sont indépendants les uns des autres.

dialysépale — dont les *sépales* sont indépendants les uns des autres.

Diapause (f) — arrêt (ou ralentissement) de l'activité biologique avant l'entrée dans une saison défavorable à la vie de la plante ; la diapause apparaît en réponse à certains facteurs de l'environnement.

diaphane — incolore et translucide.

Diaspore (f) — organe destiné à disséminer et reproduire une plante ; les diaspores peuvent avoir pour origine un phénomène sexuel (ce sont des *graines*, associées ou non au fruit qui les contient) ou une multiplication *végétative*.

Dicaryon (m) — cellule contenant deux *noyaux haploïdes* (chez les champignons).

dichlamydé (-ée) — dont le *périanthe* comprend un *calice* et une *corolle*.

Dichogamie (f) — état d'une plante dont les fleurs, hermaphrodites, ont des organes mâles et femelles qui ne mûrissent pas simultanément ; voir *protandre* et *protogyne*.

dichotome — régulièrement bifurqué.

dicline — se dit d'une plante à fleurs unisexuées, les deux sexes (= les deux types de fleurs) étant portés par le même individu.

didyname — se dit d'une fleur contenant quatre *étamines* dont deux plus longues que les autres.

digité (-ée) — divisé en lobes profonds divergents dès leur base (comme les doigts d'une main).

Dimorphisme (m) — présence de deux types d'individus dans une même espèce, ou de deux types d'organes homologues dans un même individu.

dioïque — se dit d'une espèce dont les individus sont unisexués.

diploïde — caractérise un individu dont chaque cellule contient deux *génomes* homologues, soit un nombre de $2n$ chromosomes (voir aussi *haploïde*).

Diplobionte (m) — organisme dans le *cycle* biologique duquel la phase *haploïde* n'est représentée que par la *spore* : les organismes développés sont tous *diploïdes*.

discolore — dont les deux faces sont de couleurs différentes.

Disque (m) — 1 : renflement annulaire situé autour de la base de l'*ovaire* et souvent glanduleux.

2 : partie centrale d'un capitule de Compo sées, constituée de *fleurons* tubuleux.

distal (-le) — désigne l'extrémité d'un organe opposée à celle par laquelle il est fixé à son support.

distiques — (organes) disposés sur deux rangs opposés et longitudinaux, situés dans un même plan, le long d'une tige.

divariqué (-ée) — désigne des ramifications dirigées en tous sens et formant entre elles des angles très ouverts.

Domatie (f) — structure spécifiquement adaptée, développée sur un organe végétal et attirant certains petits animaux qui s'y installent (une acarodomatie héberge des acariens; une myrmécodomatie héberge des fourmis.)

dorsal (-le) — situé du côté de l'*axe* (= *postérieur*, = *adaxial*).

dorsiventral (-le) — se dit d'un organe (ou d'un organisme) présentant une symétrie *bilatérale* ; il a un côté droit et un côté gauche.

Double fécondation (f) — fécondation caractéristique des Angiospermes ; deux *spermatozoïdes* fécondent simultanément :

- l'un le *gamète* femelle, donnant un *œuf* qui évoluera en *embryon* ;
- l'autre deux noyaux *haploïdes* (les noyaux *polaires*) qui fusionnent, donnant au total une cellule *triploïde* qui est à l'origine de l'*albumen*.

Drageon (m) — chez un arbre, rameau issu d'un *bourgeon* apparu à un emplacement inhabituel pour un tel organe (sur une racine ou sur le tronc).

Drupe (f) — fruit charnu dont l'*endocarpe* est dur ; il contient généralement une seule graine, enfermée dans un *noyau*.

Ébauche (d'organe) (f) — très jeune organe, en début d'organisation.

Écaille (f) — 1: feuille réduite, *sessile*, généralement *scarieuse*, rarement verte ;

2 : petit élément plat (poil *tecteur* ou excré tion superficielle) appliqué à une surface.

Écosystème (m) — unité écologique résultant de l'association d'une *biocœnose* (peuplement vivant) et d'un *biotope* (milieu non vivant où elle se développe).

Écotype (m) — population présentant des adaptations, génétiquement fixées, à des conditions écologiques particulières. Des écotypes se distinguent dans une même *espèce*.

édaphique — qui a trait au sol et à ses relations avec les végétaux.

élaborée (Sève) (f) — solution aqueuse de substances élaborées par la plante et acheminée dans tout l'organisme par les *tubes criblés* (= descendante).

Élatère (f) — cellule allongée fixée à une *spore*, susceptible de mouvements élastiques.

elliptique — en forme d'ellipse ; la partie la plus large est au milieu du plus grand diamètre; les deux extrémités sont arrondies.

émarginé (-ée) — sommet concave, entaillé en angle rentrant, comme incisé aux ciseaux.

embrassant (-te) — se dit d'une feuille *sessile* dont la base élargie s'avance de part et d'autre de la tige.

Embryogénie (f) — phases successives de l'édification de l'embryon.

Embryoïde (m) — très petite plante obtenue par micropropagation végétative (en culture *in vitro*).

Embryon (m) — jeune individu végétal, à un stade de développement quelconque, enclos dans une graine.

Par extension, et peut-être abusivement, on appelle parfois embryon les jeunes *plantules* obtenues par micropropagation en vue de la culture *in vitro* (voir embryoïde).

embryonomique (Type) — séquence de mise en place des premiers stades du développement de l'*embryon*, caractéristique d'un ensemble de plantes.

Émonctoire (m) — organe animal dont le rôle est d'éliminer les déchets.

endémique — qui ne se trouve, à l'état spontané, que dans une région définie ; s'emploie souvent pour définir des plantes à aire naturelle restreinte.

Endocarpe (m) — tissu tapissant la face interne de la paroi du fruit.

Endoderme (m) — assise cellulaire située à la périphérie du *cylindre central*, dans une racine ; ses cellules portent un anneau lignifié.

endogène — se dit d'un phénomène dont l'origine se trouve dans l'organisme où il se manifeste.

Endosperme (m) — tissu nourricier *haploïde*, entourant l'embryon et contenu dans la graine, résultant de la différenciation du *gamétophyte* femelle. L'anglais *endosperm* désigne l'*albumen* ; de ce fait, certains ont tendance à appliquer, en français, le mot endosperme à l'albumen, ce qui est une erreur, les deux tissus n'ayant ni la même origine ni la même signification (comparer, par exemple, leurs niveaux de ploïdie).

Endozoochorie (f) — transport de semences par des animaux qui les avalent et les disséminent après un transit digestif.

engainant (-te) — dont la base est enroulée autour de la tige et l'entoure d'une gaine.

ensiforme — organe plan, étroit, long, pointu et droit.

entier (-ère) — bord d'organe lisse, sans encoches ni appendices.

entomogame — se dit d'une espèce (ou d'une plante) dont les fleurs sont fécondées par l'intermédiaire des insectes.

Entomogamie (f) — mode de pollinisation dans lequel le *pollen* est transporté par des insectes jusqu'à la fleur à féconder.

Entrenœud (m) — intervalle entre deux feuilles successives sur la tige (entre deux *nœuds*).

Éperon (m) — invagination tubuleuse d'un *sépale* ou d'un *pétale*.

Épi (m) — inflorescence formée d'un *axe* portant des fleurs *sessiles*.

Épiderme (m) — *assise* de cellules jointives qui tapisse les organes jeunes.

épigé (-ée) — qui se développe au-dessus du sol.

Épicarpe (m) — tissu de revêtement externe du fruit.

épigyne — se dit d'organes floraux portés au sommet de l'*ovaire* (celui-ci est *infère*).

Épillet (m) — portion unitaire de l'inflorescence des Graminées et des Cypéracées ; il est composé de *glumes* et de glumelles imbriquées, entre lesquelles sont les fleurs minuscules et *nues*.

Épine (f) — organe dur et pointu, résultant de la transformation d'organes divers.

épipétale — qui est porté par un *pétale*.

épiphyte — se dit d'une plante vivant sur une autre plante, à laquelle elle n'emprunte que le support.

Épithélium (m) — tissu formé de cellules jointives qui recouvre la surface des organes animaux.

Épizoochorie (f) — transport de semences accrochées (de diverses façons) sur des animaux.

Éphémérophyte (f) — plante annuelle à cycle biologique très court.

Espèce (f) — unité fondamentale de la systématique; l'espèce est constituée d'individus interféconds qui se ressemblent tous entre eux. Ce concept échappe plus ou moins à une définition constante et rigoureuse, mais sa réalité est généralement évidente.

Estivation (f) — = *Préfloraison*.

Étamine (f) — organe mâle de la fleur, produisant le *pollen*.

Étendard (m) — *pétale* médian supérieur de la fleur des Papilionacées.

étoilé (Poil) — muni de plusieurs branches étalées parallèlement à la surface qui porte le poil.

Étouffée (à l'-) — mode de culture en milieu humide et confiné qui favorise le *bouturage*.

eutrophe — milieu (aquatique le plus souvent) riche en éléments minéraux nutritifs pour les plantes.

exalbuminée (Graine) — qui ne contient pas *d'albumen* lorsque la graine est mûre ; toutefois, il persiste une assise de l'albumen (assise protéique) dans la plupart des cas.

Exine (f) — paroi externe du grain de *pollen*, structurée et constituée de sporopollénines (polymères de terpènes essentiellement).

Explant (m) — petit fragment de végétal vivant, prélevé pour être cultivé *in vitro*, sur un milieu artificiel (culture de tissu).

exsert (-te) — se dit d'un organe dépassant longuement hors de la structure au sein de laquelle il est inséré.

extrorse — décrit une *anthère* dont la *déhiscence* libère le *pollen* vers l'extérieur de la fleur (vers les *pétales*).

F

falciforme — arqué en forme de faux.

Fanaïson (f) - dynamique qui aboutit à l'état fané. Ce mot est un néologisme qui ne semble pas admis dans la langue française ; cependant, il est le seul à avoir cette signification botanique précise, ce qui justifie son usage.

farineux (-euse) — couvert de poudre cireuse semblable à une farine.

Fascicule (m) — groupe d'organes homologues insérés au même point.

fastigié (-ée) — dont les rameaux sont tous rapprochés et redressés.

Fausse cloison (f) — dans un fruit, cloison surnuméraire qui ne correspond pas à une paroi *carpellaire*.

Fécondation croisée (f) — fécondation dans laquelle les deux *gamètes* qui interviennent proviennent de deux individus différents.

ferrugineux (-euse) — couvert d'un *indument* de couleur rouille.

Feuille (f) — organe porté par la tige, accompagné d'un bourgeon axillaire situé à sa base, du côté orienté vers le haut de l'axe. La feuille, généralement aplatie transversalement au sens d'allongement de la tige, comporte normalement un limbe et un pétiole ; mais elle peut présenter des aspects très modifiés.

Fibre (f) — cellule étroite et allongée à parois épaissies par de la *lignine* (ou parfois de la *cellulose*).

-fide — indique qu'un organe plan est profondément divisé en lanières selon le schéma indiqué par le préfixe (on dira bifide, 5-fide, palmatifide...).

Filet (m) — partie inférieure, généralement filiforme, de l'*étamine* ; le filet porte l'*anthère* à son sommet.

fimbrié (-ée) — frangé d'appendices mous, plus épais que des poils.

fistuleux (-euse) — décrit un organe cylindrique et creux, souvent dilaté.

Flagelle (m) — prolongement mince, souple, très long. Souvent lié soit à la mobilité (d'un très petit organisme), soit à l'extension rapide d'une partie de l'organisme (chez une grande liane).

flagellé (-ée) — muni d'un flagelle.

Flèche (f) — sommet de l'*axe orthotrope* unique (chez les sapins par exemple).

Fleur (f) — édifice plus ou moins complexe contenant les organes sexuels de la plante et assurant l'accomplissement de la sexualité.

Fleuron (m) — fleur unitaire d'un *capitule* ; le capitule est composé de fleurons serrés les uns contre les autres.

flexueux (-euse) - plusieurs fois courbé dans des directions différentes.

foliacé (-ée) — semblable à une feuille, par son aspect ou sa consistance.

Foliole (f) — organe élémentaire d'une feuille *composée* ; elle ressemble à une petite feuille, mais est insérée sur un *pétiole* ou un *rachis* et non sur une tige, et n'a pas de *bourgeon* axillaire.

Foliolule (f) — élément unitaire d'une feuille deux fois *composée*.

Follicule (m) — fruit sec, *déhiscent* le long de la *suture carpellaire*, formé d'un seul *carpelle*.

Forme biologique (f) — type d'organisation d'une plante dont la biologie et la morphologie expriment la façon dont elle passe la saison défavorable.

Formule florale (f) — description rigoureuse de l'organisation d'une fleur sous une forme symbolique conventionnelle très brève.

Fronde (f) — feuille de fougère.

Fruit (m) — Organe qui contient les graines, et résulte du développement des organes femelles de la fleur après fécondation.

frutescent (-te) — semblable à un arbuste.

Funicule (m) — petit cordon par lequel l'*ovule* est relié au *placenta*.

G

Gaine (f) — base de feuille élargie en une enveloppe plus ou moins cylindrique, fendue longitudinalement ou non, qui entoure la tige.

Gamétange (m) — organe dans lequel s'élaborent les *gamètes* ; sa paroi est une *assise* pluricellulaire.

Gamète (m) — cellule reproductrice *haploïde* ; elle se forme à l'issue d'une *méiose* ; elle fusionnera avec une autre, de sexe opposé, lors de la reproduction sexuée.

Gamétocyste (m) — cellule dans laquelle s'élaborent des *gamètes*.

Gamétophyte (m) — organisme *haploïde* dans lequel se différencient les *gamètes*.

gamopétale — dont les *pétales* sont unis entre eux et forment un tube.

gamosépale — dont les *sépales* sont unis entre eux et forment un tube.

Gemmule (f) — *bourgeon apical* d'un embryon, situé entre les *cotylédons*, au sommet de la *tigelle*.

génératrice (assise) — = *cambium*.

générative (cellule) — cellule-mère des deux *spermatozoïdes*, dans le grain de *pollen*.

Genre (m) — groupe homogène d'*espèces* qui se ressemblent de façon évidente.

Génome (m) — lot de *chromosomes* contenu dans une cellule *haploïde* ; une cellule *diploïde* contient deux génomes homologues.

Génotype (m) — constitution génétique d'un organisme, par opposition à son aspect physique qui est son *phénotype*.

genouillé (-ée) — abruptement plié et renflé à la pliure, comme un genou.

Géocarpie (f) — production de fruits qui s'enfoncent dans la terre et y mûrissent.

Géophyte (f) — *trophophyte* dont les *bourgeons* destinés à survivre passent la mauvaise saison enfouis dans le sol.

géotrope - qui croît vers le bas (= à *géotropisme* positif).

Géotropisme (m) — orientation de la croissance d'un organe en réponse à la force de gravité terrestre.

Germination (f) — phénomène par lequel l'activité métabolique de la *plantule* augmente, permettant sa croissance, sa sortie de la graine, son implantation dans le sol et la mise en place de sa vie autonome.

Gibbosité (f) — bosse arrondie.

Gitonogamie (f) — pollinisation d'une fleur par du pollen d'une autre fleur, mais portée par le même individu.

glabre — sans poils.

glabrescent (-te) — presque sans poils.

Glande (f) — 1 : appareil sécréteur, quels que soient sa forme, sa localisation, le lieu d'émission et la nature de la sécrétion.

2 : excroissance d'aspect charnu, portée par des organes divers.

glanduleux (-euse) — se dit d'un organe portant des *glandes*.

glaucescant (-te) — presque glauque.

glauque - vert pâle, à la fois grisâtre et bleuâtre.

Glomérule (m) — groupe de fleurs *sessiles*, nombreuses, insérées au même niveau sur une tige.

Glume (f) — petite *bractée* membraneuse ; voir *épillet*.

glutineux (-euse) — collant aux doigts ; portant des glandes qui secrètent des substances collantes.

-gone — à autant d'angles vifs et de faces planes que le préfixe en indique (trigone, à trois angles et trois faces ; tétragone ou 4-gone, pentagone ou 5-gone ...).

Gorge (f) — entrée du *tube* d'une *corolle gamopétale*.

Gousse (f) — fruit sec, formé d'un seul *caipelle*, s'ouvrant par deux fentes de *déhiscence* opposées.

Graine (f) — Structure résultant du développement d'un *ovule* fécondé. Elle contient un *embryon* et des réserves nutritives, et est entourée de *téguments* protecteurs.

Grappe (f) — inflorescence formée de fleurs pédicellées ; les premières fleurs apparues sont à la base de la grappe, la floraison est *acropète*.

gras (-sse) — 1 : = *charnu*

2 : dont la surface semble grasse au toucher car elle est couverte d'un enduit cireux.

Gravitropisme (m) — = *géotropisme*.

Greffe (f) — implantation d'un *bourgeon* d'une plante sur la tige ou la racine d'une autre.

Greffon (m) — fragment de plante démunie de racines, appelé à ne produire que des rameaux feuillés et florifères, nourrie par le *porte-greffe*.

Guttation (f) — émission de gouttes d'eau par les plantes, au niveau des *hydathodes*.

Gynécée (m) — ensemble des organes femelles de la fleur.

Gynophore (m) — support du *pistil* se trouvant porté au-dessus des autres organes de la fleur.

H

Halophyte (f) — plante vivant en milieux salés.

Hampe (f) — *pédoncule* (d'inflorescence) long et démunie de feuilles.

Haplobionte (m) — organisme dont le cycle biologique est presque entièrement *haploïde* : la phase *diploïde* n'est représentée que par le *zygote*.

haploïde - caractérise un individu dont chaque cellule ne contient qu'un *chromosome* de chaque paire de chromosomes homologues : elle ne contient qu'un seul *génome*, soit un nombre de n chromosomes (voir aussi *diploïde*).

hasté (-ée) — organe plan portant deux lobes triangulaires divergents à sa base («en fer de lance»).

Hélice foliaire (f) — ligne virtuelle joignant les feuilles apparues successivement le long d'une tige.

héliophile — qui pousse à des endroits exposés au soleil.

Hélophyte (f) — plante vivant dans les marais.

Hémicellulose (f) — glucide insoluble à longues molécules participant à l'épaississement de la paroi cellulaire.

Hémicryptophyte (f) — *tropophyte* vivace dont les *bourgeons* passent la saison défavorable au ras du sol.

hémiparasite (Plante) — plante parasite qui pratique la *photosynthèse* et n'est donc pas entièrement dépendante de son hôte.

herbacé (-ée) — à consistance tendre, souple et humide, et généralement vert.

Herbier (m) — **1** : collection de plantes sèches conservées afin de permettre des études renouvelées et évolutives au cours du temps ;

2 : établissement où sont conservés des herbiers;

3 : peuplement d'herbes aquatiques enracinées au fond de l'eau.

Hercogamie (f) — état d'une plante à fleurs hermaphrodites, dont les deux sexes mûrissent simultanément, mais dans laquelle *l'autogamie* est interdite par la disposition topographique (ou mécanique) des pièces florales.

hermaphrodite — qui porte les deux sexes, mâle et femelle, tous deux fonctionnels.

Hétérophyllie (f) — état d'une plante ayant des feuilles de différentes formes.

hétérostylé (-ée) — présentant une *hétérostylie*.

Hétérostylie (f) — présence, dans une même espèce, d'individus qui se distinguent les uns des autres par la longueur relative du *style* et des *étamines* (voir aussi *brévistylé* et *longistylé*).

hétérotrophe — définit un être qui se nourrit d'éléments organiques précédemment synthétisés par d'autres organismes.

Hile (m) — point où le *funicule* s'insère sur la graine : quand celle-ci est libérée, il apparaît sous l'aspect d'une cicatrice.

hispide — couvert de longs poils raides.

hyalin (-ine) — incolore et transparent.

Hybride (m) — qui résulte de la fécondation entre individus appartenant à deux espèces différentes (ce sont des *hybrides interspécifiques*). De rares hybrides résultent d'une fécondation entre individus appartenant à deux genres différents, donc entre *génomes* encore plus dissemblables (ce sont des *hybrides intergénériques*) (voir aussi *métis*).

Hydatode (m) — = *stomate aquifère* ; pore spécialisé excréant l'eau (à l'état liquide) par *guttation* ; les hydathodes sont situées sur la marge ou au sommet des feuilles.

Hydrochorie (f) — dissémination des diaspores par l'eau.

Hydroïdes (m) — cellules allongées et mortes dans lesquelles l'eau circule (chez les Bryophytes).

Hydrophilie (f) — fécondation d'une fleur par du pollen transporté par l'eau.

Hydrophyte (f) — plante vivant dans les milieux aquatiques.

Hydrotropisme (m) — orientation de la croissance d'un organe en fonction de la présence d'eau.

Hygrophyte (f) — plante vivant dans les milieux humides.

hypertrophié (-ée) — dont le volume et celui des cellules constitutives sont augmentés.

Hyphe (m) — filament d'un champignon constitué d'une file de cellules séparées par des cloisons (comparer à *siphon*) ; les hyphes enchevêtrés constituent le *mycélium* (appareil végétatif du champignon) et le *carpophore* (appareil reproducteur).

Hypocotyle (m) — partie de l'*axe* de la *plantule* comprise entre le *collet* et l'insertion des *cotylédons*.

Hypoderme (m) — couche formée de quelques *assises* cellulaires, située sous certains *épidermes*.

hypogé (-ée) — se développant sous la surface du sol.

hypogyne — se dit d'organes floraux qui entourent la base de l'*ovaire* (celui-ci est *supère*).

I

Ichtyochorie (f) — dissémination des *diaspores* par les poissons.

imbriqué (-ée) — 1 : décrit la disposition d'organes homologues rapprochés les uns des autres, se recouvrant à-demi, tous dans le même sens comme les tuiles d'un toit.

2 : caractérise une préfloraison dans laquelle les organes d'un même cycle se recouvrent de façon progressive, l'un étant entièrement externe.

imparipenné (-ée) — qui comprend un nombre impair de *folioles* : une feuille *composée -imparipennée* a une foliole terminale.

imprimé (-ée) — tracé en creux dans la surface d'un organe.

incisé (-ée) — régulièrement et profondément découpé, comme avec des ciseaux.

Inclusion (cytoplasmique) (f) - élément inclus dans le *cytoplasme*, sans continuité avec ce dernier.

Incompatibilité (f) — impossibilité de fécondation entre un *ovule* et un *pollen* donnés.

incomplète (Fleur) — fleur dans laquelle **certains** organes floraux manquent ou ne sont pas fonctionnels.

indéfinie (Inflorescence) — inflorescence dont toutes les fleurs sont *axillaires* sur un *axe* principal qui poursuit sa croissance au cours de la floraison.

indéhiscence (-te) — se dit d'un organe qui ne s'ouvre pas spontanément à maturité pour libérer son contenu.

inférovariée (Fleur) — fleur dont l'*ovaire* est *infère*.

Indument (m) — revêtement de poils.

Indusie (f) — membrane fine recouvrant les *sore*s des fougères.

inerm — ne portant ni *aiguillons* ni *épines*.

infère — se dit d'un *ovaire* qui porte le *périanthe* de la fleur à son sommet.

Inflorescence (f) — ensemble de fleurs portées par des rameaux dont toutes les feuilles sont des *bractées*.

infraspécifique — d'un rang taxonomique inférieur à *l'espèce* ; qui a trait à de petites unités taxonomiques contenues dans une espèce.

Infrutescence (f) — ensemble de fruits résultant du développement d'une *inflorescence* après que les fleurs aient été fécondées.

inséré (-ée) — attaché, fixé (sur un organe-support).

Insertion (f) — point auquel un organe est attaché à l'organe qui le porte.

intergénérique — qui intervient entre des représentants de deux *genres* distincts.

interspécifique — qui intervient entre des représentants de deux *espèces* distinctes.

intragénérique — qui intervient entre des plantes appartenant au même *genre*.

intraspécifique — qui intervient entre des plantes appartenant à la même *espèce*.

Introgression (f) — incorporation graduelle de *caractères* génétiques étrangers au *génome* d'une *espèce*, à la suite d'hybridations naturelles répétées avec une autre espèce.

introrse — décrit une *anthère* dont la *déhiscence* libère le *pollen* vers le centre de la fleur (vers le *pistil*).

intrusif (-ive) — se dit d'un organe issu de la périphérie d'une cavité et qui croît en direction de son centre.

in vitro (Culture) — culture d'un fragment de tissu (ou d'une *plantule*) en conditions complètement artificielles et contrôlées, en tube à essai, sur un substrat nutritif artificiel ; préparation du sujet et culture sont effectuées en conditions stériles. **(Multiplication)** — multiplication *végétative* obtenue par fractionnement de fragments végétaux proliférant en culture *in vitro*.

Involucelle (m) — petit *involucre* situé au sommet des rayons d'une *ombelle*.

Involucre (m) — collerette de *bractées* à la base d'une inflorescence plus ou moins condensée.

involuté (-ée) — se dit d'un organe plan dont la marge est enroulée vers la face supérieure.

irrégulier (-ière) — = *zygomorphe*.

L

Labelle (m) — *pétale* médian *antérieur* plus grand que les autres, étalé ou pendant, dans une fleur *zygomorphe* (Orchidées).

lacinié (-ée) — irrégulièrement découpé d'incisions profondes délimitant des lobes aigus.

laineux (-euse) — couvert de poils longs, souples et frisés.

laminale (Placentation) — les *placentas* tapissent la face interne de la paroi du fruit.

lancéolé (-ée) — étroitement elliptique, atténué en pointe aux deux extrémités ; la partie la plus large est au milieu (= «en lancette»).

latent (-te) — en état de repos profond, correspondant à un arrêt quasi-total du *métabolisme*.

Latex (m) — liquide blanc, coloré ou incolore produit dans les *laticifères*, s'écoulant quand la plante est blessée ; les latex sont des polymères de l'isoprène.

Laticifères (m) — canaux unicellulaires ou pluricellulaires, ramifiés, contenant un *latex* qu'ils sécrètent.

Lenticelle (f) — pore permettant les échanges gazeux à travers le revêtement liégeux secondaire.

Leucoplaste (m) — *plaste* incolore.

Lèvre (f) — groupe d'organes faisant face à un autre groupe homologue ; les deux groupes opposés l'un à l'autre donnent à la fleur la physionomie de deux lèvres.

Liane (f) — plante grimpante.

Liber (m) — = *Phloème secondaire* (a aussi désigné le phloème primaire).

libre — qui n'est ni soudé ni adhérent à un autre organe de même nature dont il est voisin.

Liège (m) — = *suber*.

ligneux (-euse) — dont certains organes sont formés de tissus durs, *lignifiés*.

lignifié (-ée) — imprégné de *lignine*.

Lignine (f) — produit qui imprègne la paroi de certaines cellules et la rend rigide et imperméable. Les lignines sont des phénylpropanoïdes.

Ligule (f) — 1 : structure saillante (membrane ou rang de poils) située à la face supérieure d'une feuille, à la base du *limbe* (chez les Graminées et les Cypéracées).

2 : languette formée par la *corolle* des *fleurons* de certaines Composées, dont les cinq pétales allongés sont soudés et déjetés d'un côté.

ligulé (-ée) (**Fleuron, ou Capitule, ou Espèce**) — à *fleurons zygomorphes*, formant chacun une languette (*ligule*).

Limbe (m) — partie plate et élargie d'un organe plan (feuille, pétale...).

linéaire — étroit, à bords parallèles.

linnéen (-enne) — qui respecte les règles établies par Linné.

Litière (f) — couche de fragments végétaux (essentiellement feuilles mortes) en cours de décomposition, couvrant le sol dans certains *écosystèmes*.

Lobe (m) — portion dilatée d'un organe, délimitée par des rétrécissements, des sinus ou des incisions peu profonds.

-loculaire — à autant de loges que le préfixe en indique (biloculaire, à 2 loges ; triloculaire, à 3 loges ; 4-, 5-, n-loculaire, à 4, 5, n loges).

loculicide (**Capsule**) — qui s'ouvre par des fentes de *déhiscence* au milieu des loges *carpellaires*.

Loge d'anthère (f) — organe creux porté au sommet du *filet* d'une *étamine*, dans lequel s'élabore le *pollen*. L'étamine a deux loges d'anthère.

longistylé (-ée) — fleur (ou individu) dont le *style* est nettement plus long que les *étamines*, chez une *espèce hétérostylée*.

lyré (-ée) — obovale, prolongé vers le bas en *auricules* (= «en lyre»).

M

Malacophilie (f) — mode de pollinisation dans lequel le *pollen* est transporté par des mollusques.

marcescent (-te) — se dit d'un organe à vie brève qui persiste sur la plante après s'être desséché.

Maturation (f) — phénomène progressif aboutissant à la *maturité*.

Maturité (f) — état de ce qui est mûr.

Méat (m) — 1 : espace intercellulaire qui résulte de la dissociation des parois cellulaires contiguës, au niveau des angles des cellules.

2 : petite ouverture ménagée dans un tissu ou un organe.

Méiose (f) — division cellulaire au cours de laquelle les deux *génomies* de la cellule-mère *diploïde* se séparent et vont chacun dans une cellule-fille qui est de ce fait *haploïde* ; chaque paire de chromosomes homologues se dissocie sans duplication au cours de cette division. La méiose s'opère en deux divisions cellulaires au terme desquelles quatre cellules haploïdes (*spores*) sont produites (= *réduction chromatique*) (à comparer à la *mitose*, avec laquelle elle ne doit pas être confondue).

Mélistopalinologie (f) — étude des *pollens* contenus dans les miels.

Membrane plasmique (f) — elle limite le *cytoplasme* de la cellule à l'extérieur.

membraneux (-euse) - de texture fine, souple, tendre et plus ou moins translucide.

Mérèse (f) — croissance (d'un organe) résultant de divisions cellulaires.

Mérie (f) — nombre fondamental de pièces homologues constituant chacun des *cycles* d'une fleur.

Méricarpe (m) — élément d'un fruit qui se sépare spontanément des autres à maturité (= *schizocarpe*).

méristématique — se dit d'un tissu formé de cellules indifférenciées ou juvéniles.

Méristème (m) — tissu indifférencié assurant la production d'organes nouveaux.

Mésocarpe (m) — tissu formant la couche moyenne (souvent épaisse) de la paroi du fruit.

Mésophyte (f) — plante vivant dans des conditions écologiques moyennes, sans fortes contraintes.

mésotrophe — milieu (aquatique le plus souvent) moyennement riche en éléments minéraux nutritifs pour les plantes.

messicole — qui croît naturellement dans les champs de céréales.

Métabolisme (m) — ensemble des réactions chimiques et énergétiques intervenant dans un organisme (ou dans un organe/un tissu/une cellule) au cours des manifestations de la vie.

Métaxylème (m) — xylème différencié alors que la croissance de l'organe est terminée ; les vaisseaux qu'il contient ont des parois fortement lignifiées (réticulées ou ponctuées). Le métaxylème comprend le xylème secondaire et la partie du xylème primaire dont la mise en place progresse dans le sens tangentiel.

Métis (m) — résulte de la fécondation entre individus représentant deux formes distinctes, bien qu'appartenant à la même *espèce* (fécondation *intraspécifique*). Situation très fréquente chez les plantes horticoles (que l'on qualifie dans la plupart des cas, et à tort, d'hybrides).

Microbouture (f) — bourgeon prélevé sur un cal résultant d'une culture de tissus végétaux, et destiné à être lui-même cultivé *in vitro*.

Micropropagation (f) — multiplication végétative d'une plante par culture de méristèmes *in vitro*.

Micropyle (m) — petit orifice ménagé entre les marges des *téguments* de l'ovule, en face du *sac embryonnaire*.

Mise à fleur (f) — transformation d'un *méristème* qui devient une *ébauche* florale : moment où il cesse d'être *végétatif*.

Mist (m) — dispositif automatique maintenant en permanence l'humidité au moyen de pulvérisations de très fines gouttes d'eau (= brumisation).

Mitochondrie (f) — petits *organites* intervenant dans la respiration cellulaire, inclus dans le *cytoplasme*, au niveau desquels se forme l'ATP (adénosine triphosphate).

Mitose (f) — phénomène par lequel une cellule se divise en deux cellules-filles, ayant chacune des *chromosomes* en même nombre et de même composition génétique que la cellule-mère ; chaque chromosome se duplique, puis les deux chromosomes identiques se séparent et vont chacun dans l'une des deux cellules-filles.

Modèle architectural (m) — schéma de croissance et d'édification des végétaux, établi en fonction de leur rythme de développement, de l'emplacement de leurs appareils florifères et de leur mode de ramification. Les modèles architecturaux caractérisent des groupes de plantes.

monadelphé — se dit d'une *androcée* aux *étamines* unies toutes ensemble, au moins par leur base.

moniliforme — bosselé de renflements séparés par des étranglements (= «en chapelet», «en collier de perles»).

monocarpique — plante ne fleurissant qu'une seule fois et qui croît en un temps variant de quelques semaines à de nombreuses années selon les espèces, puis fleurit, fructifie et meurt.

monochlamydé (-ée) — dont le *périclypthe* ne comprend qu'un seul *cycle*.

monoïque — se dit d'une espèce dont les fleurs sont unisexuées, les deux sortes de fleurs (= les deux sexes) étant portées par le même individu.

monopodial (-le) — caractère d'une tige dont l'allongement est toujours assuré par son bourgeon *terminal*.

morphogénétique — qui concerne l'édification de la forme des organes.

Mucron (m) — petite pointe raide terminant brusquement un organe.

mucroné (-ée) — terminé par un *mucron*.

muriqué (-ée) — rugueux, couvert de protubérances pointues et dures.

Mutation (f) — modification inopinée des gènes portés par l'ADN, altérant certains caractères de l'individu mutant ; lorsque la mutation affecte une cellule intervenant dans la reproduction sexuée, le caractère modifié se transmet à la descendance.

mutique — sans pointe, ni arête, ni appendice quelconque au sommet.

Mycélium (m) — appareil végétatif formé de filaments, chez les champignons.

Mycorrhize (ou Mycorrhize, désuet) (f) — association *symbiotique* entre un champignon et les racines d'une plante vasculaire.

Myrmécochorie (f) — dissémination des *diaspores* par des fourmis.

myrmécophile — qui vit en relation étroite avec des fourmis.

N

n — 1 : nombre de *chromosomes* constituant le *génome* de base d'un individu.

2 : nombre défini.

Nastie (f) — mouvement rapide et réversible d'un organe adulte, intervenant en réponse à un *stimulus*.

naturalisé (-ée) — végétal d'origine étrangère, intégré dans la végétation naturelle où il se dissémine indépendamment des actions humaines.

Nectaire (m) — glande produisant un *nectar*.

Nectar (m) — sécrétion sucrée produite par des glandes spécialisées et émise à l'extérieur des tissus végétaux.

nectarifère — qui produit du *nectar*.

néoformé (-ée) — caractérise un *méristème* (ou l'organe qui en dérive) se développant à partir de cellules d'un organe préalablement différencié ; il n'est pas directement issu d'un autre méristème.

Nervation (f) — organisation des *nervures* d'un organe plan sur lequel elles sont visibles.

Nerville (f) — *nervures* d'ordre ultime, très fine ; les nervillees forment un réseau dans le *limbe* des feuilles.

Nervure (f) — bourrelet qui se ramifie et se distribue dans un organe, à partir de son insertion ; une nervure contient un faisceau *cribro-vasculaire* entouré de tissus protecteurs.

neutre (Fleur) — fleur stérile, dont les *étamines* et le *pistil* sont manquants ou non fonctionnels.

Niche (écologique) (f) — concept répondant à la fois à la place occupée par un organisme dans un écosystème et à la fonction qu'il y assure.

Nœud (m) — niveau de l'insertion d'une feuille sur une tige.

Nomenclature (f) — ensemble des règles, des recommandations et des traditions régissant la façon de nommer scientifiquement les plantes.

Noyau (m) — **1** : (d'une cellule) *organite* volumineux situé à l'intérieur de la cellule ; il contient le matériel génétique qui, au moment de la division cellulaire, s'individualise sous forme de *chromosomes*. **2** : enveloppe dure contenant certaines *graines*, dérivant en général des tissus internes du fruit.

Nucelle (m) — tissu *diploïde* entourant le *sac embryonnaire* dans l'*ovule*.

Nucléole (m) — *organite* contenu dans le *noyau*, qui joue un rôle essentiel dans le fonctionnement cellulaire.

nue (Fleur) — fleur démunie de *périanthe* ; elle ne comprend que les *étamines* et/ou le *pistil*.

Nyctinastie (f) — mouvement réversible d'un organe survenant le matin et, en sens inverse, le soir.

O

obcordé (-ée) — en forme de cœur, l'extrémité élargie et échancrée étant au sommet.

oblancéolé (-ée) — étroitement elliptique, la plus grande largeur étant dans la partie supérieure de l'organe.

oblong (-gue) — très allongé et arrondi aux deux extrémités.

obovale — elliptique, la plus grande largeur est dans la partie supérieure.

obtus (-se) — graduellement atténué en un sommet arrondi.

Ochréa (f) — gaine développée à la base du *pétiole* et entourant la tige, au-dessus de l'insertion du pétiole.

oligotrophe — milieu (aquatique le plus souvent) très pauvre en éléments minéraux nutritifs pour les plantes.

Ombelle (f) — inflorescence comportant des *pédicelles* rayonnants, égaux ou presque, insérés au même point.

Ombellule (f) — groupe de fleurs porté par un rameau secondaire dans une *ombelle* composée.

ombrophile — qui croît dans des régions pluvieuses.

Onglet (m) — partie inférieure, étroite et allongée, d'un *pétale*.

Ontogénèse (f) — histoire du développement d'un individu ; voir *Ontogénie*.

Ontogénie (f) — ensemble des transformations successives intervenant au cours du développement d'un individu. Elle comprend le développement embryonnaire, la croissance, la différenciation des organes, la spécialisation fonctionnelle et, chez les végétaux, l'apparition de la floraison.

Oocyste (m) — voir *oogone*. *Gamétocyste* : cellule contenant un *gamète* femelle.

Oogone (m) — cellule reproductrice qui produit le (ou les) *gamète* femelle.

Oosphère (f) — *gamète* femelle ; très grosse cellule incluse dans l'*oogone*, l'*archégone* ou l'*ovule* et destinée à être fécondée.

Oospore (f) — *zygote* entouré d'une paroi épaisse ; il est destiné à être disséminé.

Opercule (m) — partie de la paroi d'un organe creux qui peut se soulever (ou tomber) à la manière d'un couvercle.

opposé (-ée) — 1: se dit de deux organes homologues, insérés au même niveau, face à face (feuilles opposées).

2 : se dit de deux organes non homologues insérés l'un immédiatement au-dessus de l'autre (ou l'un devant l'autre) (*étamines* opposées, ou superposées, à un *pétale*).

orbiculaire — circulaire.

Oreillette (f) — lobe foliacé prolongeant une feuille à sa base, de part et d'autre de son insertion.

Organite (m) — structure ou corpuscule contenu dans le *cytoplasme* d'une cellule et ayant une organisation et un rôle définis.

Omithochorie (f) — dissémination des *diaspores* par les oiseaux.

ornithogame — se dit d'une espèce dont les fleurs sont fécondées par l'intermédiaire des oiseaux.

Ornithogamie (f) — mode de pollinisation dans lequel le pollen est transporté par des oiseaux.

orthotrope — 1 : qui croît vers le haut (= à *géotropisme négatif*).

2 : **Ovule orthotrope** : *ovule* (et la graine qui en résulte) sur lequel le *hile* et le *micropyle* sont aux deux pôles opposés.

Osmose (f) — migration de molécules d'eau à travers une membrane hémiperméable, depuis la solution la plus diluée vers la solution la plus concentrée.

osmotique (Pression ou Force) — = *potentiel hydrique*.

Ostiole (f) — pore du *stomate* ; elle s'ouvre et se ferme en fonction des variations de *turgescence* des deux cellules qui la délimitent.

Ovaire (m) — partie inférieure du *pistil* contenant une (ou des) cavité(s) dans laquelle (lesquelles) sont suspendus les *ovules*.

ovale — elliptique, la partie la plus large étant dans la partie inférieure.

Ovule (m) — organe enfermé dans *l'ovaire*, contenant le *sac embryonnaire* (*gamétophyte* femelle) chez les plantes supérieures. Constitué des *téguments* (tissus *diploïdes* de nature maternelle) il recouvre le *nucelle* (également diploïde et de nature maternelle), lui-même contenant le sac embryonnaire (organisme *haploïde* étranger à l'organisme maternel).

P

Paléobotanique (f) — étude des plantes fossiles.

Paléoclimatologie (f) — étude des climats ayant régné au cours des périodes géologiques.

Paléoécologie (f) — étude des conditions écologiques ayant régné sur Terre au cours des périodes géologiques.

palmé (-ée) — disposé de façon rayonnante, comme la paume de la main ou un éventail.

Palynologie (f) — étude des *pollens* et des spores, des plantes actuelles et fossiles, sous tous leurs aspects ; applications de la connaissance des pollens et des spores à diverses disciplines.

Panicule (f) — inflorescence rameuse à silhouette pyramidale, dont la longueur des rameaux décroît régulièrement vers le haut.

Papille (f) — excroissance de consistance tendre, plus grosse qu'un poil, à la surface d'un organe.

papilleux (-euse) — couvert de papilles.

Pappus (m) — aigrette de poils qui surmonte un *akène* (chez les Composées).

papyracé (-ée) — sec, mince, membraneux comme un papier.

parasite — être vivant aux dépens d'autres.

paraplacentaire — qui apparaît de part et d'autre du *placenta*.

parcheminé (-ée) — se dit d'une paroi coriace, épaisse, non verte.

Parenchyme (m) — tissu homogène, vivant, développé en trois dimensions, à cellules relativement peu différenciées.

pariétale (Placentation) — les *placentas* sont répartis le long des *sutures carpellaires*, à la face interne de la paroi du fruit.

paripenné (-ée) — se dit d'une feuille *composée-pennée* dont les *folioles* sont en nombre pair ; elle n'a pas de foliole terminale.

Parthénocarpie (f) — développement d'un fruit à partir d'un *ovaire* non fécondé.

pauciflore — à peu de fleurs.

pectiné (-ée) — divisé presque jusqu'à l'axe en segments nombreux, réguliers et étroits (= comme les dents d'un peigne).

pectiques — substances dont les molécules, en zig-zag et ramifiées, s'agencent, en présence d'eau, pour constituer des gels.

pectocellulosique — formé de *cellulose* et de substances *pectiques* associées.

pédalé (-ée) — décrit un type de ramification des *nervures* (d'une feuille) : deux nervures principales divergent au sommet du pétiole, et portent chacune une séquence de nervures secondaires.

Pédicelle (m) — dans une inflorescence, ramification ultime de l'axe qui porte une fleur.

Pédoncule (m) — rameau spécialisé qui porte une fleur unique ou une inflorescence.

pellucide — incolore et transparent.

pelté (-ée) — se dit d'un organe plan fixé par son centre.

penné (-ée) — disposé de part et d'autre d'un *axé* allongé, organisé comme une plume ou une arête de poisson.

pentamère — se dit d'une fleur (ou d'un *cycle* d'une fleur) dont les organes homologues sont au nombre de 5 (ou d'un multiple de 5).

pérenne — qui vit plusieurs années (= *vivace*).

perfolié — se dit d'une feuille dont le *limbe* s'étend et se soude à lui-même en une lame que traverse la tige.

Périanthe (m) — ensemble des enveloppes (généralement au nombre de deux) entourant les organes sexuels de la fleur.

Péricarpe (m) — paroi du fruit.

Péricycle (m) — assise tapissant l'*endoderme* sur sa face interne.

Périsperme (m) — tissu de réserve contenu dans la graine, issu du *nucelle* : c'est un tissu *diploïde* maternel.

Peroxisomes (m) — petits *organites* inclus dans le *cytoplasme*, intervenant dans le *métabolisme* cellulaire.

Pétale (m) — pièce appartenant à la *corolle*, enveloppe interne du *périanthe* de la fleur.

pétaldïde — se dit d'un organe généralement coloré, ayant l'aspect d'un *pétale*.

Pétiole (m) — partie étroite et allongée qui relie le *limbe* de la feuille à la tige (vulgairement, c'est la «queue» de la feuille).

Pétiolule (m) — base étroite par laquelle une *foliole* est attachée à son support.

Phalange (d'étamines) (f) — groupe d'*étamines* unies par leur base et qui occupe une place définie dans l'édifice floral.

Phanérophyte (f) — *tropophyte* de grande taille dont les bourgeons passent la mauvaise saison haut au-dessus du sol.

Phelloderme (m) — écorce secondaire interne.

Phénotype (m) — Aspect d'un organisme développé résultant de sa constitution génétique et des aléas survenus au cours de son développement.

Phloème (m) — ou *liber*. Tissu conducteur de la *sève élaborée*.

Photonastie (f) — mouvement réversible d'un organe survenant en réponse à une variation de l'éclairement.

Photopériodisme (m) — action de la longueur relative des jours et des nuits sur les plantes ; chez certaines espèces, des valeurs définies déclenchent la mise à fleur.

Photosynthèse (f) — ensemble des réactions photochimiques par lesquelles la plante, exposée à la lumière, synthétise des glucides à partir du dioxyde de carbone, et rejette de l'oxygène ; globalement, ces réactions se résument ainsi :

$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{énergie lumineuse} = \text{glucides} + \text{O}_2$.

Phototropisme (m) — orientation de la croissance d'un organe en réponse à une inégalité d'éclairement.

Phyllode (m) — *pétiole* démunie de *limbe*, ayant l'aspect et les fonctions d'une feuille.

Phyllotaxie (f) — ordonnancement, géométrique et toujours très rigoureux, des feuilles successives sur la tige qui les porte.

Phylogénie (f) — étapes successives qui marquent l'histoire évolutive d'une lignée d'êtres vivants.

Phytogéographie (f) — étude et analyse de la distribution géographique naturelle des taxons végétaux.

Phytosociologie (f) — étude analytique de l'organisation des peuplements végétaux en fonction des conditions écologiques.

pionnier (-ère) — se dit d'un végétal adapté à s'installer sur les terrains qui n'ont pas encore été colonisés par la végétation.

Pistil (m) — organe femelle de la fleur, constitué d'un ou plusieurs *carpelles* unis. On reconnaît dans le pistil l'*ovaire*, prolongé du *style*, lui-même terminé par le *stigmate*.

Pistillode (m) — *pistil* stérile, plus ou moins rudimentaire.

Placenta (m) — tissu portant les *ovules* ; il borde les *carpelles* et est vascularisé.

Placentation (f) — disposition des *placentas* ovulifères dans l'*ovaire* ou dans un fruit ; organisation des *carpelles* qui constituent l'*ovaire*. Elle peut être *axile*, *centrale*, *laminale* ou *pariétale*.

plagiotope — qui croît perpendiculairement à la force de gravité (horizontalement).

Plante grasse (f) — plante dont certains organes aériens sont *hypertrophiés*, gorgés d'eau.

Plantule (f) — 1 : *embryon* au terme de son développement, contenu dans la *graine* mûre avant la *germination*.

2 : petite plante produite par un organe spécialisé et résultant d'une multiplication *végétative*.

Plasmode (m) — masse de *cytoplasme* sans forme définie, non cloisonnée et contenant de nombreux *noyaux*.

Plasmodesme (m) - pont cytoplasmique tenu unissant les *cytoplasmes* de deux cellules voisines, à travers la paroi.

Plasmolyse (f) — état d'une plante dont les cellules manquent d'eau : leur *cytoplasme* se détache de la paroi cellulaire en raison du déficit de pression hydrostatique ; elle entraîne la *fanaison*.

Plaste (m) — *mitochondries* spécialisées, portant la *chlorophylle*, ou d'autres pigments, ou encore de l'amidon.

Plateau (m) — organe large et plat (c'est une tige très courte) sur lequel s'insèrent les *écailles* d'un *bulbe*.

pléiomère — se dit d'une fleur dont les cycles comportent des organes plus nombreux qu'il n'est typique chez la plante.

Ploïdie (f) — état d'une plante en fonction du nombre de *génomes* qu'elle contient (*haploïde*, *diploïde*, *polyploïde*...)

Plumule (f) — ensemble formé par le *bourgeon* apical d'un *embryon* (*gemmule*) et les deux premières *ébauches* de feuilles, contenu entre les *cotylédons*.

pluriloculaire — qui contient plusieurs loges.

Pneumatophore (m) — racine spécialisée à rôle respiratoire.

Poil (m) — production épidermique formée d'une ou quelques cellules.

polaire (Noyau) — noyau *haploïde* homologue de celui du *gamète* femelle, à l'origine de l'*albumen* après fusion avec deux autres noyaux.

Pollen (m) — corpuscules différenciés à l'intérieur de l'*anthère* de l'*étamine*. Chaque grain de pollen est un *gamétophyte* mâle entouré d'une enveloppe protectrice (*exine*).

Pollinie (f) — amas de *pollen* aggloméré, transporté en un bloc par les insectes.

pollinique (Tube) — boyau développé par le grain de *pollen* et qui amène les *spermatozoides* jusqu'à l'*ovule* à féconder.

pollinisateur (-trice) — qui transporte le *pollen* jusqu'à la fleur susceptible d'être fécondée.

polycarpique — 1 : plante *pérenne* qui refleurit régulièrement chaque année.

2 : fleur (ou plante) dont le *gynécée* est constitué de plusieurs *carpelles* indépendants les uns des autres.

Polyembryonie (f) — présence de plusieurs *embryons* dans la même graine, résultant : — soit des fécondations simultanées de cellules *haploïdes* équivalentes à l'*oosphère* (tous les embryons sont des individus équivalents, diploïdes et génétiquement nouveaux);

— soit de bourgeonnements à partir de différents tissus de la graine ou de l'*embryon* lui-même (les différents embryons situés côte à côte ont des

significations différentes, certains pouvant résulter d'une multiplication de type végétatif).

polygame — se dit d'une espèce dont chaque individu porte des fleurs hermaphrodites et unisexuées juxtaposées.

polymorphe — dont la forme varie d'un individu à l'autre (*espèce* polymorphe), ou d'un organe à son homologue, à l'intérieur de la même plante ou non (feuilles polymorphes, graines polymorphes).

Polynôme (m) — nom scientifique formé d'un nombre quelconque de mots (souvent nombreux) et désignant une *espèce* ; ces noms ont disparu au profit des *binômes* linnéens.

polyploïde — se dit d'un organisme dont le niveau de *ploidie* est supérieur à deux.

Polyploïdie (f) - état d'une plante dans laquelle les cellules contiennent plus de deux *génomés* homologues : elles peuvent contenir $3n$ *chromosomes* (et sont alors *triploïdes*), $4n$ *chromosomes* (*tétraploïdes*) ou plus... La polyploïdie, phénomène fréquent dans les plantes à fleurs (la moitié d'entre elles environ seraient polyploïdes), est très exceptionnelle au contraire chez les animaux.

ponctué (-ée) - marqué de très petits points, opaques ou translucides.

Porte-greffe (m) - plante munie de ses racines assurant la nutrition hydro-minérale d'un *greffon*.

postérieur (-eure) — situé du côté de l'*axe* (= *adaxial*, = *dorsal*).

Potentiel hydrique (m) — mesure de la force nécessaire permettant le passage de molécules d'eau, d'une solution vers une autre plus concentrée, à travers une membrane hémiperméable par le phénomène d'*osmose* (= pression *osmotique*).

Préfloraison (f) — disposition des pièces du *périanthe* dans le bouton floral.

prélinnéen (-éenne) — antérieur à la publication de l'œuvre de Linné qui établit la nomenclature binominale (1^{er} mai 1753).

primaire - 1 : (Formation, Organisation, Structure, Tissu...) — définit l'organisation de l'appareil *cribro-vasculaire*, (le seul type d'organisation présent chez les Monocotylédones sauf exceptions) se mettant en place précocement, dans un organe en cours de différenciation.

2 : axe principal portant des axes homologues apparus postérieurement.

Primordium (m) — ébauche d'organe encore constituée de tissu *méristématique*.

Priorité (Règle de) (f) — règle selon laquelle une plante doit être désignée par le plus ancien nom scientifique qui lui a été attribué depuis le 1^{er} mai 1753.

Proembryon (m) - très jeune individu au début de son développement, peu après la constitution du *zygote* et avant que les organes de l'*embryon* soient différenciés.

prolifère (Fleur) — fleur dont le centre donne naissance à un rameau souvent terminé par une autre fleur (c'est une monstruosité).

Propagule (f) — organe permettant la multiplication et la dissémination *végétatives* des végétaux ; terme surtout utilisé chez les Algues et les Bryophytes.

Proplastides (m) — petits organites précurseurs des *plastides*, en particulier des chloroplastes et leucoplastes.

protandre - se dit d'une fleur *hermaphrodite* dont les *étamines* sont fonctionnelles alors que le *pistil* est encore immature.

Protandrie (f) — état d'une fleur *hermaphrodite* dont les *étamines* sont mûres avant le *pistil*.

Prothalle (m) — organisme *haploïde* (*gamétophyte*).

protogyne — se dit d'une fleur *hermaphrodite* dont le *pistil* est fonctionnel alors que les *étamines* sont encore immatures.

Protogynie (f) — état d'une fleur *hermaphrodite* dont le *pistil* est mûr avant les *étamines*.

Protoplaste (m) — cellule isolée par dissociation d'un tissu préalablement différencié, et cultivée sur milieu artificiel, *in vitro*.

Protoxylème (m) — xylème différencié alors que l'organe est en cours de croissance ; les vaisseaux qu'il contient ont des parois faiblement lignifiées (annelées ou spiralées). C'est la partie initiale du xylème primaire, celle dont la différenciation progresse dans le sens radial.

proximal (-le) — désigne l'extrémité d'un organe par laquelle il est fixé à son support.

Pruine (f) — enduit cireux qui couvre l'*épiderme*.

pruineux (-euse) — couvert d'un enduit cireux, ténu, formant comme une rosée qui s'essuie du doigt (l'*épiderme* de la prune est pruineux).

Pseudobulbe (m) — rameau court et charnu, portant généralement des feuilles, chez les Orchidées.

Pseudopode (m) — lobe formé par une extension du *cytoplasme* lors de la reptation d'un *plasmode* (ou d'un être amiboïde).

pubescent (-te) — couvert de poils fins, courts et souples.

pulvérulent (-te) — couvert d'un enduit poudreux, d'aspect farineux.

Pulvinus (m) — renflement situé à la base d'un organe susceptible de *nasties* ; il est responsable des mouvements de l'organe.

Pyrophyte (f) — plante dont la biologie est liée au passage annuel du feu de broussailles.

Pyxide (f) — fruit sec (*capsule*), s'ouvrant spontanément par un opercule qui se détache.

Q

-quètre — à autant d'angles vifs et de faces concaves que le préfixe en indique (triquètre, tétraquètre ou 4-quètre...).

quinconcial (-le) — disposition d'une séquence de pièces homologues sur la tige ou le réceptacle, dans laquelle deux pièces successives sont séparées par un angle équivalent à $2/5$ de circonférence (144°).

R

Racème (m) — inflorescence formée de fleurs pédi-cellées se suivant en ordre *acropète* (= *grappe*).

Rachis (m) — **1** : prolongement du *pétiole* sur lequel sont insérées les *folioles* d'une feuille *composée-pennée*.

2 : *axe* principal d'une inflorescence.

Racine (f) — organe généralement souterrain et ramifié qui absorbe dans le sol la solution aqueuse dont se nourrit la plante.

Racine-crampon (f) — racine *adventive* spécialisée, démunie de rôle absorbant, qui fixe la tige à un support.

radiale (Symétrie) — symétrie d'ordre n , par rapport à un axe.

radical (-le) — qui semble issu du *collet*.

radicant (-te) — couché sur le sol et émettant des racines çà et là.

Radicelle (f) — ramification ultime de l'appareil racinaire ; petite racine fine portant des poils absorbants (ne pas confondre avec *radicule*).

Radicule (f) — racine de l'*embryon* ; c'est la première racine de la plante.

radié (Capitule **de certaines Composées**) — capitule comportant en son centre des *fleurons tubulés* et à sa périphérie, des *fleurons ligulés*.

rampant (-te) — qui croît horizontalement, couché sur le sol, sans s'élever.

Raphé (m) — trajet du *funicule* adné à l'*ovule* (et à la graine qui en résulte).

Raphide (f) — cristaux d'oxalate de calcium, en forme d'aiguilles groupées en faisceau, contenus dans certaines cellules végétales.

Réceptacle (m) — sommet élargi d'un *pédoncule* floral sur lequel sont insérés les éléments d'une fleur ou les *fleurons* d'un capitule.

Réduction chromatique - = *méiose*.

réfléchi (-ie) — recourbé vers le bas.

régulier (-ère) — = *actinomorphe*.

rénilorme — arrondi arqué, en forme de rein ou de haricot.

reproducteur (-trice) — appareil ou organe lié à la floraison (reproduction sexuée).

réticulé (-ée) — marqué de *nervures* qui dessinent un réseau.

Réticulum endoplasmique (m) — réseau de membranes parcourant le *cytoplasme* et jouant un rôle important dans la synthèse des glycoprotéines et des lipides.

Rétinacle (m) — boulette collante située au bas des *pollinies* (chez les Orchidées).

rétrorse — se dit d'un ornement, d'un appendice, rabattu vers l'arrière ou vers le bas (de la plante ou de l'organe).

rétus (-se) — à sommet arrondi légèrement incisé en angle rentrant en son milieu.

reviviscent (-te) — caractère d'un végétal susceptible de se dessécher et de paraître mort, puis de se réhydrater et de reprendre son activité biologique.

révoluté (-ée) — organe plan dont les marges sont enroulées vers le bas.

révolutif (-ive) — qui croît en faisant des spires.

Rhizoderme (m) — assise superficielle (*épiderme*) de la racine dont les cellules sont transformées en *poils absorbants*.

Rhizoïde (m) — petit organe à fonction de racine, chez les plantes qui en sont démunies (comme les mousses ou les prothalles de fougères par exemple).

Rhizome (m) — tige souterraine, généralement épaissie, portant des feuilles réduites, et émettant des tiges dressées et des racines.

Rhytidome (m) — ensemble des couches constituant l'écorce liégeuse.

Ribosomes (m) — très petits granules contenus dans le *cytoplasme* cellulaire ; ils sont responsables de la synthèse des protéines.

Rosette (f) — feuilles étalées en cercle, insérées toutes presque au même niveau, généralement au *collet*.

rostré (-ée) — prolongé en *bec*.

rotacé (-ée) — admettant un axe de symétrie (= à symétrie *radiale*, rayonnée, ou d'ordre n).

rudéral (-le) — qui croît naturellement dans les milieux dégradés par les implantations humaines.

S

Sac embryonnaire (m) — *gamétophyte femelle* ; groupe de cellules inégales et *haploïdes*, contenu dans l'*ovule* ; la grosse cellule centrale est l'*oosphère* (*gamète* femelle).

Sac pollinique (m) — cavité résultant de la différenciation en grains de *pollen* des cellules qui la remplissaient ; chaque *loge* d'*anthère* comprend deux sacs polliniques.

sagitté (-ée) — prolongé à la base par deux lobes étroits encadrant l'insertion de l'organe (= «en fer de flèche»).

Samare (f) — *akène* portant une *aile* membraneuse.

saprophyte — définit un organisme qui se nourrit de matières organiques en décomposition.

sarmenteux (-euse) — se dit d'un arbuste ou d'une *liane* à longs rameaux flexibles et retombants.

scabre — rugueux ; couvert d'aspérités ou de pointes courtes et dures.

scalariforme (Trachéide) — élément de *xylème*, conducteur de la *sève brute*, séparé de ceux avec lesquels il est en continuité par des cloisons transversales perforées de fentes.

Scape (m) — *pédoncule* allongé et sans feuilles, produit par une plante *acaule*.

scarieux (-euse) — mince, sec au contact, plus ou moins translucide.

Schizocarpe (m) — fragment d'un fruit dont les loges, contenant chacune une graine, se séparent les unes des autres à maturité (= *méricarpe*).

sciaphile — qui croît à l'ombre ; qui ne supporte pas les éclaircissements intenses.

Sclérenchyme (m) — tissu de soutien mort, dont les parois cellulaires sont renforcées par des épaissements de *lignine*.

scléreux (-euse) — à parois imprégnées de *lignine*.

sclérifié (-ée) — = *scléreux*.

Sclérite (m) — cellule *scléreuse* ramifiée et isolée dans un tissu non lignifié.

Sclérote (m) — fragment de *mycélium* (amas de filaments ou fragment de *plasmode*) compact et induré ; c'est une forme de résistance aux conditions défavorables, survivant en vie ralentie.

scorpioïde — inflorescence (*cyme*) dont le sommet semble enroulé en queue de scorpion.

secondaire (Formation, Organisation, Structure, Tissu ...) — **1** : organisation de l'appareil *cribro-vasculaire* qui résulte du fonctionnement d'un *cambium*.

2 : se dit d'un *axe* d'ordre *n* issu d'une ramification d'un axe de même nature mais d'ordre *n-1* (qui, lui, sera l'axe *primaire*).

Séismomonastie (f) - mouvement réversible d'un organe survenant en réponse à un choc, à une secousse.

Semence (f) — élément unitaire de dissémination des *embryons* ; ce peut être une *graine*, ou une graine enclose dans un fruit qui ne s'ouvre pas, ou une graine adhérent à un fragment de fruit. Par extension, organe unitaire permettant la multiplication d'une plante, même par voie végétative.

sempervirent (-te) — qui conserve ses feuilles pendant la saison défavorable («toujours vert»).

Sépale (m) — pièce appartenant à l'enveloppe externe du *Périanthe* de la fleur.

septé (-ée) — divisé par des cloisons.

septicide (Capsule) - qui s'ouvre par des fentes de *déhiscence* le long des sutures *carpellaires*.

serré (-ée) — denté en scie (de *Serra* = scie) ; marge régulièrement incisée en petites dents aiguës et courtes, pointant vers le sommet de l'organe.

sessile — dépourvu d'organe de support : une feuille sessile n'a pas de *pétiole*, ni de *pédicelle*.

sétacé (-ée) — appendice filiforme, long et souple («en forme de soie»).

Sève (f) — solution aqueuse circulant dans l'appareil conducteur de la plante.

Silique (f) — fruit sec, déhiscent, à deux loges séparées par une *fausse cloison* (chez les Crucifères).

Sillon (m) — sur un grain de *pollen*, *aperture* longue et étroite.

sinué (-ée) — bord inégal, à lobes et sinus peu profonds et arrondis.

Sinus (m) — angle ou courbe rentrant, séparant deux lobes.

Siphon (m) — filament non cloisonné contenant de nombreux *noyaux* (chez les Champignons).

Soie (f) — poil raide.

somatique (Mutation) — modification génétique survenant dans des cellules de l'appareil *végétatif*; ces modifications se traduisent par des aspects ou des phénomènes anormaux affectant l'appareil végétatif et se transmettant par multiplication *végétative* (y compris la multiplication *in vitro*) mais non par reproduction sexuée.

Sore (m) — groupe de *sporanges* disposé de façon caractéristique à la face inférieure des feuilles de fougères.

soyeux (-euse) — couvert de poils fins, doux et brillants.

Spadice (m) — *épi* florifère dont l'*axe* est épais et charnu (chez les Aracées et certains Palmiers).

Spathe (f) — grande *bractée* enveloppant une inflorescence entière, ou seulement sa base.

spatulé (-ée) — élargi et arrondi au sommet, graduellement rétréci à la base.

spermatique (Noyau) — noyau de *spermatozoïde*; élément fécondant produit par le *pollen*.

Spermatozoïde (m) — *gamète* mâle, mobile, *cilié* ou *flagellé*.

spontané (-ée) — qui croît à l'état sauvage, qui appartient à la flore indigène.

Sporange (m) — organe à l'intérieur duquel s'élaborent les *spores* et dont la paroi est une *assise* cellulaire.

Spore (f) — cellule reproductrice, généralement *haploïde*, produite, à l'issue d'une *méiose*, par un *sporophyte* et destinée à être disséminée ; elle germera et donnera naissance à un *gamétophyte* (haploïde).

Sporocyste (m) — cellule à l'intérieur de laquelle s'élaborent des *spores*.

Sporogone (m) — organisme *diploïde* produisant les spores et se développant au sommet de l'individu *haploïde*, chez les Mousses.

Sporophyte (m) — organisme *diploïde* au sein duquel intervient la *méiose* ; au terme de la méiose se différencient les *spores haploïdes*.

squameux (-euse) — couvert d'écailles.

staminal (-le) — qui a trait aux *étamines*.

Staminode (m) — *étamine* stérile plus ou moins rudimentaire ou transformée.

Statolithe (m) — inclusion cytoplasmique (*amyloplaste* spécialisé) intervenant dans la perception de la force de gravité terrestre par la plante.

Stèle (f) — = *cylindre central*.

Stigmate (m) — partie sommitale du *style*, généralement dilatée, dont l'épiderme est spécialement adapté à recevoir le *pollen* et à favoriser sa germination.

Stimulus (m) — influence externe à un organisme provoquant une réaction de cet organisme.

Stipe (m) — **1** : tige d'un palmier ; son diamètre ne s'accroît pas, elle n'est pas un *tronc*.

2 : petit pied portant un organe à son sommet.

stipité (-ée) — porté au sommet d'un petit support.

Stipule (f) — appendice porté par la base de la feuille au niveau de son insertion sur la tige.

-stique — à autant de rangées verticales que le préfixe en indique (*distique*, portant deux rangées verticales d'organes homologues ; *tristique*, 3...).

Stolon (m) — tige rampante à feuilles réduites, courant sur le sol ; il produit une nouvelle plante à son extrémité, susceptible de s'affranchir (multiplication végétative).

Stomate (m) — pore ouvert dans l'*épiderme* et permettant les échanges gazeux avec l'atmosphère ; il peut s'ouvrir et se fermer.

strié (-ée) — parcouru de lignes fines et parallèles.

Strobile (m) — le *cône* des Gymnospermes.

Strophiole (f) — = *caroncule*.

Style (m) — partie allongée du *pistil* surmontant l'*ovaire*.

sub- — presque.

Suber (m) — = *liège* ; écorce *secondaire* périphérique constituée de tissu mort ; il est produit par le cambium subéro-phellodermique.

Subérine (f) — substance imperméable proche de la *cutine*, contenant des composés phénoliques qui s'opposent aux agressions parasitaires.

subéro-phellodermique — qui a trait à la fois au *phelloderme* et au *liège*.

subulé (-ée) — très étroit, atténué en une longue pointe («en aiguille»).

succulent (-te) — = *charnu*.

suffrutescent (-te) — qui produit chaque année des rameaux issus d'une souche ligneuse enterrée.

supère — se dit d'un *ovaire* dont la base est entourée par les autres pièces florales.

supérovariée (Fleur) — fleur dont l'*ovaire* est *supère*.

superposé (-ée) — se dit de deux organes non homologues insérés l'un devant l'autre (*étamines* superposées, ou *opposées*, à un *pétale*).

Suture (f) — ligne selon laquelle deux organes homologues voisins, ou les deux marges d'un même organe, sont soudés.

Symbiose (f) — association entre deux organismes différents dans laquelle les avantages et les inconvénients sont équilibrés.

symbiotique — qui pratique ou qui a trait à la *symbiose*.

sympatrique — se dit d'espèces (ou de populations) habitant, à l'état naturel, la même région.

sympodial (-le) — se dit de l'allongement d'une tige par articles successifs produits chacun par un bourgeon axillaire ; chaque article se termine par une

inflorescence.

Syncarpe (m) — **1** : fruit composé de *carpelles* soudés en un organe unique.

2 : *infrutescence* dont les fruits unitaires sont *adnés*, formant une masse unique (l'ananas est un épi de fruits adnés les uns aux autres).

Syncytium (m) — organisation cellulaire dans laquelle les cellules ne sont pas séparées par des cloisons : plusieurs *noyaux* sont répartis dans une masse cytoplasmique continue (= *cœnocyte*).

Synergides (f) — cellules *haploïdes* (au nombre de deux) contenues dans le *sac embryonnaire*, situées au pôle proche du *micropyle*, elles se sont formées en même temps que l'*oosphère* et en sont, initialement, équivalentes, sans subir la différenciation propre au *gamète* femelle ; elles sont le plus souvent destinées à dégénérer. Mais, chacune peut éventuellement soit remplacer l'oosphère défailante, soit, dans des cas particuliers, être fécondée en même temps que l'oosphère, donnant naissance à des embryons surnuméraires (c'est une *polyembryonie*).

Synonyme (m) — nom scientifique latin désignant une espèce mais qui doit être délaissé au profit d'un autre nom.

Systématique (f) — étude et description des formes vivantes ; mise en évidence des différences qui permettent de les distinguer les unes des autres.

Taxinomie (f) — = Taxonomie.

Taxon (m) — unité occupant un rang défini dans la hiérarchie de la *classification*.

Taxonomie (f) — science de la *classification* des êtres vivants.

taxonomique — qui intervient dans la *taxonomie*.

tecteur (-trice) — qui tapisse une surface externe,.

Tégument (m) — membrane différenciée recouvrant un organe ; les téguments de l'*ovule* deviennent les téguments de la graine,

Télétoxie (f) — émission de substances toxiques dans le milieu ambiant par des végétaux (ou des microorganismes), limitant l'implantation d'autres plantes à proximité de l'individu émetteur.

Tépale (m) — pièce dun *périanthe* dont tous les éléments sont semblables entre eux.

Tératologie (f) — étude des déformations anormales, monstrueuses, quelle que soit leur origine.

terminal (-le) — situé au sommet d'un *axe* ; issu d'un bourgeon terminal.

terné (-ée) — **1** : verticillé (ou groupé) par trois.

2 : feuille composée de trois folioles.

Test (ou Testa) (m) — enveloppe plus ou moins dure ou coriace recouvrant une graine.

Tétrade (f) — ensemble de quatre cellules juxtaposées et/ou superposées, résultant de la division de deux cellules.

tétradyname — dont les *étamines* sont inégales : quatre d'entre elles sont plus longues que les autres.

Tétrakène (m) — fruit sec formé de deux *carpelles* contenant chacun deux graines ; à maturité, chacune des quatre graines, entourée d'un demi-carpelle, devient indépendante et comparable à un *akène* (chez les Boraginacées ou les Labiées).

tétramère — se dit d'une fleur (ou d'un *cycle* d'une fleur) dont les organes homologues sont au nombre de quatre (ou d'un multiple de quatre).

Thalamus (m) — réceptacle allongé portant les pièces florales chez certaines espèces.

Thalle (m) — structure de base des organismes dans lesquels il n'existe pas de tiges, feuilles, racines, différenciées.

Thèque (f) — = *Loge d'anthère*.

Thermonastie (f) — mouvement d'un organe survenant en réponse à une variation de la température.

Thermotropisme (m) — orientation de la croissance d'un organe en réponse à un gradient de température.

Thérophyte (f) — plante *annuelle*.

Thigmonastie (f) — mouvement d'un organe survenant en réponse à un contact.

Thigmotropisme (m) — orientation de la croissance d'un organe en réponse au contact d'un corps quelconque.

Thyrse (m) — grappe complexe de *cymes*.

Tige (f) — *axe* d'une plante sur lequel sont insérées des feuilles.

Tigelle (f) — première tige de *l'embryon*, comprise entre la *radicule* et la *gemmule* ; elle porte les *cotylédons*.

Tissu (m) — ensemble organisé de cellules constituant une unité dont la structure et la fonction sont déterminées.

tomenteux (-euse) — couvert de poils courts et dressés ; velouté au toucher.

toruleux (-euse) — grossièrement cylindrique, mais irrégulièrement bosselé.

Torus (m) — = *Thalamus*.

Trachéide (f) — élément conducteur de la *sève brute* dont les parois ne sont pas perforées (chez les plantes vasculaires les plus primitives).

Trichome (m) — revêtement de poils.

trigone — à trois faces planes et trois angles arrondis.

trimère — se dit d'une fleur (ou d'un *cycle* d'une fleur) dont les organes homologues sont au nombre de trois (ou d'un multiple de trois).

triploïde — dont chaque cellule contient trois *génomes* homologues (voir *polyploïde*).

triquètre — à trois angles aigus et trois faces concaves.

tristique — portant des organes disposés en trois rangées longitudinales.

Tronc (m) — tige principale *ligneuse*, unique, de grande taille et qui s'épaissit avec le temps (dans un arbre).

tronqué (-ée) — sommet dont la forme ne prolonge pas celle de la partie inférieure de l'organe. Le sommet semble coupé.

Tropisme (m) — orientation de la croissance d'un organe en réponse à des inégalités de certains facteurs du milieu.

Tropophyte (f) — plante subissant une saison défavorable annuelle, pendant laquelle son activité biologique est plus ou moins réduite.

Tube (m) — partie inférieure d'un *calice gamosépale* ou d'une *corolle gamopétale*, dont toutes les pièces sont soudées par leurs marges, formant un cylindre plus ou moins régulier.

Tubes criblés (m) — cellules vivantes disposées en file, par lesquelles transite la *sève élaborée* ; éléments conducteurs du *phloème*.

Tubercule (m) — organe massif, renflé, assurant une fonction d'organe de réserve ; résulte de la spécialisation de divers organes.

tuberculé (-ée) — couvert de petites protubérances.

tubérisé (-ée) — se dit d'un organe renflé, et gorgé de substances de réserves, transformé en *tubercule*.

tubulé (Fleuron) — à *corolle actinomorphe*, en tube terminé par de minuscules lobes tous égaux (dans le *capitule* des Composées).

turbiné (-ée) — élargi au sommet et rétréci à la base («en forme de toupie»).

Turgescence (f) — état d'une plante dans laquelle la pression hydrostatique, due à l'entrée de l'eau dans les cellules, est assez élevée pour que le *cytoplasme* exerce une pression vers la périphérie, sur les parois cellulaires.

turgescence (-te) — en état de *turgescence* ; assez gorgé d'eau pour être ferme. Dans le cas d'une cellule, assez gorgé d'eau pour que son *cytoplasme* soit appliqué contre ses parois.

Turion (m) — **1** : tige jeune et puissante, issue de la souche d'une plante pérenne. **2** : bourgeon épaissi (c'est une *bulbille* particulière) qui assure la survie à la saison défavorable et la multiplication *végétative* des plantes aquatiques.

Type (d'une espèce) (m) — échantillon de plante sur lequel est basé l'attribution d'un nom d'espèce.

Le *type d'un genre* est une espèce nommée et contenue dans le genre.

U

ubiquiste — qui croît indifféremment dans des milieux divers.

uniloculaire — qui ne contient qu'une seule loge (qu'une seule cavité interne).

urcéolé (-ée) — en poche renflée et resserrée au sommet (= en bourse ou en ampoule).

Utricule (f) — **1** : petit organe en urne, appendu aux filaments foliaires chez les *Utricularia*.

2 : enveloppe membraneuse qui entoure le fruit (chez les Cypéracées).

- Vacuole** (f) — *inclusion* cytoplasmique généralement grande, contenant un liquide.
- Vaisseau** (m) — élément du *xylème* chez les Angiospermes ; c'est une cellule morte.
- vasculaire (Appareil)** — appareil conducteur de la *sève* parcourant tout l'organisme des végétaux supérieurs.
- végétatif** (-ive) — qui a trait à la vie de la plante, à l'exclusion de la floraison et de la fructification.
- végétatif (Appareil)** — ensemble des organes et structures d'un végétal, à l'exclusion de ceux qui sont en relation avec la reproduction sexuée, c'est-à-dire la floraison et la fructification.
- végétative (Cellule)** — dans le grain de *pollen*, cellule du *gamétophyte* dont le *noyau* coordonne la germination du pollen.
- végétatif (État)** — état de la plante hors de la période de floraison.
- végétative (Multiplication)** — se dit de la reproduction d'une plante sans intervention de la sexualité.
- végétatif (Organe)** — qui est lié à une organisation ou une fonction indépendantes de la floraison.
- végétative (Phase)** — période pendant laquelle la plante ne fleurit pas.
- ventral** (-le) — situé du côté opposé à l'*axe* (= *antérieur*, = *abaxial*).
- vernaculaire** — nom vulgaire, populaire, non scientifique.
- Vernalisation** (f) — aptitude à fleurir acquise à la suite d'une exposition à une période froide.
- Verticille** (m) — groupe d'organes homologues, insérés au même niveau sur un *axe*, et disposés de façon rayonnante.
- verticillé** (-ée) — disposé en *verticille*.
- vicariant** (-te) — se dit d'un *taxon* qui ressemble à un autre et qui tient une place écologique équivalente dans une autre région ; les deux vicariants habitent des biotopes homologues mais séparés.
- villeux** (-euse) — couvert de poils longs et mous.
- vivace** — qui vit plusieurs années.
- vivipare** — **1** : fleur remplacée par un bourgeon *végétatif* (ou une *bulbille*, ou une *plantule* végétative) ;
2 : plante dont les graines germent alors que le fruit qui les contient est encore attaché à la plante-mère.
- Voile** (m) — revêtement des racines aériennes (chez les épiphytes).
- volubile** — qui croît en décrivant des spires autour d'un support sur lequel il s'enroule.
- Vrille** (f) — organe préhensile et *volubile* permettant à certaines *lianes* de s'accrocher à un support.

X

Xénogamie (f) — fécondation d'une fleur par du pollen provenant d'un autre individu.

Xérophyte (f) — plante vivant dans les milieux secs.

Xylème (m) — (ou «*bois*»). Tissu conducteur de la *sève brute*.

Z

Zoïde (m) — *spore* ou *gamète* nageant librement grâce à des cils ou des *flagelles*.

Zoïdogamie (f) — fécondation résultant de la fusion de deux *zoides* (*gamètes*).

Zoochorie (f) — dissémination des *diaspores* par les animaux.

Zoogamie (f) — mode de pollinisation dans lequel le *pollen* est transporté par des animaux.

zygomorphe — se dit d'une fleur (ou d'un ensemble d'organes d'une fleur) présentant une symétrie *bilatérale* (= *irrégulier*).

Zygote (m) — = *œuf* ; cellule *diploïde* résultant de la fusion de deux *gamètes* de sexes opposés.

Aide-mémoire étymologique



Le **petit aide-mémoire étymologique** permet de retrouver le sens originel (et la clé de l'orthographe) de certains termes usuels en botanique et plus généralement en biologie, mais aussi de comprendre (et donc de mémoriser facilement) un bon nombre de noms scientifiques, latins, de plantes. Il permet en outre de saisir le sens de mots inconnus dans lesquels on retrouve des racines étymologiques familières.

Il fait apparaître un certain nombre d'équivalences entre mots grecs et latins ; ces équivalences mettent en évidence le sens commun qui relie des mots apparemment dissemblables. Exemples d'équivalence entre origines grecques et latines : monocarpique (formé à partir du grec) et fructifère (formé à partir du latin) caractérisent des phénomènes ayant tous deux trait au fruit.

Les épithètes subterraneum (*Trifolium subterraneum*) et hypogæa (*Arachis hypogæa*) signifient toutes deux «souterrain» : les fruits de ces deux plantes mûrissent sous terre.

Les **Substantifs** sont distingués par leur initiale majuscule.

Préfixes- et **-suffixes** sont distingués par les tirets placés après ou avant le mot.

Les mots **grecs sont en caractères gras**,
les mots *latins sont en caractères italiques*.

Dans un certain nombre de cas, les mots grecs et latins ayant le même sens sont mis en correspondance.

A

<i>ab-</i>	apo-	éloigné de, séparé ; actin inverse
Acantha	<i>Spina</i>	épine
Achyron	<i>Gluma</i>	balle (du blé), enveloppes du grain
<i>Acicula</i>	Raphis <i>(Raphis)</i>	aiguille
Acis, Acidos		chose piquante
acros		au sommet
Actis	<i>Radius</i>	rayon
<i>ad-</i>		près de, vers
adelphos		frère
<i>adnatus</i>		poussé contre ou près de ; soudé à
<i>æqui-</i>	isos	égal
<i>Æstas</i>	Theros	été
<i>æstivus</i>		d'été
aei	<i>semper</i>	toujours
<i>Albumen</i>		blanc d'œuf
<i>albus</i>	leucos	blanc
Aleuron	<i>Pollen</i>	farine
allos		autre

<i>ambi-</i>	amphi-	des deux côtés, autour
Ampelos		vigne
amphi-	<i>ambi-</i>	des deux côtés, autour
<i>amplecto</i>		embrasser
Amyles		amidon
Anemos		vent
Anêr, Andros	<i>Mas</i>	homme, mâle
Angeion	<i>Vasculum</i>	réipient, pot
<i>angustus</i>		étroit
anisos		inégal
Anthos	<i>Flots</i>	fleur
Anthrôpos		homme
apo-	<i>ab</i>	éloigné de, séparé ; action inverse
<i>Aqua</i>	Hydor	eau
<i>Arbor</i>	Dendron	arbre
archaios		ancien
Arhegonos		le premier ancêtre, le plus ancien
<i>Arena</i>	Psammos	sable
Arthron		articulation
<i>ater</i>	<i>melas, melanos</i>	noir

<i>aureus</i>	chryso-	doré, jaune d'or
autos		soi-même
Auxê		croissance
Axon ou Axis		axe

B

<i>Bacca</i>		baie
<i>Bacillus</i>	<i>Bactêria</i>	bâtonnet
Bactêria	<i>Bacillus</i>	bâtonnet
Basis		base
<i>bi-</i>	di-	deux
Bios	<i>Vita</i>	vie
Blastos		bourgeon
Bolbos	<i>Bulbus</i>	bulbe
Botrys	<i>Racemus</i>	grappe de raisin
brachys	<i>brevis</i>	court
<i>brevis</i>	brachys	court
Brôma	<i>Nutrimementum</i>	nourriture
<i>Bulbus</i>	Bolbos	bulbe
<i>Bursa</i>	Thulacos	poche, bourse

C

cædere	chlôros	briser
--------	----------------	--------

cæruleus		bleu moyen
Callos		beauté
<i>Calor</i>	Thermon	chaleur
<i>cambio</i>		échanger
<i>candidus</i>		blanc pur
<i>canus</i>		blanc grisâtre
<i>Capsa</i>	Pyxis	boîte
<i>Caput</i>	Gephalê	tête
Carpos	<i>Fructus</i>	fruit
Caryon	<i>Nux</i>	noix, noyau
cata-	<i>de-</i>	vers le bas ; idée de diminution
<i>Cauda</i>	Oura	queue
Caulos	<i>Scapus</i>	tige
<i>Cella</i>		loge, pièce d'une maison
<i>Cellula</i>		logette, case
Cephalê	<i>Caput</i>	tête
Ceras	<i>Cornu</i>	corne
chainein		s'entrouvrir
chamai-		rampant, posé sur le sol
Chasma		ouverture
Cheir		main

Chlamys	<i>Tunica</i>	tunique, chemise, vêtement
Chlôros	<i>viridis</i>	vert
Chrôma	<i>Color</i>	couleur
<i>circum-</i>	peri-	autour
Clados,	<i>Ramus</i>	branche
<i>Clavis</i>		clé
cleistos		fermé
Clôn		rejeton
<i>Clypeus ; Scutum</i>	Peltê	bouclier
<i>coccineus</i>		rouge écarlate
Coccos	<i>Granum</i>	graine, grain
coinos		commun
<i>-cola</i>		qui vit dans, qui cultive
Coleos		étui
<i>Colla</i>		glu, colle
<i>Color</i>	Chroma	couleur
<i>con-, com-</i>	syn-, sym-	avec
<i>connatus</i>		né avec, né en même temps
<i>connivere</i>		se fermer
Cormos		tronc d'arbre, souche

<i>Cornu</i>	Ceras	corne
<i>Cortex</i>	Phloios	écorce
Corymbos		touffe élevée, sommet
Cotylê		écuelle
Cotylêdôn		creux dans lequel s'articule un os
<i>crassus</i>	pachys	épais
<i>crescere</i>		croître
<i>croceus</i>		orangé sombre
cryptos		caché
<i>Cucullus</i>		capuchon
<i>Cupula</i>		coupelle
<i>Cuspis</i>		pointe
cyaneos		bleu intense, bleu foncé, bleu de Prusse
Cyathos		coupe
Cyma	<i>Turio</i>	jeune pousse
Cymbê		nacelle
Cystis		vésicule
Cytos	<i>Vasculum</i>	vase, récipient

D

Dactylos		doigt, datte
-----------------	--	--------------

dasys		épais, touffu
<i>de-</i>	cata-	vers le bas ; idée de diminution
deca-		dix
deciduus		qui tombe
<i>decurrere</i>		descendre en courant
<i>dehiscere</i>		se fendre, s'entrouvrir
Dendron	<i>Arbor</i>	arbre
Derma		peau
Desmos		lien
di-	<i>bi-</i>	deux
dia-		à travers
Dialysis		séparation
dichê		divisé en deux
diploos		double
dodeca-		douze
dolichos	<i>longus</i>	long
<i>Domus</i>	Oicos	habitation
Dryppa		olive sèche
Drys	<i>Quercus</i>	chêne (parfois arbre)
<i>dulcis</i>	glycys	doux, sucré
dys-		mauvais

E

Echinos	<i>Erinaceus</i>	hérisson
ectos		dehors
Edaphos	<i>Humus</i>	sol
Enchyma		infusion
endon	<i>intra-</i>	à l'intérieur
ennea		neuf (9)
<i>Ensis</i>	Xiphos	épée
<i>-ensis</i>		indique le lieu d'origine
entomon		insecte ("animal découpé")
entos	<i>intro-</i>	dedans
ephemeros		qui dure un seul jour
epi-	<i>super-</i>	sur, au-dessus
<i>Erinaceus</i>	Echinos	hérisson
erythros	<i>ruber</i>	rouge
<i>-estris</i>		indique l'habitat d'origine
eu-		bon, bien, normal, bien développé
exô-	<i>extra-</i>	à l'extérieur
<i>exsudere</i>		suer
<i>extra-</i>	exô-	à l'extérieur

F

<i>Femina</i>	Gynê, Gynaicos	femme, femelle
<i>ferre</i>	phorein	porter
<i>Filix</i>		fougère
<i>Filum</i>	Stêmôn; Mitos	fil, filament
<i>Fimbria</i>		frange
<i>fissus</i>		fendu
<i>Flagellum</i>		fouet
<i>flavus</i>		jaune pâle
<i>Flos</i>	Anthos	fleur
<i>Folium</i>	Phyllon	feuille
<i>Follicula</i>		petit sac
<i>Frons</i>		feuille
<i>Fructus</i>	Cargos	fruit
<i>Frutex</i>		buisson
<i>Fucus</i>	Phycos	algue
<i>fugere</i>		fuir
<i>fulvus</i>		jaune brunâtre terne
<i>Funiculus</i>		cordelette, petite corde
<i>fuscus</i>	phaios	brun sombre
<i>Fusis</i>		fuseau

G

galacto-	<i>lacteus</i>	laineux
Gametês		époux
Gamos		mariage
Gê	<i>Terra</i>	la Terre
<i>Geminus</i>		jumeau
<i>Gemma</i>		pietre précieuse
-genês		engendré par
glaucos		vert bleuté
<i>Gluma</i>	Achyron	balle (du blé), enveloppes du grain
glycys	<i>duicis</i>	doux, sucré
Gonos		génération
Gônia		angle
<i>Granum</i>	Coccus	graine, grain
gymnos	<i>nudus</i>	nu, sans protection, sans épines
Gynê, Gynaicos	<i>Femina</i>	femme, femelle

H

Halos	<i>Mare</i>	mer
Hals	<i>Sal</i>	sel
haploos,	<i>simplex</i>	simple
Hêlios	<i>Sol</i>	soleil

Helos ; Limnê		marais
Hêmera		jour
hêmi-		à demi
hepta-		sept
heteros		différent
hexa-		six
<i>biberrtus</i>		d'hiver
<i>Flilum</i>		chose minuscule
Histos ; Hyphê		tissu
holos		entier
homos		même
<i>Hortus</i>		jardin
<i>Humus</i>	Edaphos	sol
hyaleos		transparent
Hydor	<i>Aqua</i>	eau
hygros		humide
hyper-		trop, au-dessus de la moyenne
Hyphê ; Histos		tissu
hypo-	<i>infra-</i>	au-dessous

I

<i>incanus</i>		blanc grisâtre
<i>Induinentuiiii</i>		vêtement
<i>infra-</i>	hypo-	au-dessous
<i>Tgnīs</i>	Pyr	feu
<i>intra-</i>	endon	à l'intérieur
<i>intro</i>	entos	dedans
isos	<i>æqui-</i>	égal

L

<i>lacteus</i>	galacto-	laiteux
lasios		laineux
<i>lateriticus</i>		rouge brique
<i>Latex</i>		liquide
<i>latus</i>		large
leios		lisse au toucher
Lapis		écaille
leptos		fin, grêlé
leucos	<i>albus</i>	blanc
<i>levis</i>		léger
<i>Liber</i>		livre ; pellicule d'écorce
<i>Lignum</i>	Xylon	bois, poutre
<i>Limbus</i>		coin, rebord

Limnê ; Helos		marais
<i>Lingua</i>		langue
Lithos	<i>Saxum</i>	pierre, rocher
<i>Loculus</i>		endroit limité, circonscriit ; loge
<i>Locus</i>		lieu, emplacement
<i>Lomentum</i>		plat à base de “haricots” (<i>Vigna</i> de l’Ancien Monde et non <i>Pbaseolus</i> du Nouveau Monde)
<i>longus</i>	dolichos	long
<i>Lumen</i>	Phôs, Phôtos	lumière
<i>Lutetia</i>		Lutèce (Paris)
<i>luteus</i>	xanthos	jaune vif
Lysis		dissolution

M

macros		grand
<i>Maius</i>		Mai
malacos		mou
<i>Mare</i>	Halos	mer
<i>Mas</i>	Anêr, Andros	homme, mâle
<i>Meatus</i>		passage, ouverture,

		canal
<i>medius</i>	mesos	au milieu
megas		grand
meiôn		moindre, moins nombreux
melas, melanos	<i>ater</i>	noir
Meros		partie, partage
mesos	<i>medius</i>	au milieu
<i>Messis</i>		moisson
meta-		changé, après
micros		petit
Mitos ; Stêmôn	<i>Filum</i>	fil
monos	<i>uni-</i>	un seul
Morphê		forme
<i>Mucro</i>		poirite
<i>multi-</i>		nombreux
<i>muricatus</i>		hérissé de pointes
Myrmêx		fourmi
Mykês		champignon
myrios		innombrable
Myxa		mucus, salive

N

nannos (nanos)		nain
Necros		mort
Nêma	<i>Filum</i>	fil
neos		nouveau
<i>Nitruin</i>		azote
<i>Nodus</i>		nœud
<i>Nomen</i>		nom
Nomos		loi, catégorie
<i>Nox, Noctis</i>	Nyx, Nyctos	nuit
<i>nudus</i>	gymnos	nu, sans protection, sans épines
<i>Nutrimendum</i>	Brôma ; Trophê	nourriture
<i>Nux</i>	Caryon	noix, noyau
Nyx, Nyctos	<i>Nox, Noctis</i>	nuit

O

<i>ob-</i>		contre, opposé à
<i>Ocrea</i>		jambière
octa-		huit
Oicos	<i>Domus</i>	habitation
oligos	<i>paucus</i>	peu, petit, peu nombreux

<i>Ombilicus</i>	Omphalos	nombril
Omphalos	<i>Ombilicus</i>	nombril
Oon	<i>Ovum</i>	œuf
Opsis		aspect, apparence
oreo-		des montagnes
Ornis		oiseau
orthos, Ornithos	<i>rectus</i>	droit
Osmos		poussée
<i>Ostium</i>		porte
Oura	<i>Cauda</i>	queue
<i>Ovum</i>	Oon	œuf
oxys		pointu, aigu, piquant, acide

P

pachys	<i>crassus</i>	épais, gros, fort
palaios		vieux, ancien
<i>Palma</i>		paume de la main
<i>Palus</i>		marécage
pan-		en totalité
Parasitos		celui qui mange chez les autres
Parenchyma		épanchement,

		remplissage
<i>parère</i>		mettre au monde, enfanter
Parthenos	<i>Virgo</i>	vierge
<i>paucus</i>	oligos	peu
pêctos		compact, coagulé
<i>Penna</i>		plume
penta-	<i>quinqua-</i>	cinq
Peltê	<i>Scutum ; Clypeus</i>	bouclier
penta		cinq
peri-	<i>circum-</i>	autour
<i>Pes, Pedis</i>	Pous, Podos	pied
Petalon		feuille, pétale
<i>petere</i>		chercher à atteindre
<i>Petiolus</i>		petit pied, petit support
phaios	<i>fuscus</i>	brun sombre
phaneros		visible, apparent
Phellos	<i>Suber</i>	liège
philos		qui aime
Phloios	<i>Cortex</i>	écorce des arbres
Phobos		crainte
phoiniceos	<i>puniceus</i>	rouge vif

phorein	<i>ferre</i>	porter
Phôs, Phôtos	<i>Lumen</i>	lumière
Phusis		croissance
Phycos	<i>Fucus</i>	algue
Phyllon	<i>Folium</i>	feuille
Phylê		race, lignée
Phyton		plante
<i>Pinna</i>	Pteron	aile, plume
<i>Pistillum</i>		pilon
<i>Placenta</i>		galette
plagios		sur le côté ; oblique
Plasma		forme
plastos		formé, modelé
Plax		plaque, grande surface
pleiôn		beaucoup, plus, nombreux
Pleuron		côté, flanc
Pneuma		air, souffle
Pôgôn		barbe
<i>Pollen</i>	Aleuron	farine
polys		nombreux

Poros		ouverture, passage
Potamos		rivière
Pous, Podos	<i>Pes, Pedis</i>	pied
pro-		devant, en avant
prôtos		le premier
<i>Pruna</i>		gelée blanche, poussière
Psammos	<i>Arena</i>	sable
pseudês		faux, imité
Pteris		fougère
Pteron	<i>Pinna</i>	aile, plume
Ptilon		plume, et sa base tubuleuse
<i>puniceus</i>	phoiniceos	rouge vif
<i>putridus</i>	sapros	pourri
Pyr	<i>Ignis</i>	feu
Pyxis	<i>Capsa</i>	boîte

Q

<i>quadra-</i>	tetra-	quatre
<i>Quercus</i>	Diys-	chêne
<i>quinqua-</i>	penta	cinq

R

<i>Racemus</i>	Botrys	grappe de raisin
----------------	---------------	------------------

<i>Radius</i>	Actis	rayon
<i>Radix</i>	Rhiza, Rhizôma	racine
<i>Ramus</i>	Clados, Thallos	branche
Raphê (<i>Raphê</i>)	<i>Sutura</i>	çouture, suture
Raphis (<i>Raphis</i>)	<i>Acicula</i>	aiguille
<i>rectus</i>	orthos	droit
<i>Rete</i>		filet
<i>retro—</i>		en arrière
Rhachis (<i>Rachis</i>)		colonne vertébrale, aspérité
Rax (<i>Rhax</i>)	<i>Uva</i>	grain de raisin
Rhiza (<i>Riza</i>)	<i>Radix</i>	racine
Rhodon (<i>Rodon</i>)	<i>Rosa</i>	rose
Rhynchos (<i>Rynchos</i>)		bec
<i>Rhvtis</i> (<i>Rylis</i>)		faux-pli, ride
<i>Rosa</i>	Rhodon,Rodon	rose
<i>ruber</i>	erythros	rouge
<i>rubiginosus</i>		rouge-brun

<i>Rudus</i>		décombres
<i>rufus</i>		rouge-fauve

S

<i>Sal</i>	Hals	sel
sapros	<i>putridus</i>	pourri
<i>Saxum</i>	Lithos	Pierre, rocher
<i>scaber</i>		rugueux
<i>Scapus</i>	Caulos	tige
Scia		ombre
schizein		fendre
sclêros		dur
<i>Scutum; Clypeus</i>	Peltê	bouclier
Seismos		séisme
<i>Semen</i>	Sporos, Sperma	graine, semence
<i>semper</i>	aei	toujours
<i>Septum</i>		cloison
<i>Serra</i>		scie
<i>sessilis</i>		bien assis
<i>Seta</i>		soie
<i>Silva, Sylva</i>		forêt
<i>simplex</i>	haploos	simple

Siphôn	<i>Solen</i>	tuyau
<i>Sol</i>	Hêlios	soleil
<i>Solen</i>	Siphôn	tuyau
Sôma		corps
Sôros		tas
Spadix		panicule du dattier portant les dattes
Spathê		battoir, spathe enveloppant une inflorescence de palmier
Sperma	<i>Semen</i>	graine, semence
<i>Spica</i>		épi, pointe
<i>Spina</i>	Acantha	épine
Sporos	<i>Semen</i>	graine, semence
<i>Squama</i>		écaille
<i>squarrosus</i>		rugueux, couvert de croûtes
sta-		idée de stabilité, de fixité, de position dressée
Stachys		épi de blé
statos		stationnaire
Stemma		guirlande

Stêmôn ; Mitos	<i>Filum</i>	fil, filament
Stichos		rangée
Stigma		point, marque de piquêre
<i>Stimulüs</i>		aiguillon
<i>Stipes.</i>		branche
<i>Stipula</i>		tige (chaume) de Graminée
<i>Stolo</i>		rejeton
Stoma		bouche
Strobilos		balle, toupie, pomme de pin
<i>Suber</i>	Phellos	liège
<i>Subula</i>		alène.
<i>Succus</i>		jus
<i>super-</i>	epi-	sur, au-dessus
<i>Sutura</i>	Raphê, (Raphê)	suture, couture,
syn-, sym-	<i>con-, com—</i>	avec
T		
Taxis		ordre, arrangement
<i>Tegmen</i>		couverture
<i>Terra</i>	Gê	la Terre

tetra-	<i>quadra-</i>	quatre
Thallos	<i>Ramus</i>	branche
Thêcê		boîte, case, cage thoracique
Thermon	<i>Calor</i>	chaleur
Theros	<i>Æstas</i>	été
Thigma		toucher
Thrix, Trichos		cheveu, poil
Thulacos	<i>Bursa</i>	poche, bourse
Thyrsos		bâton (de Dionysos) entouré de rameaux de lierre ou de vigne
<i>Tomentum</i>		duvet
Trophê	<i>Nutrimentum</i>	nourriture
Tropê		changement
Tropos		tour, détour, acte de tourner
<i>Tuber</i>		excroissance, protubérance
<i>Tunica</i>	Chlamys	tunique, chemise, vêtement
<i>turgere</i>		enfler
<i>Turio</i>	Cyma	jeune pousse

U

<i>Unguis</i>		ongle, griffe
<i>uni-</i>	monos	un seul
<i>Urceolus</i>		petit gobelet, petite cruche
<i>Utriculus</i>		petit sac, petite outre
<i>Uva</i>	Rhax ou Rax	grain de raisin

V

<i>vacuus</i>		vide
<i>Vasculum</i>	Angeion ; Cytos	récipient, vase, pot
<i>vegetus</i>		en vie, vigoureux
<i>vernaculus</i>		indigène
<i>vernus</i>		printanier
<i>Virgo</i>	Parthenos	vierge
<i>viridis</i>	chlôros	vert
<i>vivax</i>		vivace
<i>vivus</i>		vivant
<i>Vita</i>	Bios	vie

X

xanthos	<i>luteus</i>	jaune vif
xêros		sec
Xylon	<i>Lignum</i>	bois, poutre

Xiphos	<i>Ensis</i>	épée
Z		
Zôon		animal, être vivant
Zygos		joug

Index des termes cités



Les mots figurant aux pages citées sont en **caractères gras**.

Les noms scientifiques de plantes sont en *caractères italiques*.

Le signe = indique l'équivalence entre mots différents et renvoie d'un mot à l'autre

En ce qui concerne les plantes vasculaires, on trouvera dans l'index

- la correspondance entre noms vulgaires et noms scientifiques latins (marquée par =)

- l'indication de la famille à laquelle appartient la plante

A

abeille

Abies (Pinacées) = sapin

Abolboda pulchella

(Xyridacées)

abricot = abricotier = *Prunus armeniaca* (Rosacées)

abricotier = abricot = *Prunus armeniaca* (Rosacées)

absorbant (épiderme)

absorbant (poil)

absorption

Abutilon avicennæ

(Malvacées)

Acacia (Légumineuses, Mimosacées) = mimosa

acacia = *Robinia*

(Légumineuses, Papilionacées)

Acæna (Rosacées)

Acalypha (Euphorbiacées)

Acanthacées

acanthé = *Acanthus*

(Acanthacées)

Acanthophyllum

(Caryophyllacées)

acaule

Acanthus (Acanthacées)

= acanthé

accroissement (anneaux d')

Acer platanoides (Acéracées)

= érable plane

achlamydée

acide formique

acide indole-3-acétique

acides aminés

acides lichéniques

acides organiques

acropète

actinomorphe

Actinomycètes

acumen

acuminée

Adanson

Adansonia digitata

(Bombacacées)

= baobab

adaptation

Adenium obæsum

(Apocynacées)

ADN

aérenchyme

aérifère

aérifère (parenchyme)

aérobic

aérobiose

aéropalynologie

Ærva Javanica

(Amaranthacées)

reschynomene

(Légumineuses, Papilionacées)

Æsculus hippocastanum

(Hippocastanacées)

= marronnier d'Inde

Afrique du Nord

agamospermie

agaric = *Agaricus*

agaric des prés = rosé des prés = *Agaricus campester*

Agaricus campester = agaric des prés = rosé des prés

Agathis (Araucariacées)

Agavacées

Agropyrum repens

(Graminées)

= chiendent

agrumes = *Citrus* (Rutacées)

aigrette

aiguilles

aiguillons

aile

ailé

aisselle

Aizoacées

akènes

Albizzia glaberrima

(Légumineuses,

Mimosacées)

albumen

albuminée (graine)

alcaloïdes

Alchemilla glabra

(Rosacées)

= alchémille

alchémille = *Alchemilla glabra* (Rosacées)

Aldrovanda vesiculosa (Droséracées)

Alectra (Scrophulariacées)

aleurone

Alexandre le Grand

Algues;

Algues bleues

= Cyanophycées, Cyanobactéries

Algues brunes

= Phéophytes

Algues rouges

= Rhodophytes

Algues vertes

= Chlorophycées

Alhagi camelorum

(Légumineuses, Papilionacées)

allèle

Allemagne

Allium (Liliacées)

Allium ascalonicum

(Liliacées) = échalotte

Allium cepa (Liliacées) = oignon

Allium porrum ‘**Monstrueux de Carentan**’ (Liliacées)

= poireau

allogame

allogamie

allopatriques

Alnus glutinosa (Bétulacées) = aulne ou aune

Aloë (Aloécacées, Liliacées s.l.) = aloès

aloès = *Aloë* (Aloécacées, Liliacées s.l.)

Alopecurus pratensis (Graminées)

alternance de générations

alternes (feuilles)

Althæa rosea (Malvacées)

= rose trémière

amande, amandier

= *Prunus dulcis* (Rosacées)

amanites

Amaranthus caudatus

(Amaranthacées)

Amaryllis belladonna

(Amaryllidacées)

Amérique

amidon

ammonium

Ammophila arenaria

(Graminées) = oyat

Amon

amour-en-cage = *Physalis alkekengi* (Solanacées)

amplexicaule

amylifère (parenchyme)

amyloplastes

Anabæna

Anabasis turkestanica

(Chénopodiacées)

Anacardium occidentale

(Anacardiacées) = pomme-cajou, noix de cajou

anaérobie

Anagallis arvensis

(Primulacées) = mouron des champs, mouron rouge

ananas = *Ananas comosus*

(Broméliacées)

Anastatica hierochuntica

(Crucifères)

= rose de Jéricho

anatomie (végétale)

anatomique

ancolie = *Aquilegia*

(Renonculacés)

androcée

androgénèse

Andropogon (Graminées)

Androsace alpina

(Primulacées)

anémogames

anémogamie

Anemone nemorosa

(Renonculacées)

= anémone sylvie

anémone sylvie = *Anemone nemorosa* (Renonculacées)

anémones = *Anémone*

(Renonculacées)

anémophilie

aneuploïdie

Angiospermæ

Angiospermes

Angiospermes marines

Angleterre

animal

anneau de Caspari

Annona muricata

(Annonacées)

= corossol

Annonacées

annuelle (plante)

antériorité

anthère

anthère (loge')

anthéridies

anthèse = épanouissement

Anthophyta

Anthophytes

antipodes

apérianthée

apertures

aphylle

Apiaceæ

Apiacées

Apium

Apium graveolens (Ombellifères) =éleri

apocarpe

Apocynacées

apogamiques

apomixie

appareil de Golgi

aptitude à fleurir

Apuleius

aquatique

aquifère

aquifère (parenchyme)

aquifères (tissus)

Aquilegia canadensis

(Renonculacées)

= ancolie du Canada

Aquilegia vulgaris

(Renonculacées)

(Renonculacées)

= ancolie

Aracées

arachide = *Arachis hypogva*

(Légumineuses,

Papilionacées)

Arachis hypogæa

(Légumineuses, Papilionacées) = arachide, cacahuète

Araliacées

arbousier = *Arbutus unedo* (éricacées)

arbre

arbre à encens = *Boswellia carteri* (Burséracées)

arbre à caoutchouc

= *Hevea brasiliensis*

(Euphorbiacées)

arbre aux quarante écus

= *Ginkgo biloba*

(Ginkgoacées)

arbre de Judée

= *Cercis siliquastrum*

(Légumineuses, Césalpiniacées)

arbre de vie

= *Thuja orientalis*

(Cupressacées)

arbre fruitier

Arbutus unedo (éricacées)

= arbousier

archégone

Archégoniates

arec = *Areca catechu*

(Palmiers)

Areca catechu(Palmiers)

= arec

Arecaceæ

Arécacées

arête

argousier = *Hippophaë rhamnoides*

(éléagnacées)

arille

Aristida (Graminées) *Aristida*

pungens(Graminées)

= drinn

Aristida togoënsis

(Graminées)

aristoloche = *Aristolochia*

(Aristolochiacées)

Aristolochia

(Aristolochiacées)

= aristoloche

Aristote

Armeria

(Plombaginacées)

Armeria maritima

(Plombaginacées) = gazon

d’Espagne, gazon

d’Olympe

armillaire = *Armillaria*

ARN

Arnica montana

(Composées)

Artemisia genipi, *A. eriantha*,

A. umbelliformis

(Composées)

= g  n  pi

artichaut = *Cynara scolymus* (Compos  es)

articul  e

Arum (Arac  es)

Arum maculatum (Arac  es)

= gouet

Ascl  piadac  es

Asclepias curassavica

(Ascl  piadac  es)

asexu  

Asie mineure

Asparagus (Liliac  es)

Asparagus officinalis

(Liliac  es) = asperge

asperge = *Asparagus officinalis* (Liliac  es)

Asperula (Rubi  c  es)

= asp  r  le

asp  r  le = *Asperula*

(Rubi  c  es)

Aspidistra elatior

(Liliac  es)

assimilateur

(parenchyme)

assise g  n  ratrice

= cambium

assise m  canique

Aster (Compos  es)

Aster armoricanus

(Compos  es)

Aster linosyris

(Compos  es)

Aster tripolium

(Compos  es)

Asterace  

Ast  rac  es

Asterid  

astragale = *Astragalus*

(L  gumineuses, Papilionac  es)

Astragalus (Légumineuses,

Papilionacées)

= astragale

Astrocaryum (Palmiers)

asymétrique

Athyrium filix-femina

(Athyriacées)

= fougère femelle

ATP

attractif

attraction

aubépine = *Cratægus*

monogyna et *ævigata* (Rosacées)

aubier

Aubregria (Sapotacées)

Aubréville

Aubriet

Aubrieta deltoidea

(Crucifère)

= aubriète

aubriète = *Aubrieta deltoidea* (Crucifères)

aulne ou aune

= *Alnus glutinosa*

(Bétulacées)

Australie

auteur (d'un binôme)

auto-compatibilité

auto-compatibles

autofécondation

autofécond

autogame

autogamie

auto-incompatibilité

auto-incompatible

autostérile

autotrophe

autotrophie

auxèse

auxine

Avena sativa (Graminées) = avoine

Avicennia nitida, *A. marina* et autres espèces

(Verbénacées) = palétuvier blanc

avocat = avocatier = *Persea americana* (Lauracées)

avocatier = avocat = *Persea americana* (Lauracées)

avoine = *Avena sativa* (Graminées)

avortement

axe

axillaire *Azolla* (Azollacées)

Azorella (Ombellifères)

azote

azoté

B

Bacillariophyta

Bacillariophytes

Bacteria

Bactéries

bactériochlorophylles,.

bactéroïdes

baie

Balanophoracées

bambous (45 genres de Graminées)

banane = bananier = *Musa*

paradisiaca

(Musacées)

bananier = banane = *Musa*

paradisiaca (Musacées)

Banksia (Protéacées)

banyan = figuier banyan

= *Ficus*, diverses espèces

(Moracées)

baobab = *Adansonia digitata*

(Bombacacées)

basifuge

basilic = *Ocimum basilicum*

(Labiées)

Bassia latifolia

(Chénopodiacées)

Batrachium (Renonculacées)

Bauhin

Bauhinia purpurea

(Légumineuses, Césalpiniacées)

bec-de-grue = *Erodium*

(Géraniacées)

Begonia (Bégoniacées)

Begonia evansiana

(Bégoniacées)

Begonia squamulosa (Bégoniacées)

BegoniaRex (Bégoniacées)

Bégoniacées

Benoîte = *Geum urbanum* (Rosacées)

Berberis

(Berbéridacées)

Berberis vulgaris

(Berbéridacées)

= épine-vinette

berce (grande) = *Heracleum sphondylium* (Ombellifères)

Bertero

Bertoloni

Beta vulgaris subsp. *ruera*

(Chénopodiacées)

= betterave rouge

Beta vulgaris subsp. *vulgaris*

(Chénopodiacées)

= betterave à sucre

= betterave sucrière

betterave à sucre = betterave

sucrière = *Beta vulgaris*,

subsp. *vulgaris*

(Chénopodiacées)

betterave sucrière

= betterave à sucre = *Beta*

vulgaris subsp. *vulgaris*

(Chénopodiacées)

betterave rouge = *Beta*

vulgaris subsp. *rubra*

(Chénopodiacées)

Betula alba (Bétulacées)

= bouleau

Betula nana (Bétulacées)

= bouleau nain

Betula pendula (Bétulacées)

= bouleau

Betula pubescens

(Bétulacées)

= bouleau

Betula verrucosa (Bétulacées)

= bouleau

bicarbonates = hydrogénocarbonates

Bidens (Composées)

bilabié

Billbergia (Broméliacées)

binom

binôme

binucléée (cellule)

biochimique

biosphère

bipennée (feuille)

bisannuelles (plantes)

Bixa orellana (Bixacées)

= roucou

Blackstollia peifoliata

(Gentianacées)

blanc de champignon

blastomères

blé = *Triticum sativum*

(Graminées)

blé noir = sarrazin

= *Fagopyrum esculentum*

(Polygonacées)

bleuet = *Centaurea cyanus* (Composées)

Bcehmeria nivea (Urticacées) = ramie

Brerhavia repens

(Nyctaginacées)

bois (voir aussi xylème)

bois-canon = *Cecropia peltata* (Musacées)

bois de cœur

bois de Sainte-Lucie

= *Prunus mahaleb*

(Rosacées)

bolets

Boletus luteus

Boletus rufus

Boletus scaber

Bombacacées

Borago officinalis

(Boraginacées)

= bourrache

Borassus flabellifer (Palmiers) = rônier

Boswellia carteri

(Burséracées) = arbre à encens

botanistes-collecteurs

Botrychium

(Ophioglossacées)

Botrychium lunaria

(Ophioglossacées)

Bougainville

Bougainvillea spectabilis

(Nyctaginacées)

= bougainvillier

bougainvillier = *Bougainvillea spectabilis*

(Nyctaginacées)

bouillon-blanc = *Verbascum* (Scrophulariacées)

boule-de-neige = *Viburnum opulus* 'Sterile'

bouleau = *Betula pubescens* et *B. pendula* (Bétulacées)

bouleau nain = *Betula nana* (Bétulacées)

bourdon

bourgeon

bourgeon adventif

bourgeon apical = bourgeon terminal

bourgeon axillaire

bourgeon dormant

bourgeon terminal

= bourgeon apical

bourrache = *Borago*

officinalis

(Boraginacées)

bourse-à-pasteur = *Capsella bursa-pastoris* (Crucifères)

bourse

bouton'or = renoncule

= *Ranunculus*

(Renonculacées)

bouturage

bouture

boyau pollinique = tube pollinique

brachyblast = rameaux courts

bractée

bractéole

Brassica (Crucifères)

Brassica oleracea (Crucifères)

= chou

Brassica rapa (Crucifères)

= navet

Brassicaceae

Brassicacées

Brésil

brévistylée (fleur)

broccolis (choux) = *Brassica oleracea* (Crucifères)

Broméliacées

Bromus (Graminées)

Brunfels

Brunoniacées

bruyère = *Erica* (éricacées)

bryone = *Bryonia dioica*

(Cucurbitacées)

Bryonia dioica (Cucurbitacées) = bryone

Bryophyta

Bryophytes

Buddleja davidii

(Buddléjacees)

buffle

Buffon

buis = *Buxus sempervirens* (Buxacées)

buisson ardent = *Pyracantha* (Rosacées)

bulbe

bulbille

Bulbophyllum

(Orchidées)

Burmann

Burmanniacées

Butomacées

Butyrospermum paradoxum (Sapotacées) = karité

Buxus sempervirens (Buxacées) = buisC

Cabomba ayuatica

(Cabombacées)

cacahuète = arachide

= *Arachis hypogaea*

(Légumineuses, Papilionacées)

Cachrys odontalgica

(Ombellifères)

Cactacées

Cactées

cactiformes

caduques

Cæsalpinia (Légumineuses, Césalpiniacées)

Cæsalpiniaceæ

caféier = *Coffea arabica*, C.

robusta et *liberica* (Rubiacees)

cal

calebassier = *Grescentia cujete* (Bignoniacees)

Calendula officinalis

(Composées) = souci

calice

calicule

Calligonum (Polygonacees)

callose

Calotropis (Asclépiadacees)

= pomme de Sodome

Calotropis procera

(Asclépiadacees) = pomme de Sodome

Caltha palustris

(Renonculacees)

= populage

Calystegia sepium

(Convolvulacees)

= liseron des haies

cambium = assise

génératrice

cambium cortical =

cambium subéro-phellodermique 169

cambium cribro-

vasculaire

cambium subéro-

phellodermique =

cambium cortical

Camellia sinensis (Théacées) = thé

Camerarius

Campanula

(Campanulacees)

= campanule

Campanula barbata

(Campanulacees)

= campanule barbue

Campanula medium

(Campanulacées)

Campanula rotundifolia

(Campanulacées)

Campanulacées

campanule = *Campanula*

(Campanulacées)

campanule barbue

= *Campanula barbata*

(Campanulacées)

camphrier

= *Cinnamomum camphora* (Lauracées)

Campsis radicans

(Bignoniacées)

canal (aérifère)

canal (laticifère)

canal (résinifère)

canal (sécréteur)

Candolle (de)

Canna indica

(Cannacées)

Cannabis sativa

(Cannabidacées) = chanvre

canne à sucre = *Saccharum*

officinale (Graminées)

cannelé

cannelle = cannellier

= *Cinnamomum zeylanicum* (Lauracées)

cannellier = cannelle

= *Cinnamomum zeylanicum* (Lauracées)

capitule

Capparidacées

Capparis spinosa

(Capparidacées) = âprier

câprier = *Capparis spinosa*

(Capparidacées)

Caprifoliacée

Capsella bursa-pastoris

(Crucifères)

= bourse-à-pasteur

capsule

capsules loculicides

capsules septicides

capucine = *Tropæolum majus*

(Tropéolacées)

Caralluma speciosa

(Asclépiadacées)

carbonates de calcium

carbone

carboné

Carbonifère

Carex (Cypéracées) = laiche

Carex arenaria (Cypéracées)

Carex vulpina (Cypéracées)

Carica papaya (Caricacées)

= papayer

carnauba = *Copernicia*

cerifera (Palmiers)

carnivore

carnivorie

carotènes

caroténoïdes

carotte = *Daucus carota*

(Ombellifères)

carpellaire

carpellaire (feuille) = feuille ovulifère

carpellaire (paroi)

carpelle

carpophore

Carthamus lanatus

(Composées)

= chardon-bénit

Caryophyllacées

caryopse

casse-lunettes = *Euphrasia*

(Scrophulariacées)

Cassia (Légumineuses, Césalpiniacées)

Cassia italica

(Légumineuses,

Césalpiniacées)

Casuarina (Casuarinacées)

= filao

Catasetum saccatum

(Orchidées)

cauliflores

caulinaire (feuille)

caulinaire (appareil)

Cecropia (Moracées)

Cecropia peltata (Moracées) = bois-canon

cèdre = *Cedrus*

(Pinacées)

cèdre de l'Atlas = *Cedrus*

atlantica (Pinacées)

cèdre du Liban = *Cedrus*

libani (Pinacées)

Cedrus (Pinacées)

=èdre

Cedrus atlantica (Pinacées)

=èdre de l'Atlas

Cedrus brevifolia (Pinacées)

=èdre de Chypre

Cedrus deodara (Pinacées)

=èdre de l'Himalaya

Cedrus libani (Pinacées)

=èdre du Liban

Ceiba pentandra

(Bombacacées) = fromager

céleri = *Apium graveolens*

(Ombellifères)

cellulaire

cellule

cellule apicale

cellule basale

cellule générative

cellule-mère

cellule scléreuse

cellule sécrétrice

cellule spermatogène

celluleégétative

cellules compagnes

cellulose

cellulosique

cellulosique (paroi)

Centaurea (Composées)

= centaurée

Centaurea cyanus

(Composées) = bleuet

Centaurea montana

(Composées)

centaurée = *Centaurea*

(Composées)

centaurée (petite)

= *Centaureum erythræa*

(Gentianacées)

Centaureum erythræa

(Gentianacées)

= petite centaurée

centre quiescent

centres générateurs

centriole

centrosome

Cephaelis amœna

(Rubiacées)

Cératophyllacées

Ceratophyllum

(Cératophyllacées)

= comifle

Cercis siliquastrum

(Légumineuses, Césalpiniacées) = arbre de Judée

céréales

cerise = cerisier = *Prunus*

avium, *P. cerasus* et leurs hybrides (Rosacées)

cerisier = cerise = *Prunus*

avium, *P. cerasus* et leurs hybrides (Rosacées),

cerisier ‘Burlat’

Césalpin

Césalpiniacées

chalaze

Chamæcyparis

(Cupressacées)

chaméphytes

Champignon

champignon de Paris

= agaric

chanvre = *Cannabis sativa*

(Cannabidacées)

Chara (Characées)

Chara globularis (Characées)

Characées

chardon-bénit

= *Carthamus lanatus*

(Composées), *Cnicus*

benedictus (Composées) et *Eryngium campestre*

(Ombellifères)

Charophyta

Charophytes

chasmogame

châtaigne‘eau = *Trapa*

natans (Trapacées)

chaton

chaume

chauve-souris

chéirop térogamie

chélidoine = *Chelidonium majus* (Papavéracées)

Chelidonium majus

(Papavéracées)

= chélidoine

chêne = *Quercus petræa*

(Fagacées)

chêne-liège = *Quercus suber*

(Fagacées)

chénopode = *Chenopodium*

(Chénopodiacées)

Chénopodiacées

Chenopodium

(Chénopodiacées) = chénopode

cheval

Chevalier

chèvrefeuille

= *Lonicera caprifolium* et

L. periclymenum

(Caprifoliacées)

chèvrefeuille des haies

= *Lonicera xylosteum*

(Caprifoliacées)

chiendent = *Agropyrum*

repens (Graminées)

chimères

chimiotropisme

chitine

Chlamydomonas

Chlorophycées

chlorophylle

chlorophyllien

Chlorophyta

Chlorophytes

Chlorophytum comosum

(Liliacées)

chloroplaste

chou = *Brassica oleracea*

(Crucifères)

choux cavaliers

choux-de-Bruxelles

choux-fleur

choux moelliers

choux-raves

chromatophores

chromoplastes

chromosomes

chromosomique

Chrysophyta

Chrysophytes

Chrysosplenium alternifolium (Saxifragacées)

Cicuta virosa (Ombellifères)

= ciguë

ciguë = *Cicuta virosa* et

Conium maculatum

(Ombellifères)

cilié

cils

Cinchona calisaya, C.

officinales et leurs hybrides

(Rubiacées)

= quinquina

Cinnamomum campbora

(Lauracées) = camphrier

Cinnamomum zeylanicum

(Lauracées) = cannelle, cannellier

Circæa lutetiana

(Onagracées) = circée «des parisiens»

circée «des parisiens»

= *Circæa lutetiana*

(Onagracées)

cire

cireux

Cistacées

ciste = *Cistus* (Cistacées)

Cistus (Cistacées) = ciste

citron vert = *Citrus*

aurantifolia (Rutacées)

citronnier = *Citrus limon*

(Rutacées)

Citrus (Rutacées) = agrumes

Citrus aurantifolia

(Rutacées) = citron vert

Citrus limon (Rutacées)

= citronnier

Citrus reticulata (Rutacées)

= mandarine

Citrus sinensis (Rutacées)

= orange, oranger

cladodes

clarin = *Erica tetralix*

(éricacées)

Classes

classification

classifications vernaculaires

Claviceps purpurea = ergot

de Seigle

cléistogame

cléistogamie

Clematis (Renonculacées)

=ématite

clématite = *Clematis*

(Renonculacées)

Cleome (Capparidacées)

Clerodendrum bungei

(Verbénacées)

Clerodendrum thomsonæ

(Verbénacées)

climats

cloisons

clonal

clone

cloque du pêcher

Clusia (Clusiacées)

Clusiaceæ

Clusiacées

Cnicus benedictus

(Composées)

= chardon-bénit

coadaptation

coadapté

coccolithes

Cocos nucifera (Palmiers)

= cocotier, noix de coco

cocotier = *Cocos nucifera*

(Palmiers)

cocotier des Seychelles,

coco-fesse = *Lodoicea*

maldivica (Palmiers)

Code International

de Nomenclature

coévolution

Coffea arabica, *C. robusta*

et. *liberica* (Rubiacees) = caféier

cognassier = *Cydonia*

oblonga (Rosacées)

coiffe

Cola (Sterculiacées)

= colatiers

Cola acuminata

(Sterculiacées) = colatier, noix de cola

colatier, noix de cola

= *Cola acuminata*

(Sterculiacées)

colatiers = *Cola*

(Sterculiacées)

Colchicum autumnale

(Liliacées) = colchique

colchique = *Colchicum*

autumnale (Liliacées)

Coléoptères

coléoptile

coléorhize

colibris

collenchyme

collet

Colletia (Rhamnacées)

colloïdale (solution)

combinaison

(nomenclaturale)

Commelina

(Commélinacées)

Commelina communis

(Commélinacées)

Commelina forskalæi

(Commélinacées)

Commélinacées

compagnon blanc = *Silene*

latifolia (Caryophyllacées)

composée (feuille)

composée-palmée

(feuille)

composée-pennée

(feuille)

Composées

Compositæ

concolore

concrecence

conducteur (appareil)

conducteurs (éléments)

conducteurs (tissus)

conducteur (voir faisceau -)

cône = strobile

Congrès International de Botanique

Conifères

Coniférophyta

Coniférophytes

Conium maculatum (Ombellifères) = ciguë

consoude (grande)

= *Symphytum officinale*

(Boraginacées).

contorté

Convallaria majalis (Liliacées) = muguet

Convolvulacées

Convolvulus arvensis

(Convol-vulacées)

= liseron

Convolvulus fatmensis

(Convolvulacées)

Conyza (Composées)

Conyza bonariensis

(Composées) = *Erigeron b*

= vergerette (“du Canada”, fausse)

Conyza canadensis

(Composées) = *Erigeron*. = vergerette du Canada

Copernicia cerifera

(Palmiers) = carnauba

coquelicot = *Papaver rhœas*

(Papavéracées)

cordiforme

Corchorus capsularis

(Tiliacées) = jute

Cordyceps

Cordyline (Agavacées)

corme

Cormophytes

cornifle = *Ceratophyllum*

(Cératophyllacées)

Cornut(Jacob)

corolle

corossol = *Annona muricata*

(Annonacées)

cortical (parenchyme)

Corydalis (Fumariacées)

Corylus avellana

(Bétulacées).

= noisetier

corymbe

Cosmos sulphureus

(Composées)

Cotoneaster (Rosacées)

Cotoneaster franchetii

(Rosacées)

cotonnier, coton

= *Gossypium barbadense*

(Malvacées)

cotylédon

coucou = primevère

officinale = *Primula veris* (Primulacées)

couleurs

couronne

coussinet (plante en)

coussinet moteur

Crassulacées

crassulescent

x *Crataegomespilus*

(Rosacées)

Crataegus (Rosacées)

= aubépines

Crataegusævigata

(Rosacées) = aubépine

Crataegus monogyna

(Rosacées) = aubépine

Crataegus oxyacantha

(Rosacées) = aubépine

Cratævas

crénelé

Crepis (Composées)

Crescentia cujete

(Bignoniacées)

= calebassier

cresson = *Nasturtium*

afficinale (Crucifères)

Crétacé

Crète

crible

cribro-vasculaire (appareil)

cribro-vasculaire

(voir faisceau -)

criste marine = *Crithmum*

maritimum (Ombellifères)

Crithmum maritimum

(Ombellifères) = criste marine

Crocus (Iridacées)

Crocus sativus (Iridacées) = safran

croisement

croissance

croissance cellulaire

croissance intercalaire

croissance monopodiale

croissance sympodiale

Cronquist

crossing-over

Crotalaria retusa

(Légumineuses, Papilionacées)

Cruciferæ

Crucifères

Cryptogames

Cryptogames

vasculaires

Cryptophytes

Cucumis melo subsp. *melo*
(Cucurbitacées) = melon

Cucurbitacées

cultivar

culture de tissus,
332

Cupressaceæ

Cupressus

(Cupressacées)

Cupressus sempervirens

(Cupressacées)

= cyprès

Cuscuta (Convolvulacées)

= cuscute

cuscute = *Cuscuta*

(Convolvulacées)

cuticule

cutine

cutinisé

Cutleria

Cyanobacteria

Cyanobactéries

Cyanophycées

cyathe

Cycadaceæ

Cycadacées

Cycadophytes

Cycas (Cycadacées)

Cycas revoluta (Cycadacées)

= sagoutier

cycle biologique

cyclose

Cydonia oblonga (Rosacées)

= cognassier

cylindre central

cyme

Cynara scolymus

(Composées) = artichaut

cynorrhodon = *Rosa*

(Rosacées), fruits

Cypéracées

Cyperus (Cypéracées)

Cyperus maritimus

(Cypéracées)

Cyperus papyrus

(Cypéracées) = papyrus

cyprès = *Cupressus*

(Cupressacées)

cyprès chauve = *Taxodium*

distichum

(Taxodiacées)

Cytinus hypocistis

(Rafflésiacées)

cytise = *Laburnuna*

anagyroides (Légumineuses, Papilionacées)

Cytisus purpureus

(Légumineuses, Papilionacées)

cytoplasme

cytosol

cytosquelette

Dactylella

Dactylorhiza maculata

(Orchidées)

= orchis tacheté

Dahlgren

Dahlia (Composées)

Daphne (Thyméléacées)

Daphne laureola

(Thyméléacées)

= laurier des bois

Darwin

datte = dattier = *Phœnix*

dactylifera (Palmiers)

dattier = datte = *Phœnix*

dactylifera (Palmiers)

Datura (Solanacées)

Datura stramonium

(Solanacées)

= pomme épineuse

Daucus carota (Ombellifères)

= carotte

décomposition

décortication annulaire

décurrence

décurrent

décussé

dédifférenciation

dédifférencié

déhiscence

déhiscence (fentes de)

déhiscent

Dendrobium

(Orchidées)

dendrogramme

dérive génétique

description 'une espèce

désert

Desmodium (Légumineuses, Papilionacées)

détermination

développement

Dévonien

diagramme floral

diakène

dialypétale

dialysépale

Dianthus (Caryophyllacées)

= œillet

Dianthus deltoides

(Caryophyllacées)

= œillet deltoïde

diaspore

Diatomées

dicaryons

dichlamydée

Dicotyledonæ

Dicotylédones

Didiéréacées

Dieffenbachia (Aracées)

différenciation

différencié

digitale = *Digitalis* (Scrophulariacées)

digitale pourpre

= *Digitalis purpurea*

(Scrophulariacées)

Digitalis (Scrophulariacées)

Digitalis purpurea

= digitale pourpre

dioïque

Dionæa (Droséracées)

Dionæa muscipula

(Droséracées)

= dionée

Dioon (Zamiacées)

Dioscoride

dioxyde de carbone

= gaz carbonique

diplobiontique

diploïde ;

Diptères

Dischidia rafflesiana

(Asclépiadacées)

discolore

disjonction des sexes

dispersion

disséminateurs

dissémination

distances taxonomiques diversification

diversifié

diversité

Divisions

dompte-venin

= *Vincetoxicum hirundinaria*

(Asclépiadacées)

Dopatrium junceum

(Scrophulariacées)

dormance

dormant

dorsiventrale

double fécondation

doum = *Hyphæne thebaica*

(Palmiers)

Dracæna (Agavacées)

Dracunculus vulgaris

(Aracées)

drageons

drinn = *Aristida pungens*

(Graminées)

Drosera (Droséracées)

drupe

dryade = *Dryas octopetala*

(Rosacées)

Dryas octopetala (Rosacées)

= dryade

Dryopteris (Aspléniacées)

Dryopteris filix-mas

(Aspléniacées)

= fougère-mâle

durian = *Durio zibethinus*

(Bombacacées)

Durieu de Maisonneuve

Durio zibethinus

(Bombacacées) = durian

E

eau

ébauche

Ecballium

(Cucurbitacées)

Ecballium elaterium

(Cucurbitacées)

= momordique

échalotte = *Allium*

ascalonicum (Liliacées)

échanges gazeux

échantillon ‘herbier

échantillons de référence

Echinocactus

(Cactacées)

Echinops (Composées)

Echiuna vulgare

(Boraginacées) = vipérine

écologie

écologique

écorce

écorce secondaire

écotypes

écureuil

églantier = *Rosa*

(Rosacées)

égypte

Eichhornia crassipes

(Pontédériacées) = jacinthe ‘eau

Eichhornia polysperma

(Pontédériacées)

Eichler

élatères

ellébore = ératre

= *Vemtrum album*

(Liliacées)

Elodea (Hydrocharitacées)

Elodea canadensis

(Hydrocharitacées)

= élodée

élodée = *Elodea canadensis*

(Hydrocharitacées)

émarginé

embryogénie

embryon

embryon somatique

embryonnaire

Encephalartos (Zamiacées)

Encephalartos ferox

(Zamiacées)

endocarpe

endoderme

endomitose

endosperme

engainant

Engler

Englerophyton somiferanum

(Sapotacées)

engrais

engrais vert

Enicostema

(Gentianacées)

Enicostema axillare

(Gentianacées)

Enicostema elizabethæ

(Gentianacées)

Enicostema verticillatum

(Gentianacées)

Ensete gillettii Musacées)

entomogamie

entrenœud

enzymes

épaississements ligneux

épanouissement

= anthèse

éperon (nectarifère)

Eperua falcata

(Légumineuses, Césalpiniacées)

Ephedra (éphédracées)

Ephedraceæ

éphémérophyte

épi

épicarpe

épicéa = *Picea* (Pinacées)

Epidendrum

(Orchidées)

épiderme

épidermiques

épigée (germination)

épihydrophilie

épillet

épilobe = *Epilobium* (Onagracées)

Epilobium angustifolium (Onagracées) = laurier de St Antoine

Epilobium duriaei

(Onagracées)

épines

épine-vinette

= *Berberis vulgaris*

(Berbéridacées)

Epipactis (Orchidées)

Epipactis atrorubens

(Orchidées)

Epipactis helleborine

(Orchidées)

Epipactis leptochila

(Orchidées)

Epipactis phyllanthos

(Orchidées)

Epipactis pontica

(Orchidées)

épiphyte

épithète spécifique

épurge = *Euphorbia lathyris*

(Euphorbiacées)

équatorial

Equisetum

(équisétacées)

Equisetum arvense

(équisétacées)

Equisetum palustre

(équisétacées)

Equisetum telmateia

(équisétacées)

érable = *Acer*

(Acéracées)

érable = *Acer canzpestre*

(Acéracées)

érable plane = *Acer*

platanoides (Acéracées)

Eranthemum

(Acanthacées)

Eremospatha macrocarpa

(Palmiers) = rotin

ergot de seigle = *Claviceps*

purpurea

Erica (éricacées)

= bruyères

Erica tetralix (éricacées)

= bruyère = clarin

Erigeron (Composées)

Erigeron bonariensis

(Composées) = *Conyza b.*

= vergerette “du

Canada“

Erigeron canadensis

(Composées) = *Conyza*.

= vergerette du Canada

Erodium (Géraniacées)

= bec de grue

Erodium cicutarium

(Géraniacées)

= bec de grue

Erophila verna

(Crucifères)

Eryngium campestre

(Ombellifères)

= panicaut

Erysimum cheiri (Crucifères)

= giroflée

Erythrina (Légumineuses, Papilionacées)

escargot

espèce ,

espèce nouvelle

essence = huile essentielle

essence (poche à)

estivation = préfloraison

esturgeon

étamine

Eucalyptus (Myrtacées)

Eucalyptus globulus

(Myrtacées)

Eucaryotes

Eugenia (Myrtacées)

Euglenophyta

Euglénophytes

Eumycètes

Eumycota

euphorbe = *Euphorbia*

(Euphorbiacées)

euphorbe petit-cyprès

= *Euphorbia cyarissias*

(Euphorbiacées)

Euphorbia (Euphorbiacées)

Euphorbia cactiformes

(Euphorbiacées)

Euphorbiacées

Euphorbia cyparissias

(Euphorbiacées)

= euphorbe petit-cyprès

Euphorbia desmondii

(Euphorbiacées)

Euphorbia lathyris

(Euphorbiacées) = épurge

Euphorbia pulvinata (Euphorbiacées)

Euphrasia

(Scrophulariacées) = casse lunettes

Europe

évaporation

évolution 112, 113, 122, 159, 163 165, 181, 184, 90, 210, 283, 330, 416, 417

évolutive

Exacum affine

(Gentianacées)

exalbuminée (graine)

excrétion

excrétrices (glandes)

exine

explants

extrorse

Faba (Légumineuses, Papilionacées) = fève

Fabaceæ

Fabacées

Fagopyrum esculentum

(Polygonacées) = blé noir

= sarrazin

Fagus sylvatica (Fagacées)

= hêtre

faisceau (cribro-vasculaire, vasculaire, conducteur)

faisceaux médullaires

famille

fausse-cloison

fausse ortie = ortie blanche

= *Lamium album*

(Labiées)

fécondation

fécondation croisée

femelle

fer-à-cheval

= *Hippocrepis*

(Légumineuses,

Papilionacées)

fermentations

Festuca (Graminées)

= fétuques

fétuques = *Festuca*

(Graminées)

feu bactérien

feuille

fève = *Faba* (Légumineuses,

Papilionacées)

fibres

fibres-lignifiées

fibres scléreuses

fibrilles

ficaire = *Ranunculus ficaria*

(Renonculacées)

Ficus (Moracées)

= figuier

Ficus benghalensis

(Moracées)

= banyan (figuier)

Ficus carica (Moracées)

= figue = figuier

Ficus religiosa (Moracées)

= banyan (figuier)

Ficus sycomorus (Moracées)

= figuier 'Arabie

= figuier sycomore

figue = figuier

= *Ficus* (Moracées)

figuier = figue

= *Ficus* (Moracées)

figuier banyan = banyan

= *Ficus*, diverses espèces

(Moracées)

figuier‘Arabie = figuier

sycomore = *Ficus sycotnorus* (Moracées)

figuier sycomore

= figuier‘Arabie

= *Ficus sycomorus* (Moracées)

filao = *Casuarina*

(Casuarinacées)

filets staminaux

Filipendula ulmaria

(Rosacées)

= reine des prés

flagelle

flagellé

flèche

fleur 277, 279, 281, 285, 295, 300-303, 307, 308, 312-329, 347, 348, 356, 358, 368-388, 394-396, 399

fleur double

fleur incomplète

fleur neutre

fleur nue

fleuron

fleuron ligulé = ligule

fleuron tubuleux

floraison 299, 319, 321, 330, 342, 353, 370, 372, 388, 396, 399, 416

floral (appareil, édifice)

flore

flotteurs

foliole

foliolule

follicule

forestier

forêt

formule florale

Forsythia (Oléacées)

fougère

fougère-aigle = *Pteridium aquilinum*

(Dennstedtiacées)

fougère femelle

= *Athyrium filix-fœmina*

(Aspléniacées)

fougère mâle = *Dryopteris filix-mas*

(Aspléniacées)

fougères à graines

= Ptéridospermées

fougères arborescentes

fourmis

Fragaria (Rosacées) = fraise

= fraisier

fragon = petit houx = *Ruscus*

aculeatus (Ruscacées,

Liliacées s.l.)

fraise (des jardins) = fraisier

= *Fragariaananassa*

(Rosacées)

fraisier = fraise = *Fragaria*

(Rosacées)

framboise = framboisier

= *Rubusidæus* (Rosacées)

framboisier = framboise

= *Ruhus idaus* (Rosacées)

France

François' Assise

Fraxinus (Oléacées) = frêne

Fraxinus excelsior (Oléacées)

= frêne élevé

frêne = *Fraxinus*

(Oléacées)

frêne élevé = *Fraxinus*

excelsior (Oléacées)

fromager

=*éiba pentandra*

(Bombacacées)

fronde

fructification

fructose

fruit

fruit charnu

fruit de la passion

= passiflore = *Passiflora*

(Passifloracées)

fruit sec

Fuchs

fucoxanthine

Fucus

Fumaria (Fumariacées)

= fumeterre

Fumariacées

fumeterre = *Fumaria*

(Fumariacées)

funicule

G

gaillet = *Galium*

(Rubiacées)

gaillet gratteron = *Galium*

aparine (Rubiacées)

gaine

Galeopsis (Labiées)

Galeopsis ladanum (Labiées)

= ortie rouge

*Galeopsis **tetrahit*** (Labiées)

= ortie royale = ortie

épineuse

Galium (Rubiaceées)

= gaillet

Galium aparine

(Rubiaceées)

= gaillet gratteron

gamétange

gamète

gamétocyste

gamétophyte

gamétophytique

(phase)

gamopétale

gamosépale

gamotépale

garance = *Rubia tinctoria*

(Rubiaceées)

Gardenia (Rubiaceées)

garrigue

gatillier = *Vitex agnus-castus*

(Verbenacées)

gaz carbonique

= dioxyde de carbone

gazon 'Espagne

= gazon 'Olympe

= *Armeria maritima*

(Plombaginacées)

gemmule

gène

génépi = *Artemisia genipi*, *A. eriantha* et *A. umbelliformis* (Composées)

genêt = *Genista*

(Légumineuses, Papilionacées)

genêt à balais = *Sarothamnus*

scoparius (Légumineuses, Papilionacées)

genêt 'Espagne = *Spartium*

junceum (Légumineuses,

Papilionacées)

génétique

genévrier = *Juniperus*

(Cupressacées)

genévrier commun

= *Juniperus communis*

(Cupressacées)

genévrier sabine = *Juniperus sabina* (Cupressacées)

Genista (Légumineuses, Papilionacées) = genêt

genièvre

= genévrier commun

= *Juniperus communis*

(Cupressacées)

génome

génotype

génotypiques

genre

Gentiana (Gentianacées)

= gentiane

Gentiana campestris

(Gentianacées)

= gentiane champêtre

Gentiana kochiana

(Gentianacées)

= gentiane acaule

Gentiana lutea

(Gentianacées)

= gentiane jaune

Gentiana pneumonanthe (Gentianacées)

Gentianaceæ

Gentianacées

Gentianales

gentiane = *Gentiana*

(Gentianacées)

gentiane acaule = *Gentiana*

kochiana (Gentianacées)

gentiane champêtre

= *Gentiana campestris*

(Gentianacées)

gentiane jaune = *Gentiana lutea* (Gentianacées)

géocarpie

géophytes

géotropisme

Géraniacées

Geranium (Géraniacées)

géranium

= *Pelargonium hortorum*

(Géraniacées)

Geranium cicutarium

= *Erodium cicutarium*

(Géraniacées)

= bec de grue

Geranium lanuginosum (Géraniacées)

géranium-lierre

= *Pelargonium peltatum*

(Géraniacées)

Geranium peltatum

= *Pelargonium peltatum*

(Géraniacées)

= géranium-lierre

Geranium robertianum

(Géraniacées) = herbe à Robert

géraniums = *Pelargonium*

(Géraniacées)

germination

germination (du pollen)

Gesnériacées

Geum urbanum (Rosacées) = benoîte

gingembre

= *Zingiber officinale*

(Zingibéracées)

Ginkgo (Ginkgoacées)

Ginkgo biloba (Ginkgoacées)

= arbre aux quarante écus

Ginkgophyta

Ginkgophytes

ginseng = *Panax*

pseudoginseng

Araliacées)

girafe

giroflée = *Erysimum cheiri*

(Crucifères)

gland = chêne = *Quercus*

(Fagacées)

glandes

glanduleuses

glanduleux (poil)

Glechoma (Labiées)

Glechoma hederacea

(Labiées)

= lierre terrestre

glomérule

Gloriosa (Liliacées)

glucides = hydrates de carbone

glucidique

glucose

glume

glumelle

glumellule

Glycine max (Légumineuses, Papilionacées) = soja

glycine = *Wisteria floribunda*

(Légumineuses,

Papilionacées)

Gnetaceæ

Gnetophyta

Gnétophytes

Gnetum (Gnétacées)

Godron

Gœthe

gommes

Goodéniacées

gorge

Gossypium barbadense

(Malvacées) = cotonnier

gouet = *Arum maculatum* (Aracées)

gousse

goyavier = *Psidium guajava* (Myrtacées)

graine

Gramineæ

Graminées

granums

grappe

grassette = *Pinguicula*

(Lentibulariacées)

gravitropisme

Grèce

greffe

greffon

groseille = groseillier

= *Ribes rubrum*

(Grossulariacées)

groseillier = groseille

= *Ribes rubrum*

(Grossulariacées)

guêpe

gui = *Viscum album*

(Viscacées)

Guiera senegalensis

(Combrétacées)

Gundelscheimer

Gunnera (Haloragidacées)

Gustavia augusta

(Lécythidacées)

gutta-percha = *Palaquium*

gutta (Sapotacées)

guttation

Guttiferæ

Guttifères

Guzmania

(Broméliacées)

Gymnocalycium

(Cactacées)

Gymnosiphon

(Burmanniacées)

Gymnospermes

gynécée

gynogénèse

gynostème

H

Hæckel

Haller

halophytes

Hamamelis

(Hamamélidacées)

Hammarbya paludosa

(Orchidées)

hampe

haplobiontique

haploïde

haricot = *Phaseolus vulgaris* (Légumineuses,
Papilionacées)

haricot grimant = *Phaseolus coccineus* (Légumineuses, Papilionacées)

haustorium

Hedera hélix (Araliacées)

= lierre = lierre grimant

Helianthemum

(Cistacées)

Helianthus tuberosus

(Composées)

= topinambour

hélices foliaires

Heliconia bihai

(Héliconiacées)

hellébore = *Helleborus*

(Renonculacées)

hellébore fétide = *Helleborus fætidus* (Renonculacées)

hellébore noir = rose de Noël

= *Helleborus niger*

(Renonculacées)

Helleborus

(Renonculacées)

Helleborus fætidus

(Renonculacées)

= hellébore fétide

Helleborus niger

(Renonculacées)

= hellébore noir

= rose de Noël

hélrophytes

hémicellulosique

hémicryptophytes

hémiparasites

Hepatica nobilis

(Renonculacées)

= herbe du foie

Hepatica triloba = *Hepatica*

nobilis (Renonculacées)

= herbe du foie

hépatiques

Heracleum sphondylium

(Ombellifères)

= grande berce

herbe à Robert = *Geranium robertianum* (Géraniacées)

herbe aux femmes battues

= *Tamus communis*

(Dioscoréacées)

herbe du foie = *Hepatica*

nobilis (Renonculacées)

herbes

herbicide

herbier

hermaphrodite;

hermaphroditisme

Hérodote

hétérosides

hétérostylée (fleur)

hétérostylie

hétérotrophe

hétérotrophie

hêtre = *Fagus sylvatica* (Fagacées)

Hevea (Euphorbiacées)

= arbre à caoutchouc

Hevea brasiliensis

(Euphorbiacées) = arbre à caoutchouc

Hibiscus tiliaceus

(Malvacées)

hiérarchie taxonomique 73, 75, 81, 85, 88

Hildegarde de Bingen

hile

Hippocrepis (Légumineuses,

Papilionacées) = fer-à-cheval 401

Hippophkë rhamnoides

(éléagnacées)

= argousier

hispid

histamine

Holcus lanatus (Graminées)

= houlque

holoparasites

homostylée (fleur)

horloge biologique

horloge florale

hormonal

hormones

hortensia = *Hydrangea*

(Hydrangéacées)

horticole

horticulture

hôte

Hottonia inflata

(Primulacées)

Hottonia palustris

(Primulacées)

houblon = *Humulus lupulus*

(Cannabidacées)

houlque = *Holcus lanatus* (Graminées)

houx = *Ilex aquifolium*

(Aquifoliacées)

houx (petit) = fragon

= *Ruscus aculeatus*

(Ruscacées, Liliacées s.l.)

huile essentielle

= essence

Hura crepitans

((Euphorbiacées)

hybridation

hybride

hydatodes

Hydrangea (Hydrangéacées) = hortensia

hydrates de carbone

= glucides

hydrogamie

hydrogène

hydrogénocarbonates

= bicarbonates

hydroïdes

Hydromystria

(Hydrocharitacées)

Hydromystriaeævigata

(Hydrocharitacées)

hydrophytes

hydrotropisme

hygrophile

hygrophytes

Hygroryza aristata

(Graminées)

hygroscopique

Hyménoptères

Hyosciamus niger

(Solanacées) = jusquiame

Hypericum perforatum

(Hypéricacées)

= millepertuis

Hyphæne thebaica (Palmiers) = doum

hyphes

hypocotyle

hypoderme

hypogée (germination)

hypohydrophilie

hypophysaire

hypophyse

I

if = *Taxus baccata*

(Taxacées)

Ilex aquifolium

(Aquifoliacées) = houx

Ilex paraguariensis

(Aquifoliacées)

Ilysanthes rotundifolia

(Scrophulariacées)

imbrication

imbriqué

imparipennée (feuille)

Impatiens (Balsaminacées)

Impatiens niamniamensis

(Balsaminacées)

Impatiens noli-tangere

(Balsaminacées)

incisées

inclusions

cytoplasmiques

incompatibilité

Inde

indéhiscence

indigo = *Indigofera*

(Légumineuses, Papilionacées)

Indigofera (Légumineuses, Papilionacées) = indigo

indument

inerte

inférovariées

inflorescence

Inga (Légumineuses, Mimosacées)

initiation

insectes

introrse

inuline

involucre

Ipomœa aquatica

(Convolvulacées)

Ipomœa nocturna

(Convolvulacées)

Ipomœa pes-capræ

(Convolvulacées)

Iridacées

Iris (Iridacées);

iris des jardins = *Iris*

germanica (Iridacées)

Iris germanica (Iridacées)

= iris des jardins

Isoetes (Isoëtacées)

isoprène

Italie

jacinthe d'eau

= *Eichhornia crassipes*

(Pontédériacées)

jardin

jasmin officinal = *Jasminum officinale* (Oléacées)

Jasminum officinale

(Oléacées) = jasmin officinal

jojoba = *Simmondsia*

californica

(Simmondsiacées)

jonc = *Juncus* (Joncacées)

jonquille = jonquille des bois

= *Narcissus pseudonarcissus* (Amaryllidacées)

jonquille des bois = jonquille

= *Narcissus pseudonarcissus* (Amaryllidacées)

Juglans regia (Juglandacées) = noyer = noix

jujubier = *Ziziphus jujuba* (Rhamnacées)

Juncacées

Juncus (Joncacées) = jonc

Juniperus (Cupressacées)

= genévriers

Juniperus communis

(Cupressacées)

= genévrier commun

Juniperus sabina

(Cupressacées)

= genévrier sabine

jusquiame = *Hyosciamus*

niger (Solanacées)

Jussieu

jute = *Corchorus capsularis* (Tiliacées)

kaki = *Diospyros kaki*

(ébénacées)

Kalanchoë

(Crassulacées)

Kalanchoë salazari

(Crassulacées)

Kalanchoë tubiflora

(Crassulacées)

kangourou

karité = *Butyrospermum*

paradoxum

(Sapotacées)

Kigelia africana

(Bignoniacées)

Knautia foreziensis

(Dipsacacées)

Kæhreuteria paniculata

(Sapindacées)

L

labelle

Labiatae

Labiées

Laburnocytisus adamii

(Légumineuses, Papilionacées)

Laburnum anagyroides

(Légumineuses, Papilionacées) = cytise

Lachnophyllum gossypium

(Composées)

lactaires

Lactuca muralis

(Composées)

Lactuca sativa (Composées) = laitue

lacunes

lacuneux (parenchyme)

laineux

laiteron = *Sonchus asper*

(Composées)

laitue = *Lactuca sativa*

(Composées)

laitue de mer

= *Ulva lactuca*

Lamarck

lamelle moyenne

Lamiaceae

Lamiacées

lamier = *Lamium* (Labiées)

lamier blanc = ortie blanche

= fausse ortie = *Lamium album* (Labiées)

laminaires

Laminaria

Lamium (Labiées)

= lamier

Lamium album (Labiées)

= lamier blanc = ortie

blanche = fausse ortie

Lamium amplexicaule

(Labiées)

Lamium galeobdolon

(Labiées) = ortie morte

Lamium maculatum

(Labiées) = ortie rouge

= ortie tachée

Lamium purpureum

(Labiées) = ortie rouge

lancéolée

Lantana camara

(Verbénacées)

Larix (Pinacées)

= mélèze

latence

latent

latex

Lathyrus aphaca

(Légumineuses, Papilionacées)

laticifères

laticifères vrais

laurier = *Laurus nobilis*

(Lauracées)

laurier à crêmes = *Prunus*

laurocerasus (Rosacées)

laurier-cerise = *Prunus*

laurocerasus (Rosacées)

laurier‘Alexandrie

= *Ruscus racemosus*

(Ruscacées, Liliacées s.l.)

laurier‘Apollon = *Laurus*

nobilis (Lauracées)

laurier de Saint-Antoine

= *Epilobium angustifolium*

(Onagracées)

laurier des Alpes

= *Rhododendron*

ferrugineum (éricacées)

laurier des bois = *Daphne*

laureola

(Thyméléacées)

laurier du Portugal = *Prunus*

lusitanica (Rosacées)

laurier-rose

= *Nerium oleander*

(Apocynacées)

laurier-rose des Alpes

= *Rhododendron*

ferrugineum (éricacées)

laurier-sauce = *Laurus*

nobilis (Lauracées)

laurier-tin = *Viburnum tinus*

(Caprifoliacées)

lauriers

Laurus nobilis (Lauracées)

= laurier = laurier-sauce

= laurier‘Apollon

Lécanorales

Légumineuses

Leguminosæ

Lemna (Lemnacées)

= lentilles'eau

Lemnacées

Lemna trisulca

(Lemnacées)

lémurien

Lens culinaris

(Légumineuses, Papilionacées) = lentille

Lentibulariacées

lenticelles

lentille = *Lens culinaris*

(Légumineuses, Papilionacées)

lentilles'eau = *Lemna*,

Spirodela, *Wolffia*

(Lemnacées)

Léonard de Vinci

Leonotis nepetifolia

(Labiées)

Lépidodendrales

Lepidodendron

Lepidozanzia (Zamiacées)

Lépidoptères

Leptadenia pyrotechnica

(Asclépiadacées)

Leucanthemum vulgare

(Composées)

= marguerite

leucoplastes

lèvres

levures

L'Héritier de Brutelle

liane

liber

Lichenes

lichens

liège

liégeux

lierre = lierre grimpant

= *Hedera helix*

(Araliacées),

399

lierre terrestre = *Glechoma hederacea* (Labiées)

ligneux

lignifié

lignine

ligule = fleuron ligulé

Ligustrum (Oléacées)

Ligustrum vulgare, L.

ovalifolium (Oléacées)

= troëne

lilas = *Syringa vulgaris*

(Oléacées)

Liliacées

Lilium bulbiferum

(Liliacées) = lis orangé

Lilium lancifolium

(Liliacées)

Lilium martagon (Liliacées)

= lis martagon

limbe

Limnophila ceratophylloides

(Scrophulariacées)

Limnophila fluviatilis

(Scrophulariacées)

lin = *Linum usitatissimum*

(Linacées)

linaire = *Linaria vulgaris*

(Scrophulariacées)

Linaria vulgaris

(Scrophulariacées)

= linaire

Linnæa (Caprifoliacées)

= linnée

Linné

linnée = *Linnæa*

(Caprifoliacées)

linnéens

Linum perenne (Linacées)

Linum usitatissimum

(Linacées) = lin

lion

lipides

lipidiques

Liriodendron tulipifera

(Magnoliacées)

= tulipier de Virginie

lis = *Lilium* (Liliacées)

lis martagon = *Lilium*

martagon (Liliacées)

lis orangé = *Lilium*

bulbiferum (Liliacées)

liseron = *Convolvulus arvensis* (Convolvulacées)

liseron des haies

= *Calystegia sepium*

(Convolvulacées)

Listera ovata

(Orchidées)

litchi = *Litchi sinensis* subsp.

sinensis (Sapindacées)

Lithops (Aizoacées)

lobé

Lobéliacées

Lobelia dortmanna

(Lobéliacées)

Lodoicea maldivica

(Palmiers) = cocotier des

Seychelles = coco-fesse

lomentacé

longistylée

Lonicera caprifolium

(Caprifoliacées)

= chèvrefeuille

Lonicera periclymenum

(Caprifoliacées)

= chèvrefeuille

Lonicera xylosteum

(Caprifoliacées)

= chèvrefeuille des haies

Ludwigia (Onagracées)

Ludwigia adscendens

(Onagracées)

Ludwigia leptocarpa

(Onagracées)

Ludwigia stolonifera

(Onagracées)

lumière

lumineuse

luzerne = *Medicago sativa*

(Légumineuses, Papilionacées)

Luzula pilosa (Joncacées) = luzule

luzule = *Luzula pilosa* (Joncacées)

Lycopersicon

(Solanacées)

Lycopersicon esculentum

(Solanacées) = tomate

Lycopersicon hirsutum

(Solanacées)

Lycopersicon pennellii

(Solanacées)

Lycopersicon peruvianum

(Solanacées)

Lycopersicon

pimpinellifolium

(Solanacées)

Lycophyta

Lycophytes

lycopode = *Lycopodium*

(Lycopodiaceae)

Lycopodium (Lycopodiaceae)

= lycopode

lys (fleur de -) = Iris

(Iridaceae)

Lysimachia clethroides

(Primulaceae)

Lysimachia

nummularia(Primulaceae)

= lysimaque

nummulaire

lysimaque nummulaire

= *Lysimachia*

nummularia(Primulaceae)

Lythracées

Lythrum salicaria

(Lythracées)

M

macis = muscadier

= noix de muscade

= *Myristica fragrans*

(Myristicaceae)

Macrocystis

macrofibrille

macrosporange

Macrozamia

(Zamiaceae)

Madagascar

Magnolia (Magnoliaceae)

Magnoliaceae

Magnoliales

Magnoliophyta

Magnoliopsida

Maieta (Mélastomatacées)

maïs = *Zea mais*

(Graminées)

malacophile

mâle

maltose

Malus domestica (Rosacées)

= pommier

Malvacées

Malva sylvestris (Malvacées)

= mauve

mammifères

mandarine = *Citrus*

reticulata (Rutacées)

Mandragora officinarum

(Solanacées) = mandragore

mandragore = *Mandragora officinarum* (Solanacées)

Mangifera indica

(Anacardiaceae)

= manguier

mangroves

manguier

= *Mangifera indica*

(Anacardiaceae)

Manihot esculenta

(Euphorbiaceae) = manioc

manioc = *Manihot esculenta*

(Euphorbiaceae)

Marantacées

Marantochloa purpurea

(Marantacées)

Marchantia

Marchantia polymorpha

marges (foliaires)

marges (carpellaires)

marguerite = *Leucanthemum*

vulgaire (Composées)

marronnier **Inde** = *Æsculus*

hippocastanum

(Hippocastanacées)

massette = *Typha latifolia* (Typhacées)

maté = *Ilex paraguariensis* (Aquifoliacées)

Matthiola incana

(Crucifères) = matthiole

matthiole = *Matthiola*

incana (Crucifères)

maturation

maturité

maturité de floraison

mauve = *Malva sylvestris* (Malvacées)

méats

Medicago sativa

(Légumineuses, Papilionacées) = luzerne

Méditerranée

méiose = réduction

chromatique

Melaleuca (Myrtacées)

Melampyrum

(Scrophulariacées)

Melampyrum arvense

(Scrophulariacées)

mélèze = *Larix* (Pinacées)

Melia azederach

(Méliacées)

mélissopalynologie

Melocactus (Cactacées)

melon = *Cucumis melo* subsp.

melo (Cucurbitacées)

membrane (cellulaire)

membrane (plasmique)

Mentha (Labiées) = menthe

menthe = *Mentha* (Labiées)

Ményanthacées

mercuriale = *Mercurialis*
annua (Euphorbiacées)

Mercurialis annua
(Euphorbiacées)
= mercuriale

mérèse

méricarpe

mérie

méristématique

méristème

mésocarpe

mésophytes

Mésopotamie

Mespilus germanica
(Rosacées) = néflier

métabolique

métabolisme

métaxylème

Mexique

microbouturage

Microcczlia (Orchidées)

Microcycas (Zamiacées)

microfibrilles

micropropagation

micropylaire (chambre sous)

micropyle

microsporanges

microtubules

mil = *Pennisetum typhoideum*
(Graminées)

mildiou (de la vigne)
= *Plasmopara viticola*

millepertuis = *Hypericum*
peforatum (Hypéricacées)

mimosa = *Acacia*

(Légumineuses, Mimosacées)

Mimosaceæ

Mimosacées

Mimosa pudica (Mimosacées)

= sensitive

Mimulus (Scrophulariacées)

minéral,

mise à fleur

misère = *Tradescantia zebrina* (Commélinacées)

mitochondries

mitose

mobile

mobilité

modèles architecturaux

modes de vie

moëlle

moisissures

molène = *Verbascum*

(Scrophulariacées)

mollusque

momordique = *Ecballium*

elaterium (Cucurbitacées)

Monilia

Monimiacées

monocarpique

monochlamydée

Monocotylédones

monoïque

monophylétique

monopodiale

Montpellier

Moracées

morelle = *Solanum*

dulcamara, *S. nigrum*

(Solanacées)

Morinda citrifolia

(Rubiacées)

morphologie

morphologique

motilité

mouche

moucheron

mouron des champs =

mouron rouge = *Anagallis*

arvensis (Primulacées)

mouron rouge = mouron

des champs = *Anagallis arvensis* (Primulacées)

Mousses

moutarde = *Sinapis alba*

(Crucifères)

mouvements ;

mouvements révolutifs

mucilage

mucilagineux

Mucorales

Mucuna gigantea

(Légumineuses, Papilionacées)

Muehlenbeckia

(Polygonacées)

muguet = *Convallaria*

majalis (Liliacées)

multiplication

(cellulaire)

multiplication

(végétative) 288, 292, 296-299, 305, 313, 332

Musaparadisiaca

(Musacées) = bananier, banane

muscadier = noix de muscade

= macis = *Myristica*

fragrans (Myristicacées)

mutation

mutations somatiques

mycélium

mycorhizes

myosine

Myosotis sylvatica

(Boraginacées)

Myrica gale

(Myricacées)

Myristica fragrans

(Myristicacées)

= muscadier = noix de

muscade = macis

Myristicacées

Myrmecodia

(Rubiacées)

myrmécophiles

Myrtacées

myrte = *Myrtus communis* (Myrtacées)

myrtille = *Vaccinium*

myrtillos (éricacées, Vacciniacées)

Myrtus

communis(Myrtacées)

= myrte

Myxomycètes

Myxomycota

Najas (Najadacées)

narcisse = *Narcissus*

(Amaryllidacées)

Narcissus ‘Ultimus’

(Amaryllidacées)

Narcissus pseudonarcissus

(Amaryllidacées)

= jonquille = jonquille des bois

nastie

nasturtium = *Tropæolum*

(Tropéolacées)

Nasturtium officinale

(Crucifères) = cresson

navet = *Brassica rapa*

(Crucifères)

nectaires

nectar

nectarifère

Neillia tibetica (Rosacées)

Neottia nidus-avis

(Orchidées)

Nepenthes

(Népenthacées)

Neptunia plena

(Légumineuses, Mimosacées)

Nerium (Apocynacées)

Nerium oleander

(Apocynacées) = laurier rose

nervation

nervilles

nervure

Nicotiana tabacum

(Solanacées) = tabac

nitrates

nodosités (racinaires)

nœud

noisetier = noisette

= *Corylus avellana*

(Bétulacées)

noisette = noisetier

= *Coiylus avellana*

(Bétulacées)

noix = noyer = *Juglans regia* (Juglandacées)

noix de cajou

= pomme-cajou

= *Anacardium occidentale*

(Anacardiacees)

noix de coco = cocotier

= *Cocos nucifera* (Palmiers)

noix de muscade = macis

= muscadier = *Myristica*

fragrans (Myristicacées)

nom

nom conservé

nom nu = nomen nudum

nom valable

nom vernaculaire

nom vulgaire

nombril deéus

= *Umbilicus rupestris*

(Crassulacées)

nomen nudum = nom nu

nomencatural

nomenculture

nomenculture horticole

Normandie

nourricier

noyau (cellulaire)

noyau génératif

noyau spermatique

noyauégétatif

noyau polaire

noyer = noix = *Juglans regia* (Juglandacées)

nucelle

nucléole

nutrition

nyctinastie

Nymphæa (Nymphéacées)

= nymphéa

Nymphæa micrantha

(Nymphéacées)

Nymphéacées

Nymphoides (Ményanthacées)

Nymphoides indica

(Ményanthacées)

O

obier = *Viburnum opulus*

(Caprifoliacées)

Ocimum basilicum (Labiées) = basilic

Ædogonium

œillet = *Dianthus*

(Caryophyllacées)

œillet deltoïde

= *Dianthus deltoïdes*

(Caryophyllacées)

Ænothéra (Onagracées)

= onagre

œuf = zygote

Oidium

oignon = *Allium cepa*

(Liliacées)

oignon = bulbe

oiseau

Olea europæa (Oléacées)

= olive = olivier

Olea mussolinii

(Oléacées)

Oléacées

olive = olivier = *Olea europæa* (Oléacées)

ombelle

Ombellifères

ombellules

Onagracées

onagre = *Ænothéra*

(Onagracées)

onglet

ontogénèse

ontogénie

ontogénique

Oocarpion torulosum

(Onagracées)

oocyste

oogone

Oomycètes

Oomycota

oosphère

oospore

Ophioglossum

(Ophioglossacées)

Ophrys (Orchidées)

ophrys araignée = ***Ophrys sphegodes*** (Orchidées)

Ophrys sphegodes

(Orchidées) = ophrys

araignée

Opithandra dinghushanensis (Gesnériacées)

opposées (feuilles)

orange = oranger = *Citrus sinensis* (Rutacées)

oranger = orange = *Citrus sinensis* (Rutacées)

orbiculaire

Orchidées

Orchis (Orchidées)

Orchis tacheté

= *Dactylorhiza maculata*

(Orchidée)

Ordre

oreillettes

organique

organites

orme = *Ulmus*

(Ulmacées)

Ornithogalum

(Liliacées)

ornithogame

ornithogamie

Orobanchacées

Orobanche

(Orobanchacées)

orpin = *Sedum*

(Crassulacées)

orthostiques

orthotrope

ortie = *Urtica* (Urticacées)

ortie bâtarde = *Mercurialis*

annua (Euphorbiacées)

ortie blanche = fausse ortie

= *Lamium album*

(Labiées)

ortie brûlante = *Urtica urens* (Urticacées)

ortie dioïque = *Urtica dioica* (Urtica)

ortie épineuse = ortie royale

= *Galeopsis tetrahit*

(Labiées)

ortie (grande) = *Urtica dioica* (Urtica)

ortie jaune = *Lamium*

galeobdolon (Labiées)

ortie molle = *Stachys*

germanica (Labiées)

ortie morte = *Lamium*

album, *L. purpureum*

(Labiées)

ortie morte des bois

= *Lamium galeobdolon*

(Labiées)

ortie (petite) = *Urtica urens* (Urticacées)

ortie puante = *Stachys*

sylvatica (Labiées)

ortie rouge = *Lamium*

purpureum, *L. maculatum*,

Galeopsis ladanum

(Labiées)

ortie royale = ortie épineuse

= *Galeopsis tetrahit*

(Labiées)

ortie tachée = *Lamium*

maculatum (Labiées)

orties = *Urtica* (Urtica)

Oryza (Graminées) = riz

oseille, oseille sauvage

= *Rumex acetosa*

(Polygonacées)

oseille(petit) = *Rumex*

acetosella (Polygonacées)

osmotique

ostiole

ovaire

ovaire infère

ovaire supère

ovarienne (cavité)

ovarienne (loge)

ovarienne (paroi) **ovulaire**

ovule

ovule anatrophe

ovule campylotrophe

ovule orthotrophe

ovulifère (feuille) = feuille carpellaire

oxalate de calcium

Oxalidacées

Oxalis (Oxalidacées)

Oxalis acetosella

(Oxalidacées)

oxygénation

oxygène

oyat = *Ammophila arenaria* (Graminées)

ozone

P

Pæonia (Péoniacées)

= pivoine

Palaquium gutta

(Sapotacées) = gutta-percha 250

paléobotanique

paléoécologie

palétuvier = palétuvier noir

= *Rhizophora mangle*

(Rhizophoracées)

palétuvier blanc = *Avicennia nitida*, *A. marina* et autres espèces (Verbenacées)

palétuviers noirs

= palétuvier

= *Rhizophora mangle*

(Rhizophoracées)

Palmæ

palmée (feuille)

Palmiers

palmiers-lianes

palynologie

Panax pseudoginseng

(Araliacées) = ginseng

Pancratium

(Amaryllidacées)

Pangée

panicule

Papavéracées

Papaver (Papavéracées)

= pavot

Papaver orientale

(Papavéracées) = pavot

d'Orient

Papaver rhæas (Papavéracées) = coquelicot

papaye = papayer

= *carica papaya*

(Caricacées)

papayer = papaye = *Carica*

papaya (Caricacées)

Papilionaceæ

Papilionacées

papilles

papilleux

papillons

papyrus = *Cyperus papyrus*

(Cypéracées)

pâquerette = *Bellis perennis* (Composées)

paraplacentaires (fentes)

parasitaire

parasite

parasitisme

parenchyme

parenchyme

palissadique

parfum

pariétaire = *Parietaria*

officinales (Urticacées)

Parietaria officinalis

(Urticacées) = pariétaire

paripennée (feuille)

Paris (Trilliacees, Liliacées s.l.)

Paris quadrifolia (Trilliacees, Liliacées s.l.) = parisette

parisette = *Paris quadrifolia* (Trilliacees, Liliacées s.l.)

Parkia biglobosa (Légumineuse, Mimosacées)

Parnassia palustris (Saxifragacées)

paroi (cellulaire)

parthénocarpie

parthénocarpique

Parthenocissus (Vitacées) = vigne vierge

Passiflora (Passifloracées)

= passiflore

= fruit de la passion

passiflore = fruit de la passion

= *Passiflora* (Passifloracées)

pâturin annuel = *Poa annua* (Graminées)

pâturin des Alpes = *Poa*

alpina (Graminées)

pâturin des prés = *Poa*

pratensis (Graminées)

pâturins = *Poa*

(Graminées)

pavot = *Papaver*

(Papavéracées)

pavot **‘Orient** = *Papaver*

orientale (Papavéracées)

pêche = pêcher

= *Prunus persica* (Rosacées)

pêcher = pêche

= *Prunus persica* (Rosacées)

pectique

pecto-cellulosique

(paroi)

pecto-cellulosique (paroi primaire)

pecto-cellulosique

(paroi secondaire)

pédalée (feuille)

Pédaliacées

pédicelle

pédiculaire = *Pedicularis* (Scrophulariacées)

Pedicularis

(Scrophulariacées)

= pédiculaire

pédoncule

Pelargonium

(Géraniacées)

Pelargonium hortorum

(Géraniacées)

= géranium

Pelargonium peltatum

(Géraniacées)

= géranium-lierre

Pellegrin

peltée (feuille)

pennée (feuille)

pensée = *Viola*

(Violacées)

pensée sauvage = *Viola*

tricolor (Violacées)

pentamère

pépins

pérenne (plante)

= vivace

perfoliée

périanthe

péricarpe

péricycle

péridinine

périsperme

péristome

perméases

Permien

Pérou

peroxysomes

perroquet

Perse

Persea americana

(Lauracées) = avocatier

= avocat

persil = *Petroselinum crispum* (Ombellifères)

pervenche = *Vinca* (Apocynacées)

pétales

pétaloïde

pétiole

petite centaurée

= *Centaurium erythræa*

(Gentianacées)

Petroselinum crispum

(Ombellifères) = persil

peuplier = *Populus*

(Salicacées)

peuplier'Italie

= *Populus nigra* 'Italica'

(Salicacées)

Phæophyta

Phæophytes

phalanges (d'étamines)

Phanérogames

phanérophytes

Phaseolus coccineus

(Légumineuses,
Papilionacées)
= haricot grimpant

Phaseolus vulgaris

(Légumineuses,
Papilionacées) = haricot

phelloderme

phénotypique

Phéophytes

Philadelphacée

Philadelphus

(Philadelphacées)
= seringat

Philodendron (Aracées)

Phleum pratense

(Graminées)

phloème

phloème interne

Phoenix dactylifera (Palmiers) = datte = dattier

photonastie

photopériodisme

photosynthèse ;

photosynthèse aérobie

photosynthèse

anaérobie

photosynthèse CAM

photosynthèse en

photosynthèse en

phototropisme

Phragmites australis

(Graminées) = roseau

phycobiline

Phyllanthus epiphyllanthus

(Euphorbiacées)

Phyllanthus fluitans

(Euphorbiacées)

Phyllocactus (Cactacées)

phyllodes

phyllotaxie

phyllotaxique

Phylloxera vastatrix

phylogénétique

Phylum

Physalis alkekengi

(Solanacées)

= amour-en-cage

Physarum

Picea (Pinacées) = épicéa

Picea abies (Pinacées)

= épicéa, “sapin de Noël”

piège

pigment

pilosité

pimprenelle = *Sanguisorba officinalis* (Rosacées)

pin = *Pinus* (Pinacées)

Pinaceae

pin maritime = *Pinus*

pinaster (Pinacées)

pin mugho = *Pinus mugho* (Pinacées)

pin parasol = *Pinus pinea* (Pinacées)

pin sylvestre

= *Pinus sylvestris*

(Pinacées)

Pinguicula

(Lentibulariacées)

= grassette

Pinus (Pinacées) = pins

Pinus longæva

(Pinacées)

Pinus mugho (Pinacées)

= pin mugho

Pinus pinaster (Pinacées)

= pin maritime

Pinus pinea (Pinacées) = pin parasol

Pinus sylvestris (Pinacées)

= pin sylvestre

Piper nigrum (Pipéracées)

= poivrier = poivre

Pipéracées

pissenlit = *Taraxacum*

dens-leonis (Composées)

pistachier, pistache = *Pistacia vera* (Anacardiacees)

Pistacia (Anacardiacees)

Pistia stratiotes

(Aracées)

pistil

pistillode

Pisum sativum

(Légumineuses, Papilionacées) = pois

pivoine = *Paeonia* (Péoniacées)

placenta

placentas intrusifs

placentation

placentation apicale

placentation axile

placentation basale

placentation centrale

placentation laminale

placentation marginale

placentation pariétale

plagiotropes

plagiotropisme

plancton

plan de symétrie

Plantaginacées

Plantago major

(Plantaginacées)

= plantain majeur

plantain majeur = *Plantago*

major (Plantaginacées)

plantain = *Plantago*

(Plantaginacées)

plantes «supérieures»

plantes à fleurs

plantes à fruits

plantes à graines,

plantes grasses = plantes succulentes

plantes libres

plantes succulentes

= plantes grasses

plantes supérieures

plantes vasculaires

plantule

plantuleégétative

plasmode

plasmodesme

plastés

plasticité

platane = *Platanus*

(Platanus)

plateau

Planton

Platycerium (Polypodiacées)

pléiomère

Pline

Pline‘Ancien

pneumatophores

Poa (Graminées)

= pâturin

Poa alpina (Graminées)

= pâturin des Alpes

Poa annua(Graminées)

= pâturin annuel

Poa pratensis(Graminées)

= pâturin des prés

Poaceæ

Poacées

Podocarpus (Podocarpacees)

Podostémacées

poil,

poil multisérié

poil pluricellulaire

poil unicellulaire

poil unisérié

poil urticant

Poinsettia pulcherrima

(Euphorbiacées)

point de départ

(de la nomenclature)

point végétatif

poireau = *Allium porrum* (Liliacées)

poire = poirier = *Pyrus communis* (Rosacées)

poirier = poire = *Pyrus*

communis (Rosacées)

pois = *Pisum sativum*

(Légumineuses, Papilionacées)

pois de terre

= *Vigna subterranea*

(Légumineuses, Papilionacées)

poissons

poivre = poivrier

= *Piper nigrum*

(Pipéracées)

poivrier = poivre

= *Piper nigrum*

(Pipéracées)

pollen

pollinies

pollinisateur

pollinisation

***Polycarpon* sp.**

(Caryophyllacées)

Polygala chamæbuxus

(Polygalacées)

Polygala vulgaris

(Polygalacées)

Polygonacées

Polygonatum odoratum

(Liliacées)

Polygonum viviparum

(Polygonacées)

polynômes

polyphage

polyphylétique

polyploïdie

polypode = *Polypodium*

vulgare (Polypodiacees)

Polypodium

(Polypodiacees)

Polypodiunz vulgare

(Polypodiacees)

= polypode

polysaccharide

polytric = *Polytrichum*

***Polytrichum* = polytric**

Palytrichum commune

pomme = pommier = *Malus*

domestica (Rosacées)

pomme-cajou

= *Anacardium occidentale*

(Anacardiacees)

pomme de pin = strobile

pomme de Sodome

= *Calatrapis pracera*

(Asclépiadacées)

pomme de terre = *Solanum*

tuberosum (Solanacées)

pomme épineuse = *Datura stramonium* (Solanacées)

pommier = pomme = *Malus domestica* (Rosacées)

ponctuations sensibles

populage = *Caltha palustris* (Renonculacées)

populations

Populus nigra 'Italica'

(Salicacées)

= peuplier 'Italie'

Populus tremula (Salicacées) = tremble

pores

port

porte-greffe

Portulacacées

Potamogeton

(Potamogetonacées)

potassium

Potentilla anserina

(Rosacées)

Potentilla argentea

(Rosacées)

Potentilla reptans (Rosacées)

= potentille rampante

Potentilla tabernæmontani

(Rosacées)

potentille rampante

= *Potentilla reptans*

(Rosacées)

Pouteria sapota (Sapotacées) = sapotille = sapotillier

Précambrien

préfloraison

= estivation

préfloraison chiffonnée

préfloraison contortée

préfloraison imbriquée

préfloraison valvaire

prêle des champs

= *Equisetum arvense*

(équisétacées)

prêle = *Equisetum*

(équisétacées)

prélinnéen

pression osmotique

Primaire (ère)

primaires (méristèmes)

primaire (organisation)

primevère = *Primula*

(Primulacées)

primevère acaule = *Primula vulgaris* (**Primulacées**)

primevère farineuse

= *Primula farinosa*

(Primulacées)

primevère officinale

= *Primula veris*

(Primulacées)

primordium

Primulacées

Primula farinosa

(Primulacées)

= primevère farineuse

Primula veris (Primulacées)

= primevère officinale

= coucou

Primula vulgaris

(Primulacées)

= primevère acaule

priorité (règle de)

Procaryotes

proembryon

prolifère (fleur)

propagules

proplastes

protandre

protandrie

Protea mellifera

(Protéacées)

protéases

protéolytiques

(enzymes)

protéine

protéiques

prothalle

protochlorophylles

protogyne

protogynie

protoplastes

protoxylème

pruine

prune = prunier = *Prunus*

domestica (Rosacées)

prunelles = prunellier

= *Prunus spinosa*

(Rosacées)

prunellier = prunelles

= *Prunus spinosa*

(Rosacées)

prunier = prune = *Prunus*

domestica (Rosacées)

Prunus (Rosacées)

= cerisiers, pruniers etc.

Prunus armeniaca (Rosacées) = abricotier, abricot

Prunus avium (Rosacées)

= cerisier

Prunus canescens

(Rosacées)

Prunus cerasus (Rosacées)

= cerisier

Prunus domestica (Rosacées) = prunier

Prunus dulcis (Rosacées)

= amandier, amande

Prunus incisa ‘February

Pink‘

Prunus laurocerasus

(Rosacées) = laurier-cerise,

laurier à crème

Prunus lusitanica (Rosacées)

= laurier du Portugal

Prunus mahaleb (Rosacées)

= bois de Sainte-Lucie

Prunus persica (Rosacées)

= pêcher

Prunus schmittii

(Rosacées)

Prunus spinosa (Rosacées)

= prunellier

pseudobulbe

Psidium guajava (Myrtacées)

= goyavier

Psilophyta

Psilophytes

Pteridium aquilinum

(Dennstœdiacées)

= fougère-aigle

Ptéridophytes

Ptéridospermées

Ptéridospermophytes

Pterophyta

Ptérrophytes

pubescent

publication (d'un nom)

Puccinia graminis = rouille du blé

pulmonaire

= *Pulmonaria officinalis*

(Boraginacées)

Pulmonaria officinalis

(Boraginacées)

= pulmonaire

Pulsatilla (Renonculacées) = pulsatille

Pulsatilla vulgaris

(Renonculacées)

= pulsatille, anémone

pulsatille

pulsatille = *Pulsatilla*

(Renonculacées)

pulvinus

Puya chilensis

(Broméliacées)

Pyracantha (Rosacées)

= buisson ardent

pyrophytes

Pyrrhophyta

Pyrrhophytes

Pyrus communis (Rosacées) = poirier = poire

pyxide

Q

Quercus petraea (Fagacées)

= chêne

Quercus suber (Fagacées)

= chêne-liège

queue de renard

quinconcial

quinquina

= *Cinchona calisaya*,

C. officinalis et leurs

hybrides (Rubiacees)

R

race

racème

rachis

racinaire (appareil,
système)

racine

racine pivotante

racine adventive

racine aérienne

racine aérifère

racine-crampon

racine-échasse

racine fasciculée

racine respiratoire

racine tractrice

racine tubérisée

radicales (feuilles)

radicante

radicelle

radicule

radis = *Raphanus sativus*

(Crucifères)

Rafflesia arnoldii

(Rafflésiacées)

Rafflésiacées

raisin = *Vitis vinifera*

(Vitacées)

rameau = branche

rameau florifère

rameaux courts

= brachyblastes

rameaux longs

rameaux secondaires

ramie = *Bæhmeria nivea*

(Urticacées)

Ramonda

(Gesnériacées)

Ranuuculus(Renonculacées) = renoncule

Ranunculus auricomus (Renonculacées)

Ranunculus

ficaria(Renonculacées)

= ficaire

Ranunculus glacialis

(Renonculacées)

raphé

Raunkier

Ray

Raynal, A.

Raynal, J.

rayons (de ombelle)

rayons médullaires

réceptacle

réduction chromatique

= méiose

régénération

Règne

Règne végétal

reine des prés = *Filipendula ulmaria* (Rosacées)

Remusatia vivipara

(Aracées)

rencontre des sexes

Renonculacées

renoncule = *Ranunculus*

(Renonculacées)

renouée vivipare

= *Polygonum viviparum*

(Polygonacées)

répartition des espèces

reproducteur (appareil)

reproducteurs (organes)

reproduction

reproduction sexuée

reproductrice

réserve (parenchyme de)

réserves

réserves glucidiques

réserves lipidiques

résine

respiration

reticulum

endoplasmique

reviviscent

Rheede tot Draakenstein

Rhinanthus

(Scrophulariacées)

= rhinanthé

Rhizobium

rhizoderme

rhizoïdes

rhizome

rhizome tubérisé

Rhizophora

(Rhizophoracées)

= palétuvier

Rhizopus

***Rhododendron* ‘Lady**

Chamberlain’

(éricacées)

Rhododendron ferrugineum

(éricacées)

Rhododendron kœmpferi

‘Mikado’ (éricacées)

Rhodophyta

Rhodophytes

rhodoplastes

rhytidome

Ribes rubrum

(Grossulariacées)

= groseillier

riboflavine

ribosomes

ricin = *Ricinus communis*

(Euphorbiacées)

riz = *Oryza sativa*

(Graminées)

Robinia (Légumineuses,

Papilionacées)

= robinier

Robinia pseudoacacia

(Légumineuses, Papilionacées) = robinier

= acacia

robinier

= *Robinia pseudoacacia*

(Légumineuses,

Papilionacées)

ronces = *Rubus* (Rosacées)

rongeur

rônier = *Borassus flabellifer* (Palmiers)

Rosa (Rosacées) = rosier

= rose

Rosa ‘Cuisse de Nymphé’ (Rosacées)

Rosa canina (Rosacées)

Rosa pendulina

(Rosacées)

Rosaceæ

Rosacées

rose = rosier = *Rosa*

(Rosacées)

rose de Jéricho = *Anastatica hierochuntica* (Crucifères) et *Selaginella lepidophylla* (Sélaginellacées)

rose de Noël = hellébore

noir = *Helleborus niger*

(Renonculacées)

rose-trémière = *Althæa rosea*

(Malvacées)

rosé des prés = agaric des

prés = *Agaricus campester*

roseau = *Phragmites australis* (Graminées)

rosette

rosier = rose = *Rosa* (Rosacées)

rostellum

rotacée

Rotala apetala

(Lythracées)

Rotala mexicana

(Lythracées)

Rotala pterocalyx

(Lythracées)

Rotala pusilla (Lythracées)

Rotala pygmæa

(Lythracées)

Rotala rotunda (Lythracées)

Rotala spruceana

(Lythracées)

rotin = *Eremospatha*

macrocarpa (Palmiers)

roucou = *Bixa orellana*

(Bixacées)

rouille du blé = *Puccinia*

graminis

Rubia tinctoria (Rubiaceées) = garance

Rubiaceæ

Rubiaceées

Rubus (Rosacées)

= ronce

Rubusæus (Rosacées)

= framboisier

Ruellia (Acanthacées)

Rumex (Polygonacées)

Rumex acetosa

(Polygonacées) = oseille
sauvage

Rumex acetosella

(Polygonacées)
= petite oseille

Rumex

crispus (Polygonacées)

ruminé

Ruppia (Ruppiacées)

Ruppia maritima

(Ruppiacées)

Ruppiacées

Ruscus aculeatus (Ruscacées,

Liliacées s.l.) = fragon
= petit houx

Ruscus racemosus

(Ruscacées, Liliacées s.l.)
= laurier 'Alexandrie

Russelia juncea

(Scrophulariacées)

Rutacées

rythme

rythme circadien

saccharose

Saccharum officinale

(Graminées) = canne à sucre

saccules

sac embryonnaire

sac pollinique

sacs pollinifères

safran = *Crocus sativus*

(Iridacées)

sagittaire = *Sagittaria*

(Alismatacées)

Sagittaria (Alismatacées)

= sagittaire

sagittée

sagoutier = *Cycas revoluta*

(Cycadacées)

Saintpaulia ionantha

(Gesnériacées) = violette

du Cap

salicaire = *Lythrum salicaria* (Lythracées)

salicorne = *Salicornia*

(Chénopodiacées)

Salix (Salicacées) = saule

Salix caprea (Salicacées)

Salix herbacea (Salicacées)

= saule nain

Salix retusa (Salicacées)

= saule nain

Salvia (Labiées) = sauge

samares

Sambucus (Caprifoliacées)

= sureau

Sanguisorba officinalis

(Rosacées)

= pimprenelle

santal (bois de)

= *Santalum album*

(Santalacées)

sapin = *Abies*

(Pinacées)

sapin de Noël = épicéa

= *Picea abies*

(Pinacées)

sapin des Vosges = *Abies*

alba (Pinacées)

sapotille = sapotillier

= *Pouteria sapota*

(Sapotacées)

sapotillier = *Pouteria sapota* (Sapotacées)

saprophyte

saprophytisme

sargasse = *Sargassum*

Sargon

Sarothamnus scoparius

(Légumineuses,
Papilionacées) = genêt à
balais

sarrazin = blé noir

= *Fagopyrum esculentum*
(Polygonacées)

sauge = *Salvia* (Labiées)

saule = *Salix*

(Salicacées)

saule nain = *Salix herbacea*,

Salix retusa etc.

(Salicacées)

Saururus cernuus

(Saururacées)

savane

Saxifraga (Saxifragacées)

= saxifrage

Saxifragaæsia

(Saxifragacées)

Saxifragacées

Saxifraga granulata

(Saxifragacées)

Saxifraga stolonifera

(Saxifragacées)

saxifrage = *Saxifraga*

(Saxifragacées)

scape

scarieux

sceau de Salomon

= *Polygonatum odoratum*

(Liliacées)

schizocarpes

Scilla peruviana

(Liliacées)

sclérenchyme

Scleria multispiculata

(Cypéracées)

Scleria robinsoniana

(Cypéracées)

sclérites

sclérote

scrofulaire = *Scrophularia*

(Scrophulariacées)

Scrophularia

(Scrophulariacées)

= scrofulaire

Scrophularia nodosa

(Scrophulariacées)

Scrophulariacées

Secale cereale (Graminées) = seigle

sécheresse

Secondaire (ère)

secondaire (bois)

secondaire (formation)

secondaire (structure)

secondaires

(méristèmes)

sécréteurs (tissus)

sécrétion

Securidaca longepedunculata (Polygalacées)

Sedum (Crassulacées)

= orpin

seigle = *Secale cereale*

(Graminées)

séismonastie

sel

Selaginella (Sélaginellacées) = sélaginelle

Selaginella lepidophylla

(Sélaginellacées) = rose de

Jéricho

sélaginelle = *Selaginella*

(Sélaginellacées)

sels minéraux

semence

Senecio jacobæa (Composées) = séneçon jacobée

séneçon jacobée

= *Senecio jacobæa*

(Composées)

Sénédjem

Sénégal

sénescent

sensitive = *Mimosa pudica*

(Légumineuses, Mimosacées)

sépale

Sequoia (Taxodiaceae)

seringat = *Philadelphus*

(Philadelphacées)

serpolet = *Thymus serpyllum* (Labiées)

sésame = *Sesamum*

(Pédaliacées)

Sesamum (Pédaliacées)

= sésame

Sesamum indicum

(Pédaliacées)

Sesamum

orientale (Pédaliacées)

Sesbania (Légumineuses,

Papilionacées)

sessile

sève

sève ascendante

= sève brute

sève brute = sève

ascendante

sève descendante = sève

élaborée

sève élaborée = sève

descendante

sexe

sexualité

sexué

sexuel

sexuelle (multiplication par voie)

sexuels (organes)

Shen Nung

Sherardia (Rubiacees)

Silene acaulis

(Caryophyllacées)

Silene latifolia

(Caryophyllacées)

= compagnon blanc

silice

silicule

silique

Silurien

Simmondsia californica

(Simmondsiacées) = jojoba

simple (feuille)

Sinapis alba (Crucifères)

= moutarde

singe

sinué

Siparuna

(Monimiacees)

siphons

Socrate

Socratea exorrhiza

(Palmiers)

soja = *Glycine max*

(Légumineuses, Papilionacées)

Solanacées

Solanum dulcamara, *S.*

nigrum (Solanacées)

= morelle

Solanum tuberosum

(Solanacées)

= pomme de terre

somatique

sommeil

Sonchus (Composées)

Sonchus asper (Composées) = laiteron

Sorbus aria (Rosacées)

Sorbus aria ‘**Magnifica**’

(Rosacées)

Sorbus torminalis

(Rosacées)

Sorbus

vagensis (Rosacées)

sores

sorgho = *Sorghum vulgare*

(Graminées)

Sorghum (Graminées)

Sorghum vulgare

(Graminées) = sorgho

soucis = *Calendula officinalis*

(Composées)

Souèges

soui-manga

sous-classe

sous-espèce = subspecies

sous-ordre

spadice

Spartium junceum

(Légumineuses, Papilionacées) = genêt ‘Espagne

spathe

Spathodea campanulata

(Bignoniacées) = tulipier

du Gabon

Spergula arvensis

(Caryophyllacées)

Spermatophytes

spermatozoïde

Sphenophyta

Sphénophytes

Spirodela (Lemnacées)

= lentilles'eau

Spirogyra

sporange

spore

sporocyste

Sporodinia

sporogones

sporophyte

sporophytique

sporophytique (phase)

sport

Stachys germanica (Labiées) = ortie molle

Stachys sylvatica (Labiées) = ortie puante

staminode

Stangeria

(Stangériacées)

Stangeriaceæ

Statice (Plombaginacées)

statolithes

Sterculia (Sterculiacées)

Sterculiacées

stéréogramme

Stereospermum kunthianum (Bignoniacées)

stérile (fleur)

stérilité

stigmate

stigmatique

stimulus

Stipa (Graminées)

stipe

stipules

stolon

stomate

stomatiques (cellules)

stomatique

(chambre sous-)

stratégies biologiques

stratégies'évitement

Stratiotes aloides

(Hydrocharitacées)

Streptocarpus (Gesnériacées)

strige (Scrophulariacées)

Stria asiatica

(Scrophulariacées)

Striga bemonthica

(Scrophulariacées)

strobile =ône (de pin)

strophanthine

Strophanthus sarmentosus (Apocynacées)

Strychnos (Loganiacées)

style

Stylidiacées

suber =ège

subérine

subérisée (écorce)

subspecies = sous-espèce

succulentes (plantes)

= plantes grasses

suçoirs

sucré

sucres

suc vacuolaire

super-ordre

supérovariée

superposé

sureau = *Sambucus*

(Caprifoliacées)

suspenseur

suture carpellaire

suture placentaire

symbiose

symbiotique

symétrie

symétrie bilatérale

symétrie rayonnée

sympatriques

Symphytum officinale

(Boraginacées) = grande

consoude

sympodial

syncarpe

syncitium

synergides

synonyme

synonymie

Syringa vulgaris (Oléacées) = lilas

systematique.

T

tabac = *Nicotiana tabatum*

(Solanacées)

tactismes

taïga

Takhtajan

Tamus (Dioscoréacées)

Tamus communis

(Dioscoréacées) = herbe

aux femmes battues

tanifère (cellule),

tanins

Taraxacum dens-leonis

(composées) =

pissenlit

Tavaresia grandiflora

(Asclépiadacées)

Taxaceæ

Taxodiacées

Taxodium

(Taxodiacées)

Taxodium distichum

(Taxodiacées)

= cyprès chauve

taxon

taxonomie

taxonomique

taxonomique (unité)

taxons infraspécifiques

Taxus baccata (Taxacées)

= if

Tectaria cicutaria

(Aspléniacées)

tégument

Telopea speciosissima

(Protéacées)

tépale

tératologie

tératologique

térébenthine

Terminalia avicennioides

(Combrétacées)

Tertiaire (ère)

test

Tetragonolobus maritimus

(Légumineuses, Papilionacées)

tétrakène

tétramère

thalamus

thalle

Thallophytes

thé = *Camellia sinensis*

(Théacées)

Thèbes

Théophraste

thermonastie

thermotropisme

thérophytes

thigmonastie;

thigmonastiques

thigmotropisme

Thonningia

(Balanophoracées)

Thorne

Thoutmosis 21, 23

Thuja (Cupressacées)

= thuya

Thuja occidentalis

(Cupressacées)

= thuya

Thuja orientalis

(Cupressacées) = biota,

arbre de vie

thuya = *Thuja*

(Cupressacées)

thylacoïdes (vésicules)

thym = *Thymus vulgaris*

(Labiées)

Thymus serpyllum (Labiées) = serpolet

Thymus vulgaris (Labiées) = thym

tige

tige herbacée

tige (organisation)

tige rampante

tige volubile

tigelle

Tilia cordata (Tiliacées)

= tilleul

Tillandsia

(Broméliacées)

tilleul = *Tilia cordata*

(Tiliacées)

tissu

tissus de revêtement

tissus de soutien

Tococa guianensis

(Mélastomatacées)

Tolmiea menziesii

(Saxifragacées)

tomate = *Lycopersicum*

esculentum (Solanacées)

tomenteux

topinambour = *Helianthus*

tuberosus (Composées)

Torenia sylvicola

(Scrophulariacées)

totipotence cellulaire

toundra

Tournefort

Tozzia alpina

(Scrophulariacées)

trachéides

Tradescantia

(Commélinacées)

= misère

Tradescantia cerinthoides (Commélinacées)

Tradescantia zebrina

(Commélinacées)

= misère

transpiration

Trapa natans (Trapacées) = châtaigne d'eau

trèfle = *Trifolium*

(Légumineuses, Papilionacées)

trèfle blanc = *Trifolium*

repens (Légumineuses, Papilionacées)

tremble = *Populus tremula* (Salicacées)

trichome

Trifolium (Légumineuses, Papilionacées) = trèfle

Trifolium repens

(Légumineuses, Papilionacées) = trèfle
blanc

Trifolium subterraneum

(Légumineuses, Papilionacées)

trimère

trinué (cellule)

Triphyophyllum

(Dioncophyllacées)

Triphyophyllum peltatum

(Dioncophyllacées)

triploïde

Triticum sativum

(Graminées) = blé

Triuridacées

troène = *Ligustrum vulgare* et. *ovalifolium*

(Oléacées)

trolle = *Trollius europæus*

(Renonculacées)

tronc

Tropæolum

(Tropæolacées)

Tropæolum majus

(Tropæolacées)

= capucine

trophique

tropismes

trophophytes

truffe = *Tuber*

tryptophane

tube (de la corolle)

tube pollinique

tube pollinique (tissus conducteurs des noyaux du grain de pollen)

tubes criblés

tubercule

tubercules aquifères

tubérisé

tulipe = *Tulipa* (Liliacées)

tulipier du Gabon

= *Spathodea campanulata*

(Bignoniacées)

turgescence

type embryonomique

type nomenclatural

types biologiques

Typha latifolia (Typhacées) = massette

U

Ulmus (Ulmacées) = orme

Ulva

Umbelliferæ

Umbilicus rupestris

(Crassulacées)

= nombril deénué

unisexué

Uromyces pisi

Urtica (Urticacées)

= orties

Urtica dioica (Urticacées)

= ortie dioïque, grande

ortie

Urtica urens (Urticacées)

= ortie brûlante, petite

ortie

urticant

utriculaires = *Utricularia*

(Lentibulariacées)

Utricularia (Lentibulariacées)

= utriculaires

Utricularia alpina

(Lentibulariacées)

Utricularia benjaminiana

(Lentibulariacées)

Utricularia foliosa

(Lentibulariacées)

Utricularia hydrocarpa

(Lentibulariacées)

Utricularia stellata

(Lentibulariacées)

Utricularia vulgaris

(Lentibulariacées)

V

Vacciniacées

Vaccinium myrtillus

(éricacées, Vacciniacées)

= myrtille

vacuole

Vaillant

vaisseaux

Valérianacées

Valeriana officinalis

(Valérianacées) = valériane

valériane *Valeriana*

officinalis (Valérianacées)

Vallisneria spiralis

(Hydrocharitacées)

= vallisnérie

vallisnérie = *Vallisneria spiralis*

(Hydrocharitacées)

valvaire

valves

Van der Pijl

Vanilla (Orchidées)

= vanille

vanille = *Vanilla planifolia* (Orchidées)

variabilité

varietas = variété

variété = varietas

variété horticole

vasculaires

vasculaire (appareil)

vasculaire (voir faisceau-)

vasculaires (tissus)

vascularisation

végétatif

végétatif (appareil)

végétatifs (organes)

végétative (feuille)

végétative (multiplication par voie)

végétaux inférieurs

végétaux supérieurs

vent

Veratrum album (Liliacées) = ératre = ellébore

Verbascum (Scrophulariacées) = bouillon blanc, molène

Verbena officinalis

(Verbénacées) verveiné

officinale

vergerette = *Conyza*

canadensis (Composées)

vergerette “du Canada”

(fausse -) = *Conyza*

bonariensis (Composées)

vernalisation

Veronica (Scrophulariacées)

= éronique

Vertébrés

verticille

verticillé

verveine officinale

= *Verbena officinalis*

(Verbénacées)

vesce = *Vicia saliva* (Légumineuses,

Papilionacées)

Viburnum opulus

(Caprifoliacées)

= obier

***Viburnum opulus* ‘Sterile’**

(Caprifoliacées)

= boule-de-neige

Viburnum tinus

(Caprifoliacées)

= laurier-tin

vicariantes

Vicia (Légumineuses,

Papilionacées) = vesce

Vicia sativa (Légumineuses, Papilionacées) = vesce

Victoria amazonica

(Nymphéacées)

vie latente

Vigna subterranea

(Légumineuses,

Papilionacées)

= pois de terre

vigne = *Vitis vinifera*

(Vitacées)

vigne vierge = *Parthenocissus*. (Vitacées)

villeux

Vina (Apocynacées)

= pervenche

Vinca minor (Apocynacées)

= petite pervenche

Vincetoxicum

(Asclépiadacées)

Vincetoxicum hirundinaria

(Asclépiadacées)

= dompte-venin

Vincetoxicum officinale

(Asclépiadacées)

Viola (Violacées)

Viola calcarata (Violacées)

= pensée

Viola odorata (Violacées)

= violette

Viola tricolor (Violacées)

= pensée sauvage

violette = *Viola odorata*

(Violacées)

violette du Cap = *Saintpaulia* (Gesnériacées)

vipérine = *Echium vulgare* (Boraginacées)

viral

Virus

Viscum album (Viscacées) = gui

Vitacées

Vitex agnus-castus

(Verbénacées)

= gatillier

Vitis vinifera (Vitacées)

= vigne

vivaces

vivipare (fruit)

viviparité

vocabulaire (descriptif)

voile

volubiles

Voyria (Gentianacées)

Voyria primuloides

(Gentianacées)

Vriesea (Broméliacées)

vrille

W

water-cress = *Nasturtium*

(Crucifères) = cresson

Welwitschia

(Welwitschiacées)

Welwitschia mirabilis

(Welwitschiacées)

Welwitschiaæ

Willdenow

Wisteria floribunda

(Légumineuses, Papilionacées) = glycine

Wolffia (Lemnacées)

= lentilles'eau

Wolffiella (Lemnacées)

xanthophylle

Xanthophyta

Xanthophytes

xérophytes

xérophytique

xylème

xylème secondaire

xylis jupicai (Xyridacées)

Y

Yucca (Agavacées)

Z

Zamia (Zamiacées)

Zamiaceæ

Zea mais (Graminées)

= maïs

Zingiber officinale

(Zingibéracées)

= gingembre

Ziziphus jujuba

(Rhamnacées)

= jujubier

zoïdes

zoïdogamie

zoogamie

Zoophagus

Zostera (Zostéracées)

= zostère

Zostéracées

zostère = *Zostera*

(Zostéracées)

zygomorphe

zygomorphie

zygote = œuf

zygote accessoire

Table des illustrations



La lecture des figures n'est pas une simple illustration, explicitant sous la forme graphique le texte voisin. Elles en constituent un complément.

Les dessins schématiques aident à la compréhension des formes, des organisations et des fonctionnements : ce ne sont pas toujours des figurations visant à permettre la reconnaissance des espèces.

Sauf indication contraire, les dessins sont originaux et réalisés par l'auteur.

CHAPITRE 1

Fig. 1 - La représentation du papyrus (*Cyperus papyrus*) dans l'ancienne Egypte

Fig. 2 - Évolution de la représentation symbolique

Fig. 3 - Trois espèces de *Lamium*. L. Fuchs, *De Historia Stirpium*, pl. 469, 1542

Fig. 4 - L'unité biologique des êtres vivants, découverte grâce à la sexualité

CHAPITRE 2

Fig. 5 - Binômes linnéens et polynômes prélinnéens

Fig. 6 - Page de titre du *Gode International de Nomenclature Botanique*

Fig. 7 - Situation du type dans la variabilité d'une espèce

Fig. 8 - Page de titre de *Species plantarum* de Linné

Fig. 9 - Histoire de noms : *Geranium* des botanistes et géraniums des balcons

CHAPITRE 3

Fig. 10 - Techniques de la taxonomie, distinction des taxons (I)

Fig. 11 - Techniques de la taxonomie, distinction des taxons (II)

Fig.12 - Relations entre taxons plus ou moins différents les uns des autres (I)

Fig.13 - Relations entre taxons plus ou moins différents les uns des autres (II)

Fig.14 - Un échantillon d'herbier

Fig.15 - Deux figurations schématiques de la hiérarchie taxonomique

Fig.16 - L'arbuste phylogénétique de Takhtajan

Fig. 17 - L'arbuste phylogénétique de Dahlgren : la classification des plantes actuelles

CHAPITRE 4

Fig. 18 - Présentation synoptique du tableau des Divisions du Règne végétal actuel

Fig.19 - L'évolution supposée des Eucaryotes chlorophylliens

Fig. 20 - Les continents en perpétuel changement

Fig. 21 - Quelques événements de l'histoire des végétaux

CHAPITRE 5

Fig. 22 - Le cycle biologique des végétaux

Fig. 23 - Cycle biologique du rosé des prés (*Agaricus campester*)

Fig. 24 - Cycle biologique de la rouille du blé (*Puccinia graminis*)

Fig. 25 - Cycle biologique de l'ergot de seigle (*Claviceps purpurea*)

- Fig. 26** - Diversité des Algues
- Fig. 27** - Cycle biologique d'une Algue ; *Ulva*
- Fig. 28** - Cycle diplobiontique d'une Algue, *Laminaria*
- Fig. 29** - Cycle haplobiontique d'une Algue, *Cutléria*
- Fig. 30** - Cycle haplobiontique d'un *Chara* (*Ch. globularis*)
- Fig. 31** - Cycle haplobiontique d'une Mousse, le polytric
- Fig. 32** - Une Hépatique, *Marchantia polymorpha*
- Fig. 33** - Les Ptéridophytes dans l'histoire de la Terre
- Fig. 34** - Cycle diplobiontique du polypode (*Polypodium vulgare*)
- Fig. 35** - Cycle diplobiontique de la prêle des champs (*Equisetum arvense*)
- Fig. 36** - Les grands types de métabolisme trophique chez les végétaux
- Fig. 37** - La capture des proies par une plante carnivore aquatique, *Utricularia vulgaris*
- Fig. 38** - Effets du parasitisme
- Fig. 39** - Symbiose dans les nodosités des Légumineuses
- Fig. 40** - Coupe schématique de thalle de Lichen

CHAPITRE 6

- Fig. 41** - Les plantes à sexualité aérienne dans l'histoire de la Terre
- Fig. 42** - Le tronc d'arbre
- Fig. 43** - Les trachéides font partie du tissu conducteur du bois des Gymnospermes
- Fig. 44** - Rythme de la fécondation et de la fructification chez le pin
- Fig. 45** - Gamétophytes et gamètes de pin
- Fig. 46** - La graine du pin et sa germination

- Fig. 47** - Feuille ovulifère (carpelle) de *Cycas revoluta*
- Fig. 48** - Écaille de cône mâle d' *Encephalartos ferox*
- Fig. 49** - «Faux-fruit» de l'if
- Fig. 50** - Plante à deux stades de son développement
- Fig. 51** - L'apparition des jeunes feuilles successives dans un bourgeon
- Fig. 52** - Les voies et les étapes du contrôle de la floraison
- Fig. 53** - Organisation fondamentale de la tige
- Fig. 54** - Une tige courte porte des feuilles
- Fig. 55** - Une plante entière, malgré les apparences
- Fig. 56** - Quelques exemples de feuilles transformées
- Fig. 57** - Feuilles méconnues chez des plantes bien connues
- Fig. 58** - Feuilles et bractées
- Fig. 59** - Formes de passage entre différentes catégories d'organes
- Fig. 60** - Les pétales cachés de la rose de Noël
- Fig. 61** - L'ontogénie des végétaux n'est pas définie
- Fig. 62** - Les principales caractéristiques de la cellule végétale
- Fig. 63** - La paroi pecto-cellulosique de la cellule végétale
- Fig. 64** - Édification de la paroi cellulosique et croissance cellulaire
- Fig. 65** - Cellules méristématiques
- Fig. 66** - Coupe transversale d'un limbe de feuille
- Fig. 67** - Parenchymes de réserve
- Fig. 68** - Tissus de soutien
- Fig. 69** - Différents types de renforts ligneux dans les vaisseaux vrais
- Fig. 70** - Faisceaux cribro-vasculaires dans une coupe transversale de tige

Fig. 71 - Les types de xylèmes qui se succèdent au cours du développement de la très jeune plante

Fig. 72 - Schémas comparés du cylindre central dans une racine et dans une tige

Fig. 73 - L'endoderme

Fig. 74 - Une différence entre Monocotylédones et Dicotylédones

Fig. 75 - Épidermes et poils épidermiques

Fig. 76 - Poils absorbants

Fig. 77 - L'écorce secondaire

Fig. 78 - Quelques glandes végétales

Fig. 79 - Les laticifères

CHAPITRE 8

Fig. 80 - L'appareil racinaire chez des plantes de sables secs

Fig. 81 - *Convolvulus fatmensis*, éphémérophyte saharienne

Fig. 82 - Les flotteurs des plantes aquatiques

Fig. 83 - Les types biologiques

Fig. 84 - Migration progressive d'un pied de muguet

Fig. 85 - Phototropisme de la germination d'avoine

Fig. 86 - Thigmotropisme de la vrille de bryone

Fig. 87 - Nyctinastie de la feuille d'*Oxalis acetosella*

Fig. 88 - Mouvements hygroscopiques des fruits d'*Aristida togoënsis*

CHAPITRE 9

Fig. 89 - Boutures et greffes

Fig. 90 - Multiplication végétative par bourgeonnement sur les feuilles

Fig. 91 - Présentation de la fleurs : le bouton d'or

- Fig. 92** - Unité; et diversité d'organisation des fleurs
- Fig. 93** - Le pistil, lieu où se produit la fécondation
- Fig. 94** - La double fécondation des Angiospermes : les protagonistes
- Fig. 95** - La double fécondation des Angiospermes : l'accomplissement
- Fig. 96** - Une fleur protandre : *Campanula rotundifolia*
- Fig. 97** - Hétérostylie chez le coucou (*Primula veris*)
- Fig. 98** - Fleurs chasmogames et cléistogames
- Fig. 99** - Les premiers stades du développement embryonnaire
- Fig. 100** - L'embryon des Dicotylédones
- Fig. 101** - L'embryon des Monocotylédones

CHAPITRE 10

- Fig. 102** - Racines
- Fig. 103** - Racines spécialisées
- Fig. 104** - Orientation de croissance de la tige et de la racine
- Fig. 105** - La tige : variantes (I)
- Fig. 106** - La tige : variantes (II)
- Fig. 107** - La tige : variantes (III)
- Fig. 108** - Croissance sympodiale, croissance monopodiale
- Fig. 109** - Rameau à croissance sympodiale
- Fig. 110** - La feuille
- Fig. 111** - Feuilles simples
- Fig. 112** - Feuilles composées
- Fig. 113** - Feuilles spécialisées
- Fig. 114** - Phyllotaxie (I) Disposition des feuilles d'une rosette de plantain (*Plantago major*)
- Fig. 115** - Phyllotaxie (II) Disposition des feuilles le long des tiges

Fig. 116 - Phyllotaxie (III) Disposition des feuilles du laurier du Portugal (*Prunus lusitanica*)

Fig. 117 - Inflorescences : la grappe et ses variantes ; l'ombelle et le capitule

Fig. 118 - Différents types d'inflorescences

Fig. 119 - L'inflorescence de la boule-de-neige (*Viburnum opulus*)

Fig. 120 - Fleurs incomplètes

Fig. 121 - Rose prolifère

Fig. 122 - Analyse de deux fleurs pentamères

Fig. 123 - Situation de l'ovaire par rapport aux autres organes floraux Fleurs à ovaire supère ou infère

Fig. 124 - Fleurs à organisation particulière

Fig. 125 - Interprétation de quelques fleurs

Fig. 126 - Préfloraison imbriquée quinconciale du calice de la rose

Fig. 127 - Le diagramme floral

Fig. 128 - Quelques organisations florales (I)

Fig. 129 - Quelques organisations florales (II)

Fig. 130 - Symboles utilisés dans la graphie de la formule florale

Fig. 131 - Fruits, ovaires et carpelles

Fig. 132 - Organisation d'un fruit bien connu : la banane

Fig. 133 - Coupes schématiques d'ovaires montrant les divers modes de placentation

Fig. 134 - Comparaison de quelques fruits : homologues et dissemblances

Fig. 135 - Différents types d'ovules

CHAPITRE 11

Fig. 136 - Les symboles botaniques usuels

Fig. 137 - Symboles botaniques et alchimiques écrits de la main de Linné en 1725

Achevé d'imprimer en octobre 1994
sur système Variquik
par l'imprimerie SAGIM
à Courtry

Imprimé en France

Dépôt légal : octobre 1994
N° d'édition : 1610-01 - N° d'impression : 963

Les Flores de Gaston Bonnier

La Grande Flore en couleurs
de Gaston Bonnier, G. Bonnier et R. Douin
5 tomes reliés skyvertex sous jaquette
en couleurs
Tome 1 Illustration
Tome 2 Illustration (suite)
Tome 3 Texte
Tome 4 Texte (suite)
Tome 5 Index

Atlas des plantes de France, A. Masclef
Le volume de texte, 376 pages.
Le volume de planches, 480 pages.

**Flore complète portative de la France,
de la Suisse et de la Belgique**

Nouvelle flore de la région parisienne
2173 figures.

**Nouvelle flore du Nord de la France
et de la Belgique**
2 282 figures.

Petite flore
898 figures.

**Les noms des fleurs trouvés
par la méthode simple**

2 715 figures et 64 planches en couleurs.

**Plantes médicinales, mellifères,
utiles et nuisibles**

64 planches en couleurs.

Cours complet d'apiculture

246 figures.

Nouvelle flore des lichens

216 pages illustrées.

Nouvelle flore des mousses et des hépatiques

1 L'*Aubrieta*, charmante petite plante rampante qui se couvre au printemps d'un tapis de fleurs mauves, fut découverte en Crète, dans la nature, par Tournefort et ses compères ; il la dédia à Claude Aubriet, qui peignait sur le vif les plantes encore inconnues. C'était en 1700. Malgré les pirates et les privations, ils rapportèrent des graines qui furent mises en culture au Jardin du Roi à Paris (l'actuel Jardin des Plantes). Ces premiers petits plants représentaient ce que nos aventuriers de la botanique avaient conquis de plus précieux au cours de leur odyssée asiatique, acceptant toutes les fatigues et tous les risques. La plante inconnue poussa, fleurit, s'acclimata ; on put la multiplier et la distribuer ; et elle devint ce qu'elle est encore, l'une des favorites des jardins européens ; nos *Aubrieta* sont issues de celles qu'ils rapportèrent avec peine voici presque trois siècles. Le jardinier ne connaît plus ni Tournefort ni Aubriet, mais la liesse des jardins printaniers est la gloire qu'ils étaient allés chercher.

2 On tend actuellement à écrire «chardon-béni». La forme «béni», épithète et non participe passé comme l'est «béni», est cependant correcte ici ; on l'emploie à propos d'objets ayant reçu une bénédiction (*eau bénite, buis béni, médaille bénite, pain béni ...*) et on la retrouve dans certains noms propres (*Piène-Bénite*).

3 La forme **binom** (de *bi-* et *Nomen*, = deux- et nom) serait préférable à la forme **binôme** (de *bi-* et *Nomos*, = deux- et catégorie), mais l'emploi plus fréquent de ce second terme justifie que nous n'allions pas à l'encontre des habitudes des lecteurs.

4 *Connaître et reconnaître les plantes médicinales*, par L. Girre, petit livre dont le texte est bien fait mais dont la présentation manque de rigueur.

5 Animal vivant sur les fonds marins, à corps mou et cylindrique, du groupe des Échinodermes.

6 Algue brune très abondante dans certaines régions chaudes de l'Océan Atlantique.

7 Le concept de taxon et le principe de la hiérarchie taxonomique sont appliqués semblablement à l'étude des

végétaux et des animaux.

8 Quelques confusions établies par l'usage commun :

ACACIA et *MIMOSA*, ces noms s'appliquent à trois sortes de plantes appartenant toutes à la grande famille des Légumineuses :

«mimosa» des fleuristes = *Acacia* (des botanistes), de la famille des Mimosacées ;

«sensitive» = *Mimosa* (des botanistes), Mimosacée ;

«acacia» des campagnes tempérées de l'hémisphère nord = *Robinia* (des botanistes), Papilionacée.

LILAS et SERINGAT, deux sortes de plantes appartenant à des familles profondément différentes :

le «lilas» s'appelle *Syringa* en latin ; c'est une Oléacée ;

le «seringat» s'appelle *Philadelphus* en latin ; c'est une Philadelphacée.

Ce type de confusion n'est pas propre à la langue française ; la «capucine» (*Tropæolum* en latin) s'appelle en anglais «nasturtium» ; en latin, *Nasturtium* est le nom scientifique du cresson, le *water-cress* anglais.

9 Ces chiffres varient quelque peu selon les auteurs.

10 Trois radicaux qui figurent dans de nombreux vocables scientifiques, à ne pas confondre ! Si la prononciation française est la même, la graphie aide à mémoriser le sens des mots.

— *phile* (de *Philos* = ami) ; une plante hygrophile est «amie de l'humidité» ; un *Philodendron* est une liane «amie des arbres».

— *phylle* (de *Phyllon* = feuille) ; une plante microphylle a de très petites feuilles ; un *Phyllocactus* est une Cactée dont les tiges sont aplaties et miment des feuilles.

— *phyle* (de *Phylè* = race, lignée) ; un groupe de plantes polyphylétique rassemble des représentants de plusieurs lignées descendant chacune d'une souche distincte. Un phylum est un taxon de rang élevé, supposé monophylétique.

11 Les noms terminés par les racines *-sperme* et *-phyte* se sont vu autrefois attribuer, en français, le genre masculin. L'usage veut, depuis quelques décennies, qu'on les utilise plutôt au féminin. Nous dirons donc ici *une* Angiosperme, *une* Gymnosperme, *une* Bryophyte, *une* Cormophyte, *une* hydrophyte ...

12 Le Phylum des Cordés (ou Chordés) est constitué des Tuniciers, des Céphalocordés et des Vertébrés ; ces derniers, nombreux et diversifiés, sont préfigurés par les représentants des deux petits groupes précédents.

13 Les Métazoaires sont des animaux composés de plusieurs (souvent nombreuses) cellules, par opposition aux Protozoaires, animaux constitués d'une cellule unique.

14 Les âges géologiques indiqués dans cet ouvrage sont approximatifs ; ils permettent de situer des événements dans une chronologie relative.

15 Rappelons que ce terme commun désigne les Cyanobactéries ou Cyanophycées qui se classent parmi les Procaryotes ; ce ne sont pas des algues au sens strict qui, elles, sont des Eucaryotes.

16 Sur le xylème et le phloème, voir au *chapitre 6, 2*.

17 L'étymologie de ce mot (de *Actis* = rayon et *Mykès* = champignon) est trompeuse : elle évoque un champignon étoilé, mais il s'agit de bactéries au sens propre.

18 La débilité et la malformation des plantes haploïdes obtenues par culture de tissus à partir des gamétophytes (pollen ou sac embryonnaire) seraient peut-être à envisager à la lumière de cette observation.

19 Ce ne sont pas des fruits au sens exact.

20 Leurs différents diamètres sont à peu près équivalents.

21 Le mot *viviparité* a plusieurs acceptions, d'où une certaine ambiguïté, bien qu'il désigne toujours une production végétative apparaissant dans un site inhabituel.

— Une plante est dite vivipare quand elle produit des jeunes plants, par multiplication végétative, à partir de bourgeons

portés par des organes divers ; les *Kalanchoë* produisent des plantules sur les marges de leurs feuilles ; chez *Polygonum viviparum*, *Chlorophytum comosum* ou *Poa alpina* des bourgeons destinés à devenir des fleurs se transforment en bulbilles qui se développent rapidement en plantules.

— On qualifie de vivipare les rares plantes dont la graine commence à germer prématurément, à l'intérieur du fruit encore porté par la plante-mère. C'est le cas des *Rhizophora* (palétuviers des mangroves) : les plantules germent et se développent jusqu'à mesurer 2 à 3 décimètres, encore accrochées aux branches de l'arbre-mère ; lorsqu'elles en tombent, leur développement se poursuit sans latence.

— On appelle aussi vivipare, ou prolifère, une fleur monstrueuse dans laquelle un méristème destiné à produire un organe floral (généralement les carpelles) produit un rameau feuillé (voir [fig. 121](#), page 372, rose prolifère).

22 Les hellébores appartiennent au genre *Helleboms* (Renonculacées). L'ellébore de la fable de La Fontaine (Le lièvre et la tortue) est un nom vulgaire du *Veratrum* (Liliacées). Hellébore et ellébore sont des toxiques redoutables (la fable recommande de n'en prendre que quelques *grains*, ancienne unité de masse correspondant à environ 0,05g).

23 Les matières pectiques (de *Pektos* = gelée) sont des glucides dont les molécules peuvent s'assembler en réseau tridimensionnel, responsable de leur consistance de gel. Abondantes dans certains fruits, ces substances permettent la «prise» des gelées et confitures.

24 Dans les déserts «vrais», des pluies peuvent éventuellement se produire, mais elles sont très rares et réparties de façon totalement aléatoire ; deux précipitations successives sont généralement séparées par de nombreuses années.

25 On appelle *acheb*, au Sahara, la végétation qui apparaît rapidement et disparaît aussi vite, après une pluie. Les plantes qui la constituent sont des éphémérophytes (voir plus loin et [fig. 81](#)).

26 Le feu, allumé et dirigé par l'homme, parcourt les savanes chaque année, en saison sèche ; d'une part il facilite la circulation et la chasse, d'autre part il provoque une légère repousse des Graminées vivaces, renouvelant un peu les pâturages. Le feu détruit les débris végétaux susceptibles de renouveler les ressources nutritives et perturbe l'état physico-chimique et biologique du sol ; il endommage les arbres et arbustes dont, en outre, il entrave la régénération. Cette pratique est un facteur d'appauvrissement des sols et de la végétation, elle intervient donc, directement ou non, dans les processus de désertification et d'assèchement climatique.

27 Affranchir un jeune plant est le séparer de la plante-mère dont il est issu. Ce peut être un acte horticole ou un phénomène spontané et naturel (dans ce cas, le jeune plant s'affranchit).

28 Le terme de «propagule» est surtout utilisé pour désigner les organes qui permettent la multiplication et la dissémination végétatives des Algues et des Bryophytes. Il est commode d'en étendre l'emploi, comme le fait Van der Pijl, aux organes équivalents des Angiospermes.

29 On appelle crossing-over l'échange de fragments de chromosomes entre les deux chromosomes d'une même paire, au moment de la méiose. Ainsi une partie de l'information portée par l'un des chromosomes se trouve jointe à la partie complémentaire portée par l'autre ; ces deux chromosomes ayant échangé une part de leur information génétique se sépareront et iront dans des gamètes différents.

30 Cellules résultant de mitoses lors des stades précoces de l'édification de l'organisme ; de *Blastos* = bourgeon et *Meros* = partie.

31 C'est-à-dire membraneuses, sèches, translucides.

32 Reg : étendue de sol caillouteux dans le désert du Sahara.

33 Parmi les êtres organisés, les insectes sont peut-être les seuls à partager, avec les plantes, cette efficacité, bien qu'ils n'aient pas l'avantage fonctionnel de l'autotrophie.

34 Expériences de M.-O. Desbiez, N. Boyer & M. Thellier
(*La Recherche* n° 240).