

FLUORESCIENCES
**LES MANUELS VISUELS
POUR LA LICENCE**

Biologie végétale

BV

Sylvaine Chantreau
Jean-Pierre Renaudin

LES FONDAMENTAUX

COURS AVEC EXEMPLES CONCRETS





QCM ET EXERCICES CORRIGÉS

ILLUSTRATIONS EN COULEURS

DUNOD

Conception graphique de la couverture : Hokus Pokus Créations
Création graphique de la maquette intérieure : Marse
Les illustrations de cet ouvrage ont été mises en forme par Bernadette Coléno.

NOUS NOUS ENGAGEONS EN FAVEUR DE L'ENVIRONNEMENT :

-  Nos livres sont imprimés sur des papiers certifiés pour réduire notre impact sur l'environnement.
-  Le format de nos ouvrages est pensé afin d'optimiser l'utilisation du papier.
-  Depuis plus de 30 ans, nous imprimons 70% de nos livres en France et 25% en Europe et nous mettons tout en œuvre pour augmenter cet engagement auprès des imprimeurs français.
-  Nous limitons l'utilisation du plastique sur nos ouvrages (film sur les couvertures et les livres).

© Dunod, 2024

11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com

ISBN 978-2-10-085994-8

Table des matières

	Les selfies des auteurs	IV
	Avant-propos	1
CHAPITRE 1	QU'EST-CE QU'UN VÉGÉTAL ?	2
	1 Définitions	4
	2 La cellule végétale, une cellule eucaryote	5
	3 Spécificités de la cellule végétale	6
CHAPITRE 2	STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF DES ANGIOSPERMES	16
	1 L'appareil végétatif d'une Angiosperme	18
	2 La différenciation des tissus	27
CHAPITRE 3	LA FONCTION DE NUTRITION CHEZ LES ANGIOSPERMES	42
	1 Les besoins énergétiques des cellules des êtres vivants	44
	2 La conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique	45
	3 L'assimilation du carbone minéral	49
	4 Le devenir des photoassimilats	56
	5 Les Angiospermes et l'eau	59
	6 Les prélèvements minéraux	65
	7 Corrélations inter-organes et adaptations trophiques	71
CHAPITRE 4	LA FONCTION DE REPRODUCTION CHEZ LES ANGIOSPERMES	78
	1 Quelques notions sur la reproduction des végétaux	80
	2 Reproduction asexuée et colonisation des milieux	83
	3 Faire une fleur en combinant de nombreux paramètres	88
	4 De la pollinisation à la dispersion des graines	98
CHAPITRE 5	LES ANGIOSPERMES DANS LEUR MILIEU	110
	1 L'environnement des Angiospermes	112
	2 Les contraintes abiotiques des Angiospermes	115
	3 Les contraintes biotiques et les défenses des Angiospermes	124
	4 Les interactions biotiques bénéfiques des Angiospermes	130
CHAPITRE 6	ÉVOLUTION ET DIVERSITÉ DES VÉGÉTAUX	144
	1 Une histoire couplée à celle de la Terre	146
	2 Les algues, un taxon polyphylétique	150
	3 Le clade des Embryophytes à la conquête du milieu terrestre	157

LES VÉGÉTAUX, PILIERS DES ÉCOSYSTÈMES, ALLIÉS DES ACTIVITÉS HUMAINES	174
1 Végétaux et écosystèmes	176
2 Végétaux et agriculture	183
3 Quels enjeux pour les végétaux ?	200
Corrigés	208
Bibliographie	215
Index	216
Crédits iconographiques	219

Les selfies des auteurs

Sylvaine Chantreau



Je suis actuellement professeure agrégée des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Univers en classe préparatoire aux écoles agronomiques et vétérinaires, ATS Bio, au sein de l'AgroCampus Bordeaux Gironde. J'enseigne également et suis responsable de la Licence professionnelle OBA, Outils Biotechnologiques et Agroécologiques au service des filières agricoles de l'université de Bordeaux. Je participe à différents jurys de concours et suis interrogatrice en classes préparatoires BCPST. Ma motivation est demeurée la même, tout au long de mon parcours, de l'enseignement secondaire aux formations professionnelles pour adultes. Passionnée de biologie, j'ai à cœur d'ancrer mes enseignements dans l'observation et le réel pour transmettre des clés de compréhension du monde vivant aux étudiants, professionnels et néophytes et ainsi partager l'enthousiasme qui m'anime.

Jean-Pierre Renaudin



Après une formation d'ingénieur agronome et très attiré par le monde des plantes, j'ai fait une thèse sur l'accumulation de métabolites secondaires dans une culture de cellules végétales in vitro. J'ai ensuite été chercheur en biologie végétale à l'INRAE sur différents projets et dans plusieurs laboratoires. Devenu professeur de biologie végétale à l'université de Bordeaux, j'ai poursuivi mon activité de recherche à l'INRAE sur le développement des fruits. J'ai aimé enseigner en équipe pédagogique la biologie végétale dans les trois années du cycle de Licence. J'ai aussi enseigné les bases des productions végétales et de l'utilisation des agrosources en Licence 3, en Licence professionnelle et en Master.

Avant-propos

*« Calme, calme, reste calme !
Connais le poids d'une palme portant sa profusion »
Paul Valéry*

Cet ouvrage est pour vous, étudiants engagés dans des études supérieures de Licence, de classes préparatoires, de formations supérieures courtes et aussi pour vous, curieux de découvrir ou approfondir la biologie végétale.

Aborder la biologie végétale c'est s'intéresser à son environnement proche tout autant qu'à la biosphère, c'est progresser de la cellule végétale aux organismes gigantesques et millénaires, c'est parcourir une histoire évolutive riche d'évènements qui conduit à la biodiversité actuelle.

Notre conviction que la complexité ne doit pas se traduire par de la difficulté dans l'apprentissage et l'acquisition des connaissances nous a animés pour la rédaction de cet ouvrage. Nous l'avons conçu pour votre autoformation, comme un support complet qui vous entraîne pas à pas vers une maîtrise grandissante de vos savoirs et savoir-faire en biologie végétale. Il est tout aussi possible d'entrer dans cet ouvrage par l'un ou l'autre des chapitres.

Notre démarche part de l'observation de végétaux quotidiens, les plantes à fleurs et à fruits (Angiospermes) en associant toujours les structures et les fonctions. Après avoir établi ce qu'est un végétal, le développement des Angiospermes est détaillé. Puis leur nutrition est explicitée. Leurs divers modes de reproductions sont présentés et mis en lien avec la colonisation des milieux. Ensuite, nous abordons les interactions des végétaux avec leur environnement physicochimique et biologique. Nous retraçons l'histoire des grands clades végétaux. Nous terminons en démontrant combien les végétaux sont les piliers des écosystèmes et les alliés de toutes nos activités humaines. Nous faisons une place importante, au sein des connaissances sur le végétal, aux implications environnementales (changement climatique, protection des sols) et agricoles (agriculture durable, agroécologie, bioéconomie).

La biologie végétale est intégrative, elle est à la croisée de nombreux domaines de la biologie, physiologie, biochimie, génétique, anatomie mais aussi au-delà, de la chimie, physique, géologie, thermodynamique. Nous illustrons ces interactions en les intégrant aux différents chapitres afin que vous fassiez les liens avec les enseignements reçus par ailleurs ou que vous cheminiez dans votre parcours sans être arrêtés par des notions d'autres domaines.

Nous limitons à l'essentiel le vocabulaire savant en l'accompagnant d'étymologie afin de favoriser l'appropriation de notions claires et univoques.

En biologie végétale comme en toute science, l'humilité est requise devant les inconnues encore nombreuses. Le travail des chercheurs conduit à établir mais aussi parfois à remettre en cause certaines notions. Nous présentons des connaissances sourcées, nous étayons nos raisonnements sur des arguments issus de l'histoire des sciences ou des publications scientifiques, nous confrontons les avancées de la recherche à des sujets d'actualité afin d'établir le bien-fondé de certaines annonces médiatiques.

Il nous semble important que vous disposiez d'éléments fiables pour interroger les problématiques actuelles, prendre part aux débats sociétaux, construire votre parcours d'orientation professionnelle ainsi que vos choix de citoyen.

Nous espérons être suffisamment pédagogiques pour susciter votre curiosité et votre intérêt pour la biologie végétale. Cet ouvrage déterminera peut-être aussi certains d'entre vous à s'engager dans l'un des nombreux domaines qui allient activité professionnelle et végétaux. Nous vous souhaitons d'être animés comme nous le sommes d'une curiosité insatiable pour le monde végétal au sein du vivant, source inépuisable d'enthousiasme et de passion.

Qu'est-ce qu'un végétal ?

Pour bien démarrer

Plusieurs réponses peuvent être correctes.

- 1. La cellule végétale peut faire :**
 - a. la photosynthèse ;
 - b. la respiration ;
 - c. la fermentation ;
 - d. la migration cellulaire.
- 2. Lequel ou lesquels de ces organismes ne sont pas des végétaux ?**
 - a. un lichen ;
 - b. une sargasse ;
 - c. une cyanobactérie (ou algue bleue) ;
 - d. un champignon.
- 3. Le plus grand organe d'une cellule végétale différenciée est :**
 - a. le noyau ;
 - b. la vacuole ;
 - c. le chloroplaste ;
 - d. le réticulum endoplasmique.
- 4. La paroi d'une cellule végétale est surtout composée de :**
 - a. protéines ;
 - b. glucides ;
 - c. lipides ;
 - d. métabolites secondaires.

Réponses page 208

Objectifs de ce chapitre

- Définir et différencier les termes plante et végétal.
- Caractériser les spécificités des cellules végétales.

CHAPITRE

1



Cette forêt pluviale d'Amérique centrale fait partie des zones à très grande biodiversité, en partie encore inexplorée. Cette biodiversité s'impose d'abord par celle des végétaux, immédiatement apparente par la dominante verte de ce sous-bois. La photosynthèse est l'une des caractéristiques des végétaux. L'ensemble des chaînes alimentaires en dépendent. Ce chapitre présente le monde végétal et ses caractéristiques et répond donc à l'interrogation : « Qu'est-ce qu'être végétal ? ».

1 Définitions

Que désignons-nous en parlant de plante ou de végétal ? Les plantes sont le plus souvent assimilées aux **végétaux terrestres** ou **Embryophytes** (du grec *phuton*, « plante ») qui peuplent les paysages des terres émergées, les parcs et jardins ainsi que les champs cultivés (Figure 1.1). Les végétaux réunissent les plantes et les **algues**, organismes uni- ou pluricellulaires des milieux aquatiques ou humides, d'organisation plus simple que les plantes.

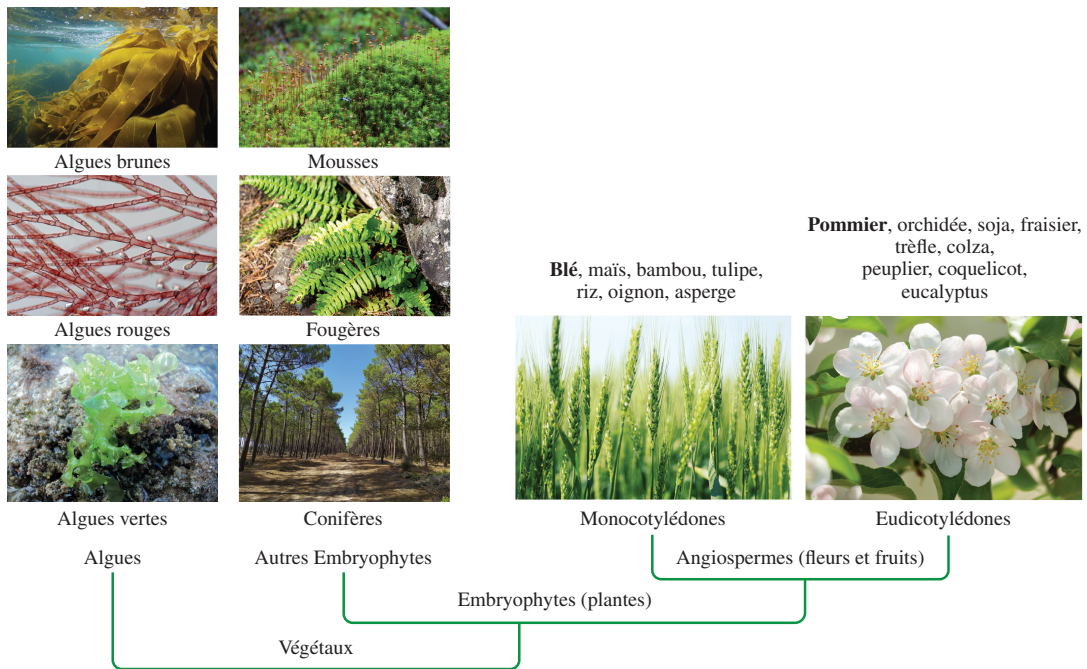


Figure 1.1 ▲ Les végétaux (représentation simplifiée des principaux groupes).

Définition

- Le terme **plante** vient du latin *planta*, le fragment de tige que l'on coupe et que l'on remet en terre pour qu'il s'enracine, en tassant la terre avec la « plante » des pieds. Il qualifie aujourd'hui les Embryophytes.
- Le terme **végétal** qualifiait à l'origine les plantes, les algues, les Champignons et les lichens, organismes dépourvus de mouvement et de sensibilité en comparaison avec les animaux. L'évolution des connaissances précise aujourd'hui que les végétaux sont les Embryophytes et les algues, êtres vivants eucaryotes et photosynthétiques.

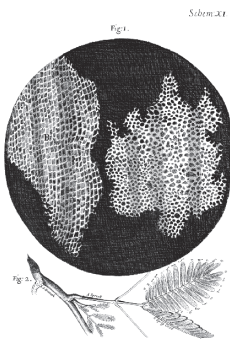
Les Champignons, ou Eumycètes, sont reconnus depuis les années 1970 comme un groupe sans lien évolutif avec les végétaux du fait de leur nutrition hétérotrophe, de leurs caractéristiques biochimiques et de leur génome. Les lichens ne sont pas des organismes mais des associations symbiotiques entre un Champignon et un organisme photosynthétique unicellulaire (chapitre 6).

Les végétaux partagent des propriétés communes :

- ce sont des êtres vivants capables de prélever énergie et matière dans leur milieu de vie pour se développer, se maintenir et se reproduire ;
- ce sont des Eucaryotes aux cellules compartimentées avec un noyau contenant les chromosomes (du grec *eu karyon*, « vrai noyau ») ;
- leur complète **autotrophie** due à la **photosynthèse** leur permet de se nourrir uniquement de minéraux pour élaborer leur matière organique (chapitre 3) ;
- ils sont **producteurs primaires** de biomasse, à la base des chaînes alimentaires et de nombreuses activités humaines (chapitre 7) ;
- **fixés** à un endroit aléatoire, ils ont développé des adaptations aux contraintes environnementales, comme la synthèse de nombreuses molécules originales et des interactions avec beaucoup d'êtres vivants (chapitres 4 et 5).

Avec ~350 000 espèces connues, les **Angiospermes** et leurs deux groupes principaux, **Monocotylédones** et **Eudicotylédones**, représentent plus de 90 % des Embryophytes actuels et près de 80 % des végétaux, dont presque tous les arbres et les plantes cultivées. Ils serviront de support dans cet ouvrage à l'étude du développement, de la reproduction, de la nutrition et des interactions environnementales (chapitres 1 à 5). Les principaux groupes végétaux et leurs évolutions seront présentés au chapitre 6. L'importance des végétaux dans les écosystèmes et les activités humaines sera illustrée au chapitre 7.

2 La cellule végétale, une cellule eucaryote



■ 1667, première observation microscopique de cellules de l'écorce d'un arbre par Robert Hooke. Le latin *cellula* désigne les petites chambres contiguës des moines dans les monastères.

Les travaux de Schleiden, Schwann, Virchow et Pasteur au XIX^e siècle ont permis d'élaborer la **théorie cellulaire** désormais démontrée et complétée.

La théorie cellulaire

- La cellule est l'unité structurale, fonctionnelle et reproductrice de l'être vivant.
- Tous les êtres vivants sont constitués d'une ou plusieurs cellules.
- Toute cellule provient d'une autre cellule par division cellulaire.
- Il y a individualité cellulaire grâce à la membrane plasmique qui règle les échanges entre la cellule et son environnement.
- La cellule renferme sous forme d'ADN l'information nécessaire à son fonctionnement et à sa reproduction.

Chez les êtres vivants unicellulaires, procaryotes (Eubactéries et Archées) et Eucaryotes (protistes, dont de nombreuses espèces d'algues), une cellule unique réalise toutes les fonctions nécessaires à l'organisme. Chez les organismes pluricellulaires complexes comme les Métazoaires et les Angiospermes, ces fonctions sont assurées par des ensembles de cellules à différents niveaux d'organisation (**tissus, organes, appareils et organisme**). Les cellules de chaque tissu se différencient de façon morphologique, moléculaire et physiologique.

Les cellules végétales partagent un certain nombre de caractéristiques avec celles des autres Eucaryotes (Figure 1.2) :

- la **membrane plasmique** délimite le milieu intérieur de la cellule et constitue une barrière de perméabilité avec le milieu extérieur ;
- le milieu intracellulaire est le **cytoplasme**. Sa matrice est le **cytosol**, solution visqueuse de métabolites, d'ions minéraux, d'enzymes et d'ARN. Il contient les organites et des complexes multimoléculaires : les **ribosomes** permettent la biosynthèse des protéines ; le **cytosquelette** assure le brassage du cytosol, la migration des organites, la division et le grandissement cellulaire ;
- le **noyau** est, après la vacuole, le plus gros organite de la cellule végétale. Il contient la majeure partie du génome (20 000 à 75 000 gènes selon les espèces) fragmenté sous forme de chromosomes, complexes d'ADN et de protéines ;
- les **mitochondries** sont des organites à rôle énergétique assurant la respiration cellulaire. Elles ont un petit génome (~ 60 gènes chez les plantes) ;
- les organites du **système endomembranaire** comprennent le réticulum endoplasmique (RE) impliqué dans la synthèse des protéines et des lipides membranaires. À partir du RE et via l'**appareil de Golgi** et le **cytosquelette**, la **voie sécrétoire** oriente un flux permanent de vésicules vers les différentes membranes de la cellule.

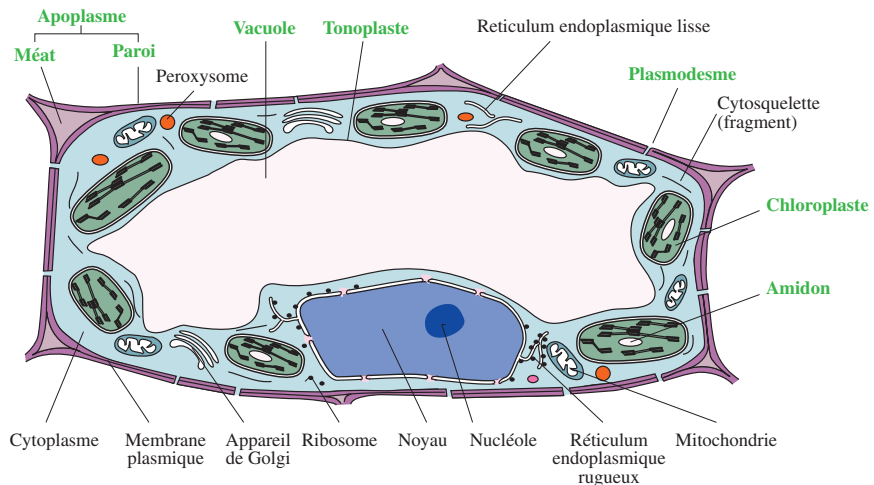


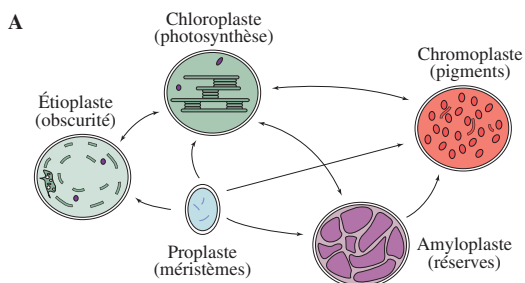
Figure 1.2
Une cellule végétale du parenchyme photosynthétique foliaire. En vert, structures spécifiques aux végétaux.

3 Spécificités de la cellule végétale

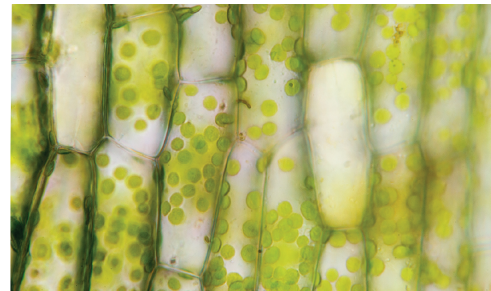
3.1 Les plastes

Les **plastés** sont seulement présents chez les végétaux. Organites à double membrane comme les mitochondries, leur matrice intérieure, le **stroma**, contient un petit **ADN** circulaire avec ~110 gènes chez les Angiospermes. Les plastés ont différentes formes et fonctions selon la différenciation cellulaire (Figure 1.3) :

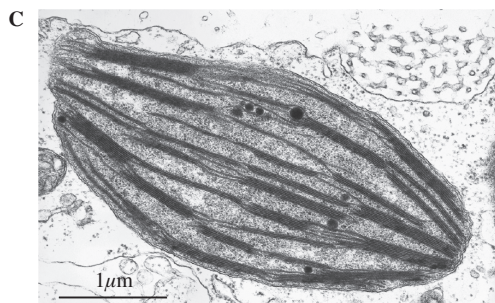
- les **chloroplastes** sont le siège de la **photosynthèse**. Leur stroma contient un réseau membranaire, les **thylacoïdes**, saccules aplatis superposés en *granum*. Les pigments collecteurs de lumière dont la **chlorophylle** (du grec *chloros*, « vert » ; *phyllon*, « feuille ») sont présents dans ces membranes. En absence de lumière, une plante s'étiole et jaunit, les chloroplastes évoluent en étioplast, la chlorophylle disparaît et les thylacoïdes régressent ;
- les **chromoplastes** (du grec *chroma*, « couleur ») sont spécialisés dans la biosynthèse et l'accumulation de molécules colorées du groupe des **caroténoïdes**, rouge (lycopène de la tomate), orange (β -carotène des oranges) ou jaune (anthéroxanthine du pissenlit) dans les fleurs et les fruits (chapitre 4) ;
- les **amyloplast** sont spécialisés dans l'accumulation de l'**amidon**, la principale réserve nutritive des végétaux. Ils font partie des leucoplastes (du grec *leucos*, « blanc »), spécialisés dans l'accumulation de molécules non colorées.



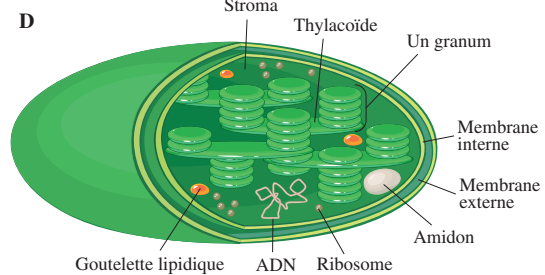
Les différents types de plastides et leur interconversion



Chloroplastes dans les cellules foliaires d'une plante aquatique (vue de dessus par microscopie optique).



Chloroplaste vu en microscopie électronique à transmission



Représentation schématique d'un chloroplaste

Figure 1.3 ▲ *Plastes et chloroplastes.*

3.2 La paroi

Toutes les cellules ont une matrice extracellulaire à l'extérieur de leur membrane plasmique. Sa nature varie avec les groupes d'êtres vivants. Dans les cellules végétales, c'est une **paroi** relativement rigide principalement constituée de cellulose à l'extérieur de la membrane plasmique. Elle protège l'intégrité cellulaire souvent soumise à de fortes contraintes environnementales.

La **cellulose** est un polymère linéaire de plusieurs milliers de glucoses réunis par des liaisons covalentes de type $\beta 1 \rightarrow 4$ (Figure 1.4A). Cette liaison ne peut être rompue par les enzymes des végétaux. La cellulose est un **polysaccharide de structure** pour la cellule végétale et non une réserve nutritive comme l'amidon. De nombreux micro-organismes hydrolysent la cellulose grâce à leurs enzymes appelées cellulases.

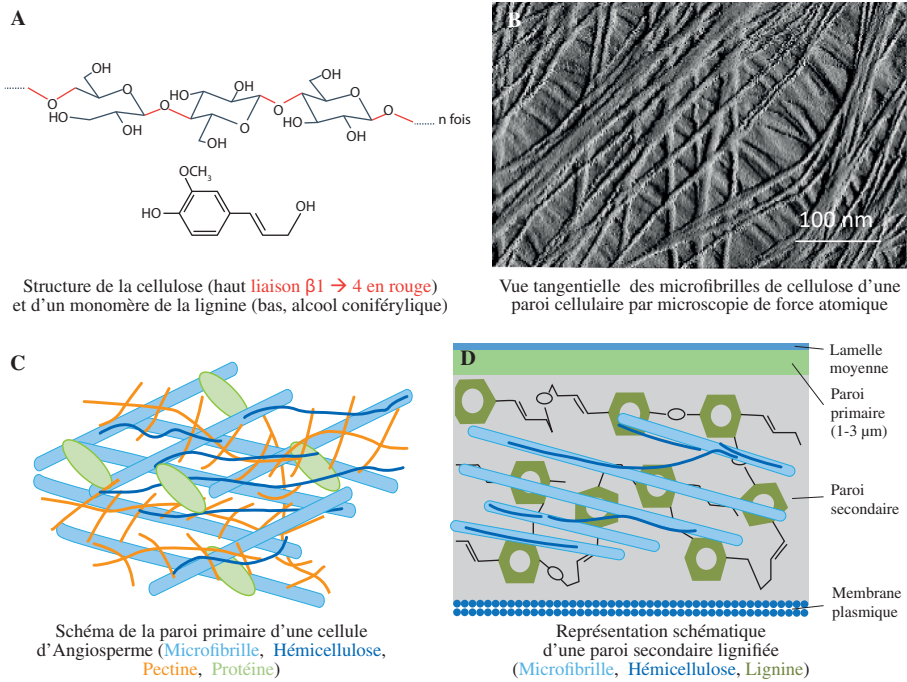


Figure 1.4
La paroi de la cellule végétale.

La paroi est élaborée par étapes successives à la fin de la division cellulaire :

- la **lamelle moyenne** est d'abord mise en place. Elle contient surtout des **pectines** (du grec *pēctos*, « coagulé » ; voir Focus) et peu de cellulose. Elle assure l'**adhérence** des cellules végétales entre elles. La lamelle moyenne est traversée par des **plasmodesmes**, ponts de cytoplasme bordés par la membrane plasmique, qui relie les cytoplasmes des cellules adjacentes ;
- la **paroi primaire** ou **paroi pectocellulosique** (Figure 1.4B, C) est ensuite élaborée entre lamelle moyenne et membrane plasmique. C'est un réseau de **microfibrilles de cellulose** constituées de nombreuses chaînes de cellulose associées par des liaisons hydrophobes sur toute leur longueur. Ce réseau est lui-même entremêlé d'autres polysaccharides qui le renforcent. La paroi offre une résistance à l'éclatement tout en permettant le grandissement cellulaire ;
- quand la cellule atteint sa taille définitive, sa paroi continue de s'épaissir par synthèse d'une à plusieurs couches de **paroi secondaire** (Figure 1.4D) qui renforcent la rigidité de la paroi et stoppent le grandissement cellulaire. La paroi secondaire est composée surtout de cellulose (40 à 80 %), d'hémicellulose (10 à 40 %), de lignine (5 à 25 %) et de quelques protéines.

La **lignine** (du latin *lignum*, « bois ») est un polymère complexe d'alcools phénoliques (Figure 1.4A, D). Elle imprègne les parois secondaires des cellules de plusieurs tissus des Angiospermes en constituant un **réseau** rigide et imperméable en 3D.

Les parois cellulaires végétales contiennent 10 à 15 % de protéines. Certaines ont un rôle structural, d'autres sont des enzymes de remaniement des polysaccharides pariétaux. D'autres encore, les expansines, rompent les liaisons faibles entre polysaccharides, ce qui facilite le grandissement cellulaire.

Le continuum des parois entre cellules adjacentes est l'**apoplasme** (ou apoplaste), hydrophile et légèrement acide (pH ~ 5 à 6). Le **symplasma** (ou symplaste) est l'ensemble des cytoplasmes reliés par les plasmodesmes. De nombreux nutriments et signaux circulent par ces deux voies.

FOCUS

Les pectines des parois végétales, rôles et applications

Les pectines sont les polysaccharides les plus complexes de la paroi cellulaire des Angiospermes. Ce sont des polymères d'acide α -D-galacturonique et de rhamnose avec des ramifications de galactose et/ou d'arabinose (Figure 1.5). À pH acide, les pectines ionisées restent en solution par répulsion électrostatique mutuelle. En présence d'un cation divalent comme Ca^{2+} , abondant dans les parois, elles s'agrègent par des ponts calciques et prennent une structure de gel. Cette propriété permet l'adhérence des cellules végétales entre elles au niveau de la lamelle moyenne. Plusieurs enzymes pariétales remanient les pectines et adaptent les propriétés des parois au développement de la plante et aux contraintes de l'environnement.

Les pectines sont utilisées depuis longtemps comme agents de gélification pour la préparation de confitures de fruits pauvres en pectines (fraise, cerise, poire). Les jus des fruits riches en pectines (orange et pomme surtout) restent naturellement troubles. Ils sont parfois dépectinisés. Les pectines ainsi extraites par l'industrie des jus de fruits sont utilisées pour des revêtements comestibles protégeant les denrées alimentaires, des films antimicrobiens, des supports biodégradables pour médicaments à libération prolongée. Elles suscitent l'intérêt comme agents de cicatrisation, pour influencer le microbiote intestinal et traiter certains cancers.

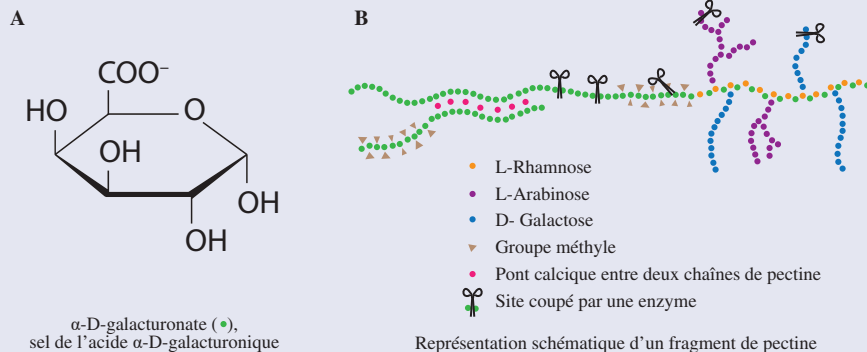


Figure 1.5 ▶
Structure des pectines.

3.3 La vacuole

La **vacuole** (du latin *vacuus*, « vide ») est un organe limité par une membrane, le tonoplaste. Elle contient une solution de sels minéraux, de métabolites variés et d'enzymes hydrolytiques. Les cellules différenciées des végétaux possèdent une ou deux grandes vacuoles occupant au moins 80 % du volume cellulaire (Figure 1.2), et parfois même plus de 99 % comme dans les très grandes cellules de la chair de fruits charnus tels que la tomate et le melon. Les vacuoles assurent des fonctions importantes dans la cellule végétale :

- elles sont très impliquées dans le **grandissement cellulaire**. La **pression osmotique** due aux solutés présents crée un appel d'eau vers l'intérieur des cellules. La paroi cellulaire limite le grandissement cellulaire et donc cette entrée d'eau, ce qui induit la **turgescence**, surpression intracellulaire importante de l'ordre de 0,2 à 1 MPa (2 à 10 bars) chez les cellules végétales (chapitre 3, section 5.2). La turgescence provoque le relâchement de la paroi primaire des jeunes cellules et leur grandissement. Elle est aussi responsable du port des organes herbacés, tiges et feuilles ;
- la croissance des vacuoles est énergétiquement peu coûteuse pour le grandissement des cellules végétales. De fortes augmentations du volume cellulaire sont possibles avec très peu d'augmentation du volume du cytoplasme (Figure 1.6) ;
- les vacuoles accumulent de façon transitoire une partie des **réserves nutritives** de la cellule, renvoyées vers le cytoplasme en cas de besoin. C'est le cas des ions minéraux, de sucres solubles issus de la photosynthèse et de protéines de réserves. Ces échanges contribuent aussi à l'**homéostasie** du cytosol, c'est-à-dire au maintien de ses paramètres physicochimiques tels que pH, teneurs en ions minéraux et en métabolites ;

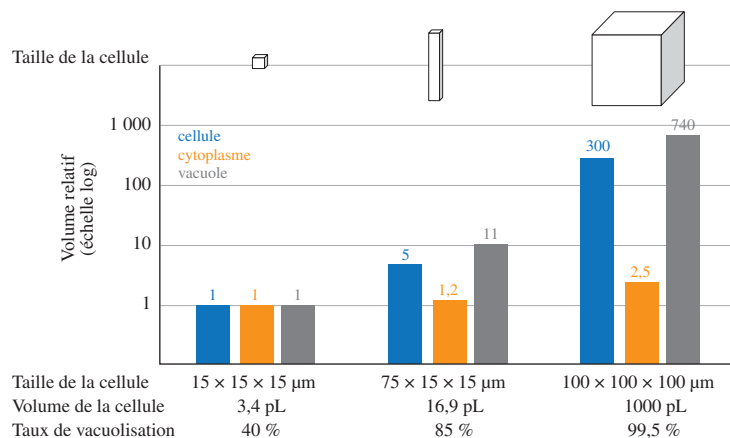


Figure 1.6

Le grandissement d'une cellule végétale repose sur celui de la vacuole.

- l'**autophagie** est un processus de dégradation intracellulaire commun à tous les Eucaryotes (Ohsumi, prix Nobel de médecine 2016). Les constituants défectueux du cytosol sont séquestrés dans des vésicules membranaires puis dégradés dans les vacuoles des cellules végétales à pH acide (~ 5) optimal pour les enzymes hydrolytiques de ce compartiment ;
- les vacuoles sont le lieu d'accumulation de nombreux **métabolites secondaires** en solution (pigments, alcaloïdes, etc.) ou précipités (tannins).

3.4 Un métabolisme très diversifié

Les cellules des êtres vivants produisent trois catégories de métabolites :

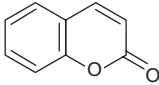
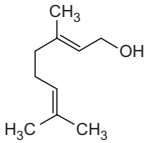
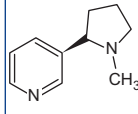
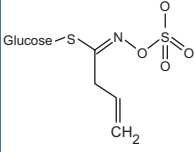
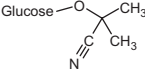
- les **métabolites primaires**, ubiquitaires, assurent des fonctions essentielles chez tous les organismes. Ce sont les acides aminés, les nucléotides, les acides gras, les sucres simples, les acides organiques, etc. ;
- les **hormones** et **facteurs de croissance** sont des régulateurs du développement et des fonctions physiologiques spécifiques à certains groupes du vivant (animaux et végétaux surtout) ;
- un grand nombre d'autres métabolites ne sont ni essentiels ni ubiquitaires, simplement présents dans quelques groupes à des teneurs souvent faibles. La nicotine du tabac, les arômes et pigments des fleurs, les glucosinolates piquants de la moutarde en sont des exemples. Ce sont les **métabolites secondaires**. Ils ont cependant de nombreux rôles dans les interactions des organismes avec leur environnement (chapitre 5) tout comme dans leur développement et leur physiologie. Pour rendre compte de cette diversité de fonctions, on les qualifie maintenant de **métabolites spécialisés**.

Définition

Les **métabolites secondaires** ou **métabolites spécialisés**, sont des métabolites non essentiels pour les organismes qui les produisent, leur absence n'empêchant pas la vie de ces organismes. Ils confèrent une meilleure adaptation à l'environnement et à ses changements: Ils favorisent la défense contre les prédateurs, l'adaptation aux variations climatiques, l'efficacité de la reproduction. Ils sont utilisés au cours de nombreuses activités humaines dans les domaines de l'alimentation, de la santé et de l'industrie.

Grâce à leur complète **autotrophie**, les végétaux synthétisent tous leurs métabolites primaires ainsi que plus de 100 000 métabolites secondaires, surtout présents chez les Angiospermes. Ils sont accumulés dans leurs organes, sécrétés par les racines dans la solution du sol ou émis à l'état volatil dans l'atmosphère ou le sol. Ils ont des structures chimiques très diverses (Tableau 1.1).

Tableau 1.1 Les principaux métabolites secondaires des végétaux.

Classe	Composés phénoliques	Terpènes	Alcaloïdes	Glucosinolates	Glucosides cyanogènes
Nombre de molécules chez les végétaux	> 45 000	> 45 000	> 12 000	> 130	> 50
Distribution	Surtout chez les plantes ; rares chez les algues	Surtout chez les plantes	Surtout chez les plantes	Angiospermes, (surtout chez les Brassicacées)	Plantes
Sous-classes (C _n) = structure à n carbonés	phénols simples (C6) ac. phénoliques (C6-C1) ac. phénylacétiques (C6-C2) coumarines (C6-C3) stilbènes (C6-C2-C6) flavonoïdes (C6-C3-C6) <i>polymères : tannins, lignine, subérine, sporopollénine (en partie)</i>	hémiterpènes (C5) monoterpènes (C10) sesquiterpènes (C15) diterpènes (C20) triterpènes (C30) caroténoïdes (C40) stérols (C27-28) polyterpènes (> C40)	10 classes selon le précurseur		
Exemple	 Coumarine	 Géraniol	 Nicotine	 Sinigrine	 Linamarine

- Composés phénoliques.** Leur motif de base est le noyau phénol, cycle benzénique avec un groupe hydroxyle (OH). Les composés phénoliques sont dissous dans les vacuoles. Les **flavonoïdes**, avec plus de 10 000 molécules, protègent les plantes des UV en les absorbant, contribuent à la couleur et à l'arôme des plantes ainsi qu'à leur défense contre les insectes phytophages et à la mise en place de symbioses. Les composés phénoliques existent aussi sous forme de polymères comme les **tannins** (ou tanins), utilisés pour le tannage des peaux du fait de leur aptitude à fixer les protéines. Leur astringence, désagréable aux herbivores, participe à la qualité du thé, du café et du vin. Des polymères structuraux essentiels, comme la **lignine** et, pour partie, la **sporopollénine** des grains de pollen et des spores (chapitre 4) sont aussi des polyphénols.

- **Terpènes.** Les terpènes proviennent d'une chaîne hydrocarbonée à 5 carbones (C5) polymérisée pour former des sous-classes de C5 à C40 ou plus comme dans le latex d'*Hevea brasiliensis*, matière première du caoutchouc. De nombreux terpènes de petite taille moléculaire de C5 (isoprène) à C20 sont **volatils** et sécrétés dans l'atmosphère ou le sol. Ils repoussent ou attirent des pathogènes ou des pollinisateurs. Les terpènes non volatils s'accumulent dans les membranes des plastes ou dans la cuticule qui couvre l'épiderme des végétaux terrestres. Les **caroténoïdes**, pigments colorés des fleurs et des fruits, ont aussi dans les feuilles un rôle de collecte de la lumière pour la photosynthèse. Les stérols membranaires (phytostérols chez les végétaux) sont des terpènes essentiels présents chez tous les êtres vivants. Cinq des dix hormones des Angiospermes sont de nature terpénique.
- **Alcaloïdes.** Ils contiennent un atome d'azote d'un groupement amine ou amide, généralement inclus dans un hétérocycle carboné (cas de la nicotine, Tableau 1.1). Ils sont présents dans tous les groupes Eucaryotes et c'est chez les Angiospermes qu'ils sont les plus nombreux. Ce sont en général des toxines affectant les systèmes nerveux ou digestif des herbivores. Ils sont aussi actifs contre des bactéries ou des champignons pathogènes.

Ce qu'il faut retenir

- Les végétaux sont des organismes vivants, eucaryotes, autotrophes grâce à la photosynthèse. Ce sont en général des organismes fixés, avec de nombreuses caractéristiques les adaptant aux contraintes environnementales. Ce sont des producteurs primaires de biomasse, à la base des chaînes alimentaires. Les Angiospermes, plantes à fleurs et à fruits, sont les végétaux actuels les plus nombreux, les plus divers et rassemblent presque toutes les plantes cultivées. Ils comprennent Monocotylédones et Eudicotylédones.
- La cellule végétale est une cellule eucaryote avec plusieurs spécificités : des plastes, dont certains réalisent la photosynthèse ; une paroi pecto-cellulosique qui peut évoluer en se lignifiant ; une grande vacuole centrale avec des fonctions de stockage et un rôle majeur dans le grandissement important des cellules végétales ; un métabolisme très diversifié avec de nombreux métabolites secondaires dédiés aux adaptations environnementales.

Plusieurs réponses sont possibles pour chaque question.

1. Les Angiospermes :

- a. sont toutes les plantes à fruits ;
- b. sont toutes les plantes à graines ;
- c. sont toutes les plantes à fleurs ;
- d. sont toutes les plantes terrestres.

2. Une cellule végétale vivante :

- a. a toujours des chloroplastes ;
- b. a toujours des mitochondries ;
- c. est toujours photosynthétique ;
- d. est toujours limitée par une double membrane.

3. La paroi primaire d'une cellule végétale :

- a. est imperméable ;
- b. est surtout composée de protéines ;
- c. est tendue par la pression de turgescence ;
- d. est surtout composée de polysaccharides.

4. Les métabolites secondaires :

- a. sont peu importants pour les plantes ;
- b. sont très importants pour les plantes ;
- c. régulent le métabolisme ;
- d. sont des déchets du métabolisme.

Corrigés p. 208

Exercices

Corrigés p. 208

- 1 Définissez les végétaux par des critères ne relevant pas de leur plan d'organisation ni d'exemple d'organismes.
- 2 Comment s'appelle la molécule formant le bois des végétaux ? Quelle est sa nature et où est-elle localisée ?
- 3 Quels sont les différents niveaux d'organisation d'une plante ?

Structure et développement de l'appareil végétatif des Angiospermes

Pour bien démarrer

Plusieurs réponses peuvent être exactes.

1. Le bois :

- a. comporte une grande majorité de cellules mortes ;
- b. correspond aux tissus qui conduisent la sève élaborée, riche en sucres ;
- c. n'est pas présent chez les Monocotylédones ;
- d. tient sa rigidité de la présence de lignine.

2. Comment s'appellent les tissus contenant les cellules totipotentes des plantes ?

- a. les bourgeons ;
- b. les parenchymes ;
- c. les méristèmes ;
- d. les calcs.

3. Les nervures des feuilles sont :

- a. des armatures qui leur permettent de rester bien exposées à la lumière ;
- b. des tissus conducteurs de sève qui apportent l'eau et les minéraux du sol ;
- c. des défenses toxiques qui protègent la feuille contre les herbivores ;
- d. des tissus conducteurs de sève qui exportent les sucres de la photosynthèse vers le reste de la plante.

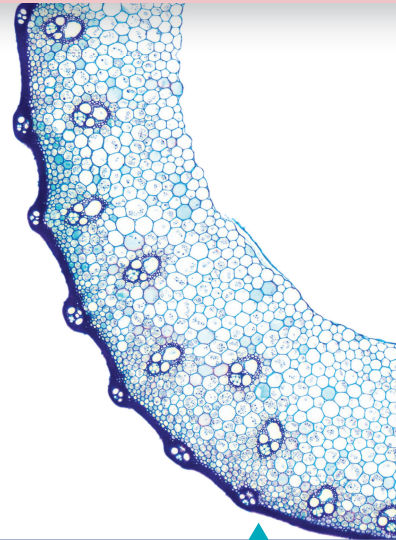
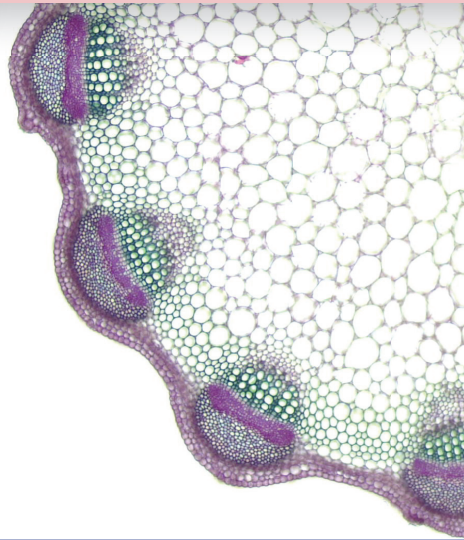
Réponses page 208

Objectifs de ce chapitre

- Décrire la mise en place de l'appareil végétatif d'une plante.
- Déterminer les principaux tissus des plantes sur une coupe transversale.

CHAPITRE

2



Une prairie mêle de nombreux végétaux comme le trèfle et des graminées appartenant à deux groupes différents de plantes à fleurs : les Eudicotylédones et les Monocotylédones. Leurs appareils végétatifs portent les trois mêmes organes tiges, feuilles et racines, avec une morphologie et une anatomie présentant similitudes et différences comme le révèlent les micrographies de coupes transversales de leurs tiges. Ce chapitre fournit les éléments structuraux permettant de répondre à l'interrogation : « Comment se déroule l'édification de l'appareil végétatif d'une Angiosperme ? »

1 L'appareil végétatif d'une Angiosperme



■ Un chemin de campagne bordé de végétaux Angiospermes.

Observons les plantes du bord d'un chemin. On aperçoit d'abord un ensemble d'organes verts, aplatis, de formes variées. Ce sont les **feuilles**, organes spécialisés dans la collecte de la lumière et la photosynthèse (Figure 2.1). Ces feuilles sont accrochées à un axe plus ou moins dressé, la **tige**, organe spécialisé qui porte les feuilles et les expose à la lumière. Cette tige peut porter des **ramifications** qui sont aussi des tiges feuillées. L'ensemble des tiges feuillées forme l'**appareil caulinaire** (du latin *caula*, « tige »).

En extrayant délicatement cette plante du sol, on découvre, au moins en partie, son **appareil racinaire**, ensemble de **racines** ramifiées assurant la nutrition hydrominérale de la plante et son ancrage dans le sol. Les deux appareils caulinaire et racinaire forment l'**appareil végétatif** avec trois organes, tige, feuille et racine, réitérés un grand nombre de fois tout au long de la vie de la plante. Quand celle-ci passe à l'état reproducteur, un **appareil reproducteur** composé de nouveaux organes est mis en place (chapitre 4).

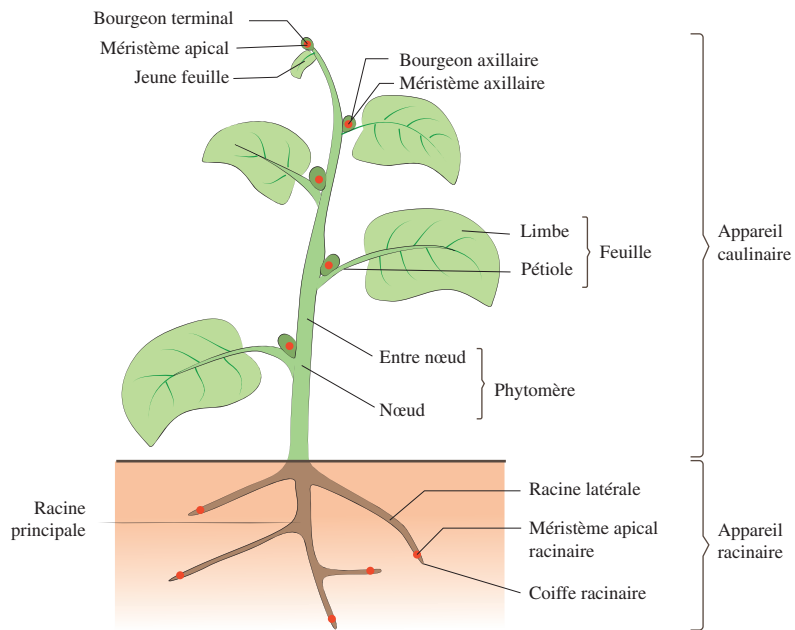
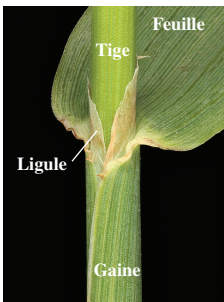


Figure 2.1
L'appareil végétatif d'une plante Angiosperme.

Nombre, forme et disposition des organes de l'appareil végétatif varient beaucoup selon l'espèce et son environnement. Les arbres et les petites plantes du bord du chemin suivent cependant le même **plan d'organisation** d'un axe polarisé tige feuillée-racine, souvent ramifié. Les plantes ligneuses comme les arbres et les buissons vivent plusieurs années protégées par une écorce épaisse et accumulant du bois qui les renforce. Les plantes herbacées n'ont que peu ou pas de bois et d'écorce. Leur durée de vie est plus courte, souvent d'un ou deux ans, une plante herbacée pouvant vivre plusieurs années grâce à ses organes souterrains.



■ Un grand chêne élabore plus de 100 000 feuilles chaque année, soit environ 400 m² dédiés à la collecte de la lumière pour la photosynthèse.



■ La gaine d'une feuille d'une Poacée (Monocotylédone).



■ Une plante à port en rosette, le plantain, s'allonge lorsque son appareil reproducteur se forme.

1.1 Le plan d'organisation d'une Angiosperme

1.1.1 La tige feuillée et l'appareil caulinaire

L'observation montre la disposition régulière des feuilles le long de la tige, c'est la **phylloxtaxie** (du grec *taxis*, « disposition »). Le **nœud** est le point d'attache d'une feuille et l'**entrenœud** l'espace entre deux nœuds. La figure 2.1 montre une phylloxtaxie **alterne**, avec une feuille à chaque nœud et la feuille suivante orientée à 180° de la précédente. La phylloxtaxie peut aussi être **opposée** (deux feuilles à chaque nœud), **verticillée** (trois feuilles ou plus à chaque nœud) ou **spiralee**.

Les feuilles ont une croissance limitée. Elles sont parcourues par un réseau de **nervures** dans lesquelles circulent les sèves. Leur grande surface favorise la collecte de la lumière et la **photosynthèse** mais aussi la perte d'eau par **transpiration**, phénomène impliqué dans la circulation des sèves. Elles peuvent être simples avec un seul limbe, ou composées de plusieurs **folioles**. Leur bordure peut être entière ou échancrée, lisse ou couverte de poils. Les feuilles sont reliées à la tige par un **pétiole** ou, chez plusieurs familles de Monocotylédones, par une **gaine**. Phylloxtaxie et forme des feuilles participent à la reconnaissance des espèces, variant parfois selon le stade de développement et la nutrition de la plante (houx, lierre, etc.).

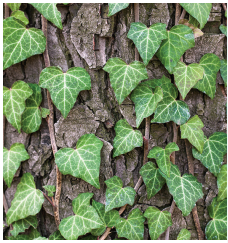
La partie la plus jeune de la tige est à l'**apex** (du latin *apex*, « sommet »), son extrémité terminale. C'est à cet endroit qu'apparaissent les nouvelles feuilles. L'extrémité apicale de la tige comprend en général un **bourgeon apical**, tige miniature, à entrenœuds très courts, recouverte des dernières feuilles formées. Des **bourgeons axillaires** sont situés à l'aisselle de chaque feuille. La tige est donc constituée de la répétition de **phytomères** associant un nœud avec feuille et bourgeon axillaire, et un entrenœud (Figure 2.1). Elle s'allonge à la fois par la production de nouveaux phytomères à son extrémité et par l'allongement des entrenœuds.

La ramification d'une tige se fait à partir d'un bourgeon axillaire à l'aisselle d'une feuille, que celle-ci soit encore présente ou ait déjà disparu. De nombreux paramètres endogènes et environnementaux conditionnent le degré de ramification d'une plante (section 1.3).

L'architecture globale de l'appareil caulinaire dépend de nombreux paramètres qui, ensemble, définissent le **port** de la plante : le nombre et la taille des phytomères, le nombre de ramifications, leur disposition le long de la tige et leur orientation. Le port d'une plante reflète sa stratégie d'occupation de l'espace, en lien avec la collecte de la lumière et la photosynthèse. Ce caractère, lié au patrimoine génétique, est aussi influencé par l'environnement.

Certaines plantes ne semblent pas avoir de tige quand elles sont à l'état végétatif, toutes leurs feuilles semblant insérées au même niveau. Ces plantes sont dites **en rosette**. Elles ont une tige mais avec des entrenœuds très courts.

Les termes **arbre**, **arbuste**, **liane**, **buisson** qualifient différents ports des plantes ligneuses, selon que les ramifications se situent plutôt en haut ou en bas de la tige principale et que celle-ci atteigne ou pas une grande hauteur. Une grande diversité de ports existe aussi chez les plantes herbacées, tels que les **ports érigés**, **en rosette**, **en touffe**, **en tapis**, **grimpant**, etc.



■ *Le lierre a un port grimpant grâce à ses racines crampons adventives qui l'accrochent à son support, ici un tronc d'arbre, ailleurs un mur.*

1.1.2 La racine et l'appareil racinaire

Une racine est un organe allongé qui grandit en continu par son extrémité terminale et qui, à la différence des tiges, ne forme pas d'organes latéraux à des positions prédéterminés mais se ramifie à différents endroits en racines latérales plus petites (on dit aussi racines secondaires) qui peuvent se ramifier à leur tour.

La plupart des Angiospermes ont un appareil racinaire de type **pivot**, avec une racine principale issue de la radicule de l'embryon. Cette racine principale se développe en longueur et en épaisseur. Elle se ramifie aussi en racines latérales plus fines (Figure 2.2A).

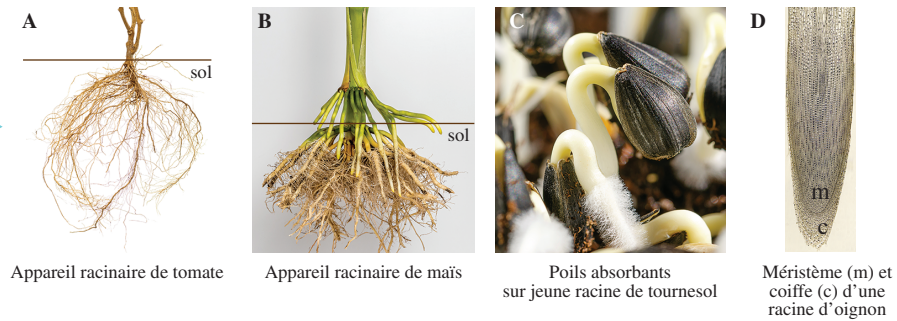


Figure 2.2
Appareils racinaires d'Angiospermes.

Chez certaines plantes, dont beaucoup de Monocotylédones, l'appareil racinaire issu de la racine principale ne se développe que pendant quelques semaines au plus. De nouvelles racines **adventives** (du latin *advenire*, « arriver ») se développent ensuite sur les premiers nœuds de la tige. Elles forment un **appareil racinaire fasciculé**, c'est-à-dire un faisceau de racines de tailles comparables partant de la base de la tige (Figure 2.2B). Dans un **appareil racinaire traçant**, les racines latérales se développent davantage que la racine principale, de manière horizontale, proche de la surface du sol (ex. : peuplier, saule).

À quelques millimètres de l'extrémité des jeunes racines, une zone de quelques millimètres se distingue par la présence de nombreux poils blancs (Figure 2.2C). Ce sont les **poils absorbants**, excroissances des cellules du rhizoderme qui offrent une très grande surface d'échange avec la solution du sol. La zone des poils absorbants se renouvelle au cours de la croissance de la racine.

L'extrémité d'une racine en croissance constitue la coiffe racinaire (Figure 2.2D). Elle protège la pointe de la racine lors de sa croissance dans le sol. Les cellules de la coiffe, en renouvellement rapide, sécrètent des polysaccharides visqueux, qui gonflent au contact de l'eau, les **mucilages**. Ils facilitent la pénétration des racines entre les particules du sol, et font adhérer ces particules aux racines, formant ainsi la **rhizosphère**, zone du sol au contact des racines.

Les racines des plantes s'allongent et se ramifient pendant que d'autres meurent. Le sol est parcouru en permanence par de nombreuses jeunes racines qui sécrètent des molécules qui structurent le sol, nourrissent et influencent les micro-organismes de la rhizosphère, le **microbiome racinaire** (chapitre 5).



■ *La rhizosphère d'un pied d'épinard.*

1.2 Initiation et élongation des organes végétaux

1.2.1 Les méristèmes primaires

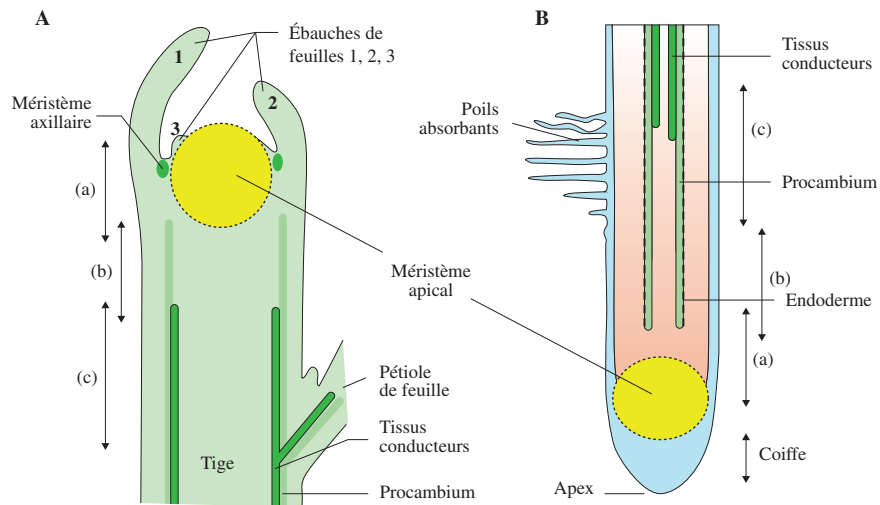
Les points de croissance aux apex des tiges et des racines des Angiospermes sont des **méristèmes primaires** (du grec *meristos*, « divisé », Figure 2.3). Ces structures réunissent au plus quelques centaines de petites cellules non différenciées, peu vacuolisées, isodiamétriques, à paroi primaire et avec un gros noyau. Les méristèmes primaires abritent une population de **cellules souches totipotentes** dont les divisions cellulaires contribuent à la fois à :

- l'**auto-entretien** du méristème, c'est-à-dire au maintien de la population de cellules souches à divisions très lentes tout au long de la vie de la plante ;
- l'**organogenèse**, c'est-à-dire à la formation des nouveaux organes végétatifs puis des organes reproducteurs à partir des cellules dont les divisions rapides repoussent en continu de nouvelles cellules à l'extérieur du méristème.

Les méristèmes fonctionnent tout au long de la vie de la plante, qu'elle vive moins d'un an comme le blé ou plus de 2 000 ans comme un séquoia géant. Ce fonctionnement continu comporte des périodes de **dormance** des méristèmes lors de saisons défavorables, froides ou sèches.

- Le **méristème apical de la tige** forme un dôme à l'extrémité du bourgeon apical (Figure 2.3A). Les cellules de sa périphérie sont à l'origine de la formation périodique de feuilles qui apparaissent sous forme d'**ébauches** dès la sortie du méristème. Elles conservent chacune à leur aisselle un **méristème axillaire** qui sera éventuellement par la suite à l'origine d'une ramification de la tige. Les cellules de la partie basale forment les **tissus centraux de la tige**.

Les Poacées ont à chaque nœud de leurs tiges un **méristème intercalaire** qui contribue par ses divisions cellulaires à l'allongement rapide des entrenœuds en complément de l'élongation cellulaire. Les bambous montrent ainsi des vitesses d'allongement très élevées, jusqu'à $1 \text{ m} \cdot \text{jour}^{-1}$.



(a) Zone de division cellulaire. (b) Zone d'élongation cellulaire. (c) Zone de différenciation cellulaire.

Figure 2.3 Organisation d'une jeune tige (A) et d'une jeune racine (B).