

CHAPITRE 36

Morphologie des plantes

Aperçu du chapitre

- 36.1 Organisation générale de la plante : vue d'ensemble
- 36.2 Les tissus de la plante
- 36.3 Les racines, structures d'ancrage et d'absorption
- 36.4 Les tiges, supports des organes aériens
- 36.5 Les feuilles, sièges de la photosynthèse



Introduction

Bien que les ressemblances entre un cactus, une orchidée et un arbre puissent ne pas paraître évidentes au premier abord, la plupart des plantes possèdent une même structure de base. Cette unité se reflète dans la façon dont les plantes sont constituées, croissent, produisent et transportent leurs aliments ou encore contrôlent leur développement. Le présent chapitre pose la question de savoir comment une plante vasculaire est construite. On s'intéressera particulièrement à la diversité des cellules, des tissus et des organes constitutifs d'une plante adulte. Les tiges et les racines, qui confèrent à la plante adulte son architecture distincte au-dessus et en dessous de la surface du sol, sont le résultat d'un plan de base élaboré au cours de l'embryogenèse, processus qui sera étudié en détail au chapitre suivant.

36.1 Organisation générale de la plante : vue d'ensemble

Objectifs

1. Décrire les fonctions des trois types de tissus d'une plante
2. Expliquer pourquoi les méristèmes sont essentiels après la germination
3. Comparer les origines des croissances primaire et secondaire

On a vu, aux chapitres 30 et 31, la grande diversité du règne végétal, non seulement au niveau de ses embranchements mais même au sein des espèces. Les premières plantes vasculaires, dont bon nombre ont disparu, ne présentaient pas une différenciation claire d'organes spécialisés tels que racines et feuilles.

La présence de tels organes chez les plantes vasculaires modernes reflète une spécialisation accrue, liée particulièrement aux exigences de la vie terrestre. L'obtention d'eau par exemple, représente un défi majeur, et les racines sont adaptées à l'absorption de l'eau du sol. Feuilles, racines, branches et fleurs varient en taille et en nombre d'une plante à l'autre ; le développement de la forme et de la structure de ces organes est contrôlé précisément, même si certains aspects de ce développement sont assez flexibles. Le présent chapitre fait ressortir les aspects unificateurs de la morphologie des plantes, en utilisant les plantes à fleurs comme modèles.

Les plantes vasculaires possèdent racines et tiges

Une plante vasculaire est constituée d'un système racinaire et d'un système caulinaire (figure 36.1). C'est à leurs extrémités, dénommées **apex**, que racines et tiges croissent en longueur.

Le **système racinaire** fixe la plante dans le sol, dans lequel il pénètre et dans lequel il absorbe l'eau et les ions indispensables à la nutrition de la plante. Il s'étend souvent considérablement et les racines en croissance peuvent exercer une force considérable qui déplace la matière au cours de leur élongation. Le développement des racines, adaptation à la vie terrestre, s'est réalisé postérieurement à celui des tiges.

Le **système caulinaire** est constitué de *tiges* et de *feuilles*. Les tiges servent de charpentes pour positionner les feuilles, sièges principaux de la photosynthèse. La disposition, la taille et d'autres caractères de la feuille sont d'une importance critique pour la production de nourriture par la plante. C'est également sur la tige que sont formées les fleurs et d'autres organes reproducteurs ainsi que les fruits et les graines (la morphologie florale et la reproduction des plantes seront décrites au chapitre 41).

L'unité itérative du système caulinaire à l'état végétatif est constituée d'un nœud, d'un entre-nœud, d'une feuille et d'un bourgeon axillaire, mais ne comprend pas les structures reproductrices. Un bourgeon axillaire est un apex de tige latérale permettant à la plante de se ramifier ou de remplacer la tige principale au cas où celle-ci est par exemple mangée par un herbivore. Les bourgeons axillaires végétatifs ont la capacité de remplacer la tige principale. Lorsque la plante passe à la phase du développement reproducteur, ses bourgeons axillaires peuvent produire des fleurs ou des inflorescences.

Racines et tiges sont constituées de trois types de tissus

Les divers types de cellules des plantes se distinguent par la taille de leurs vacuoles, par le fait qu'elles meurent ou non à maturité et par l'épaisseur de leurs parois celluliques, un caractère propre aux cellules végétales (voir la description de la structure cellulaire au chapitre 4). Certaines cellules possèdent uniquement une paroi primaire faite de cellulose. La cellulose est synthétisée au niveau de la membrane plasmique et rejetée, au fur et à mesure de sa polymérisation, sur la face externe de la membrane ; la disposition des fibres celluliques déposées à l'extérieur de la cellule est parallèle à celle de microtubules disposés tangentielle-ment sur la surface interne de la membrane plasmique (figure 36.2a). Les cellules qui soutiennent la plante possèdent des parois renforcées par des

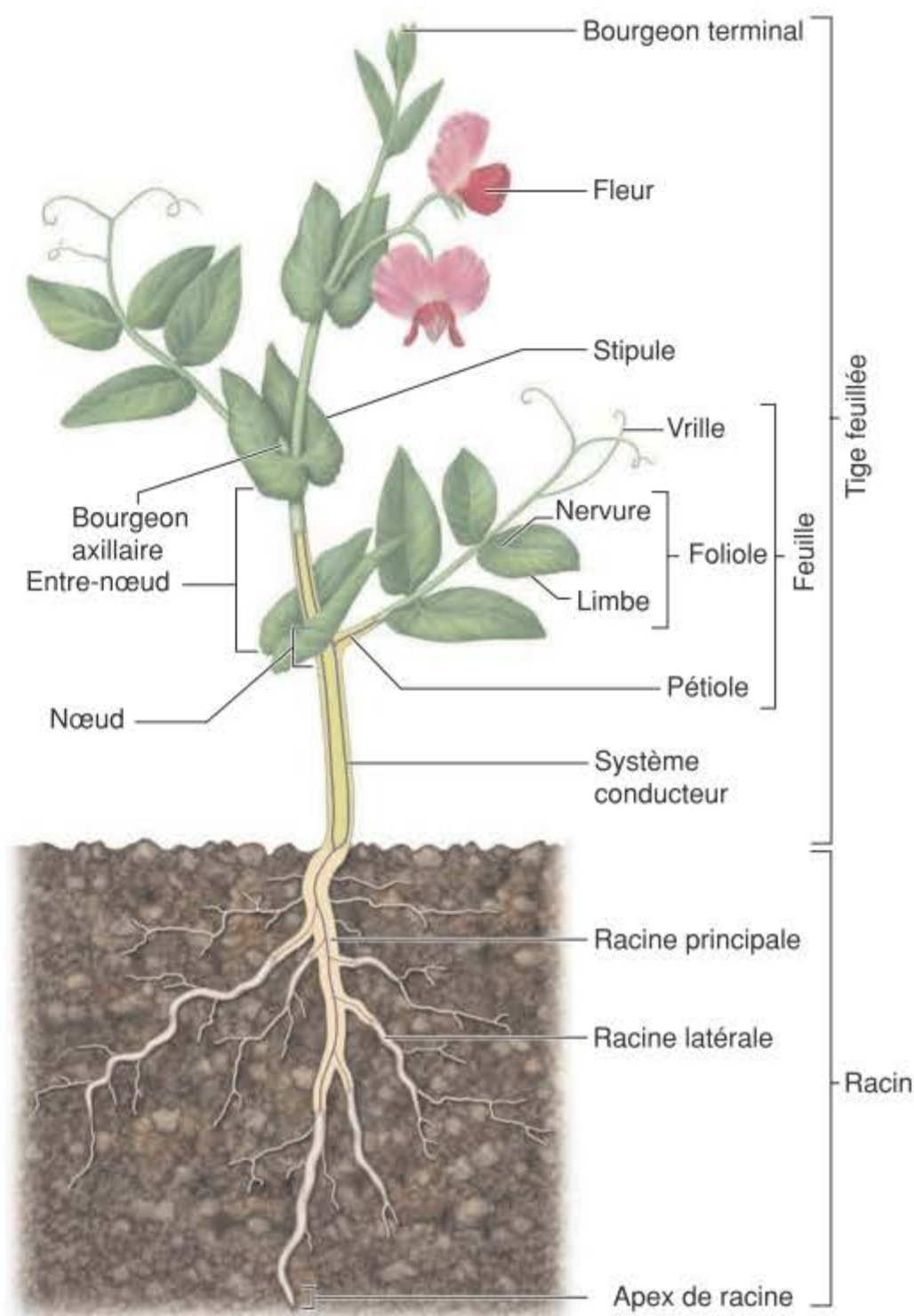


Figure 36.1 Structure schématique d'une plante. Des ramifications des systèmes racinaire et caulinaire créent l'architecture de la plante. Les racines et les tiges possèdent un apex qui assure leur croissance. Les feuilles se forment au niveau des nœuds de la tige, qui possèdent également un bourgeon axillaire ; celui-ci peut rester à l'état dormant, ou se développer en rameau ou en fleur. Une feuille peut être simple ou divisée en plusieurs parties (comme sur la figure). Racines, tiges et feuilles sont interconnectées par un tissu conducteur.

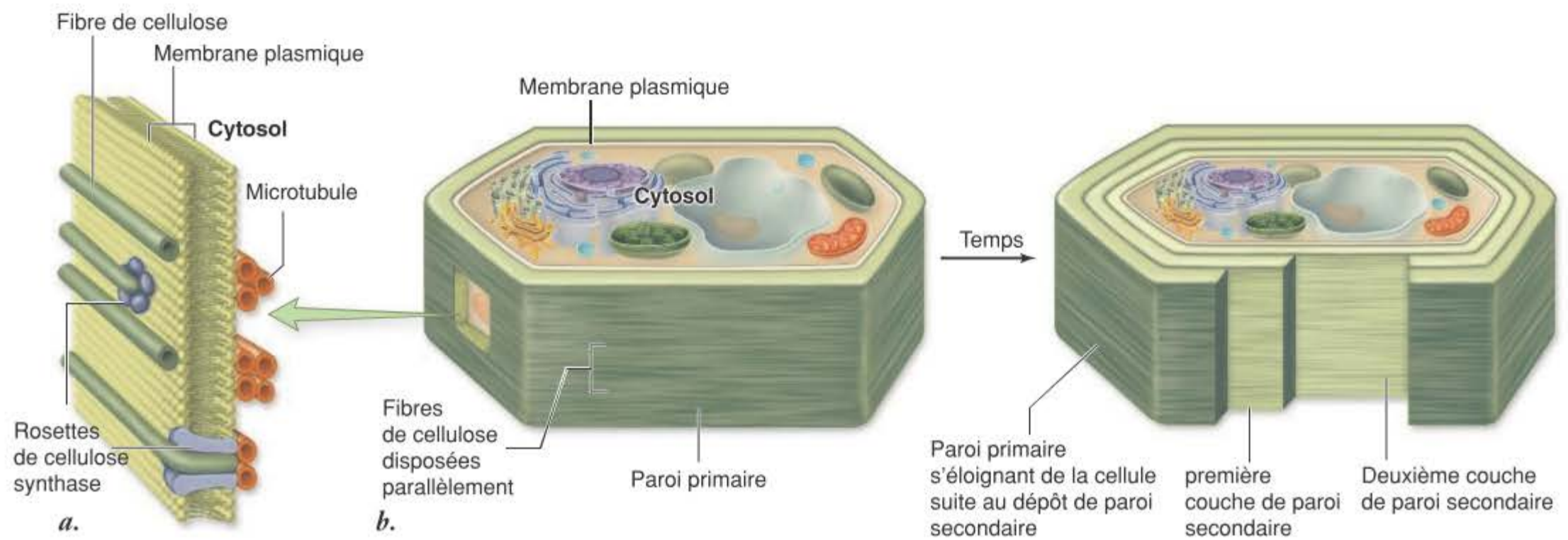


Figure 36.2 Synthèse de la paroi cellulaire des plantes. *a.* La cellulose est un polymère du glucose synthétisé au niveau de rosettes de cellulose synthase situées dans la membrane plasmique. Les fibres de cellulose sont déposées à la surface externe de la membrane, parallèlement à des microtubules disposés à la surface interne de la membrane. Dans les parois de certaines cellules, diverses substances s'intègrent aux fibres de cellulose, renforçant la paroi ou l'imperméabilisant. *b.* Certaines cellules sécrètent des couches supplémentaires de cellulose, ce qui augmente la résistance mécanique de la paroi ; puisque ces nouvelles couches de cellulose sont déposées à la surface externe de la membrane plasmique, les couches les plus anciennes sont éloignées de la cellule. Toutes les cellules possèdent une paroi primaire ; les couches supplémentaires de cellulose, associées à de la lignine, constituent la paroi secondaire.

couches multiples de cellulose et d'autres molécules de renforcement parmi lesquelles la lignine et la pectine. Ces couches multiples forment la paroi secondaire. Au sein de chaque couche les fibres sont disposées parallèlement, mais leur orientation change d'une couche à l'autre, comme dans du bois contre-plaqué, ce qui renforce la paroi (figure 36.2b).

Racines, tiges et feuilles comportent trois types de tissus : tissus de revêtement, fondamentaux et conducteurs ; chacun d'eux s'étend des racines aux tiges et on parle de **systèmes de tissus**. Les **tissus de revêtement**, essentiellement l'*épiderme*, forment une couche protectrice, généralement uniassiale, disposée à la surface de la plante. Les **tissus fondamentaux** exercent des fonctions de stockage, de photosynthèse et de sécrétion et forment en outre des fibres qui soutiennent et protègent la plante. Les **tissus conducteurs** transportent les fluides et les substances dissoutes au sein de la plante. Chacun de ces tissus ainsi que leurs diverses fonctions, sont décrits de manière détaillée plus loin.

La croissance est produite par les méristèmes

Lors de la germination d'une graine, seule une toute petite partie de la plante adulte est formée. Le développement ultérieur de la plante dépend de l'activité de **méristèmes** présents dans les apex des tiges et des racines ainsi que dans d'autres régions de la plante. Les cellules des méristèmes sont indifférenciées, elles peuvent se diviser indéfiniment et donner naissance aux divers types de cellules différenciées.

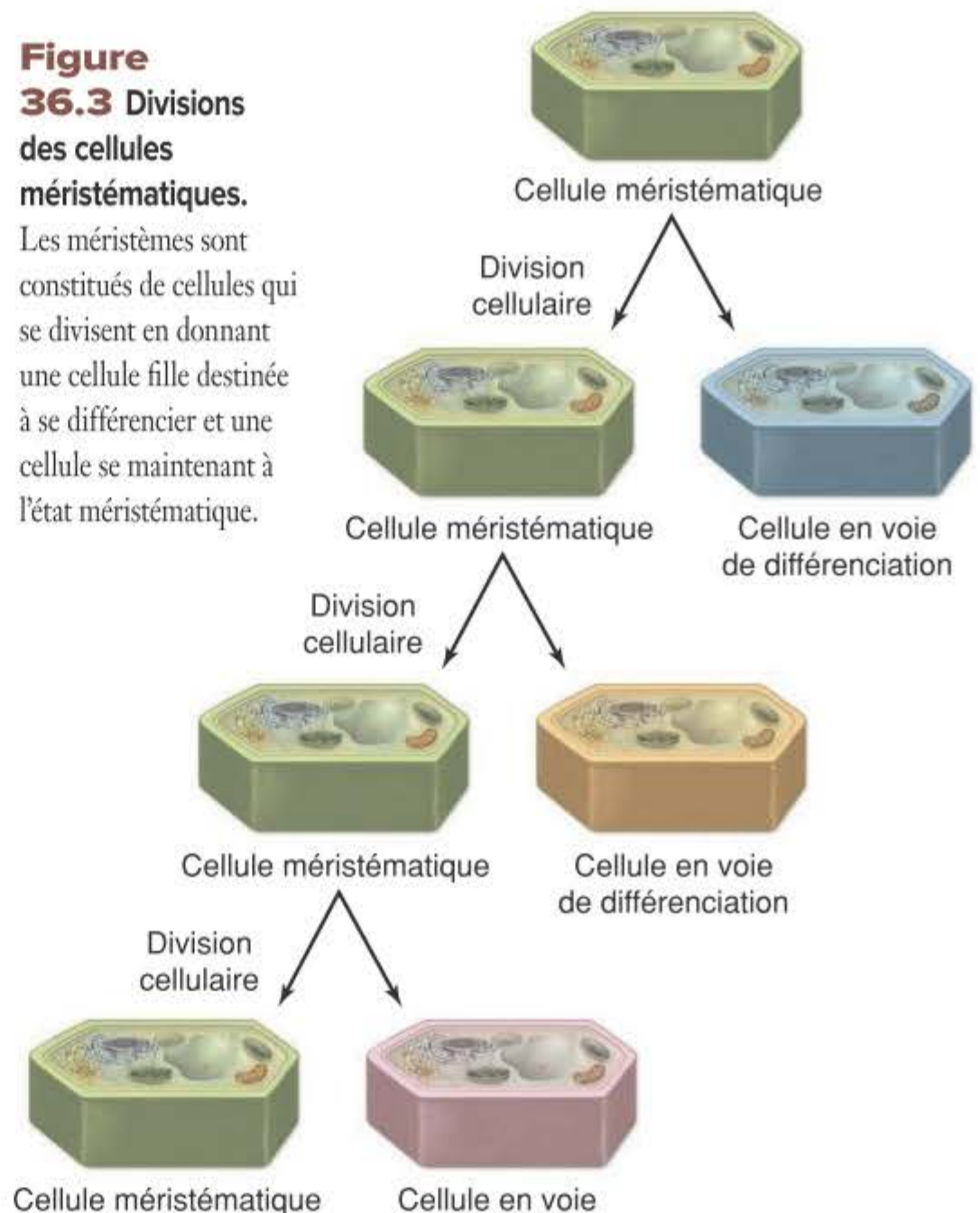
Aperçu des méristèmes

Les méristèmes sont des amas de petites cellules caractérisées par un cytoplasme dense et un noyau relativement grand par rapport à la taille de la cellule ; leur rôle est similaire à celui des cellules souches des animaux. Une cellule se divise en deux ; l'une d'elles reste méristématique, tandis que l'autre se différencie, contribuant à l'élaboration de l'organisme (figure 36.3). La population de cellules méristématiques est ainsi constamment maintenue. Les données de génétique moléculaire sou-

tiennent l'hypothèse que les cellules souches animales et les cellules méristématiques végétales partagent certaines voies d'expression des gènes ; c'est ainsi que toutes deux disposent du gène *Retinoblastoma*, qui détermine si une cellule doit continuer à se diviser ou se différencier. L'allongement des racines de même que celui des tiges résulte de divisions cellulaires répétées et de l'élongation des nouvelles cellules pro-

Figure 36.3 Divisions des cellules méristématiques.

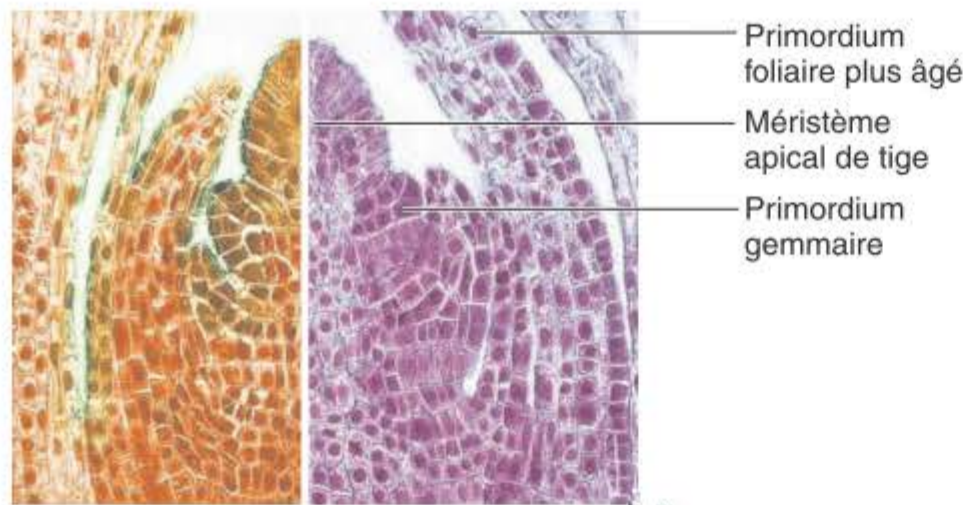
Les méristèmes sont constitués de cellules qui se divisent en donnant une cellule fille destinée à se différencier et une cellule se maintenant à l'état méristématique.



duites par les **méristèmes apicaux**. Dans les plantes ligneuses l'accroissement du diamètre des tiges et des racines est assuré par des **méristèmes latéraux**.

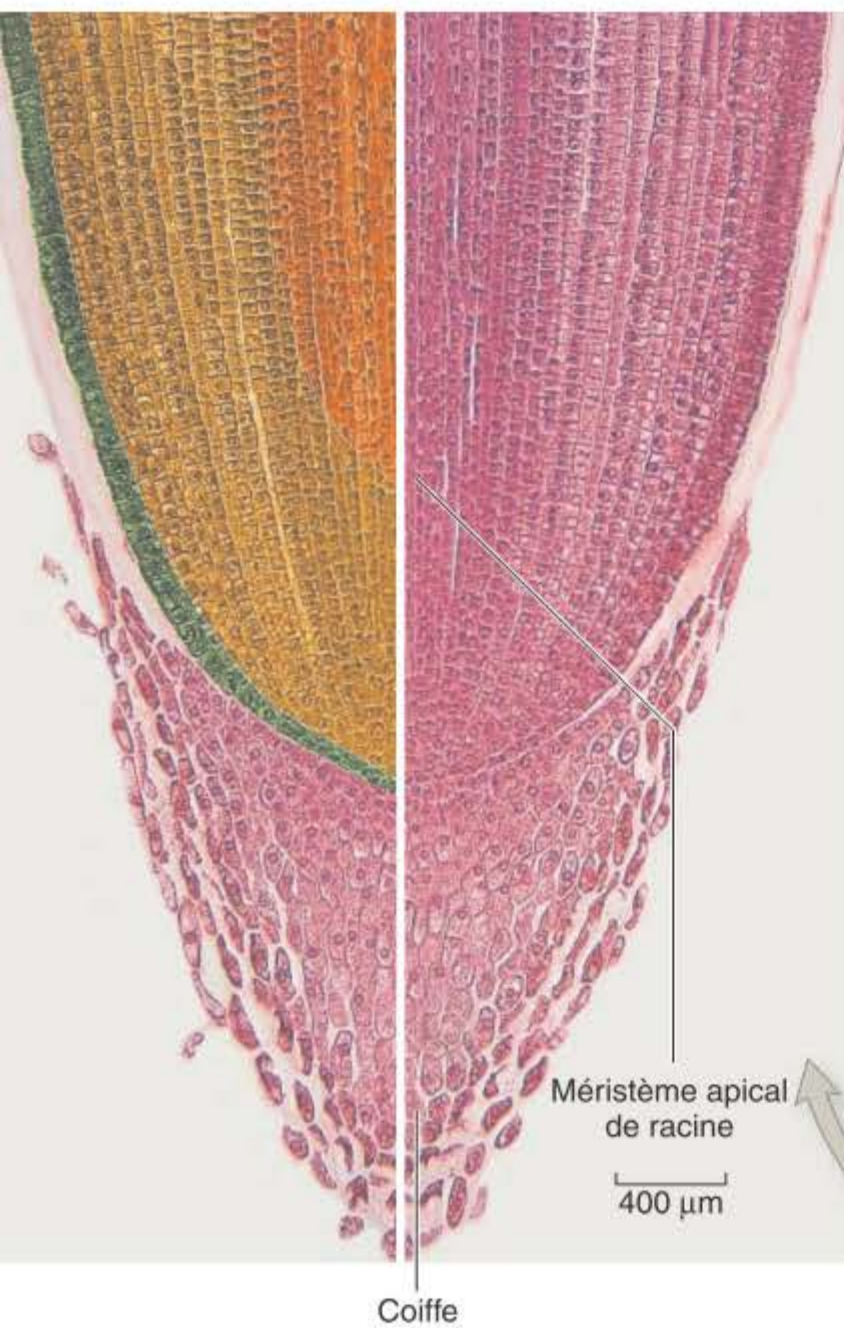
Les méristèmes apicaux

Les méristèmes apicaux sont situés au sommet des tiges et des racines (figure 36.4). Durant les périodes de croissance, leurs cellules se divisent, produisant constamment de nouvelles cellules. Les tissus qui en dérivent sont appelés **tissus primaires** et l'élongation de la tige et de la racine



- Tissu de revêtement
- Tissu fondamental
- Tissu conducteur

20×



Méristème apical de racine

400 µm

Coiffe



donne naissance à la **structure primaire de la plante**, qui comprend les parties jeunes et tendres des tiges et des racines des arbres et arbustes, ou l'ensemble de la plante dans d'autres cas.

Les méristèmes apicaux des tiges et des racines sont formés de cellules fragiles qui doivent être protégées (voir figure 36.4). Le méristème apical de la racine est protégé par la coiffe, dont on décrira l'anatomie dans la section 36.3. Les cellules de la coiffe sont produites par le méristème de la racine ; elles sont rapidement éliminées et remplacées par de nouvelles cellules au fur et à mesure de la progression de la racine dans le sol. Le méristème apical de la tige quant à lui, particulièrement sensible à la dessiccation par le fait qu'il est exposé à l'air et au soleil, est protégé par une couverture de primordiums foliaires.

Le méristème apical donne naissance à trois types de tissus embryonnaires en initiant des **méristèmes primaires**. Les trois méristèmes primaires sont (1) le **protoderme**, qui forme l'épiderme, (2) le **procambium**, producteur des tissus conducteurs primaires (xylème primaire pour le transport de l'eau et des ions minéraux, phloème primaire pour le transport des métabolites) et (3) le **méristème fondamental**, qui donne naissance aux tissus fondamentaux. Certaines plantes, telles que les prêles ou le maïs, développent des **méristèmes intercalaires** au niveau des entre-nœuds de la tige (espaces de la tige situés entre deux feuilles), responsables d'une élongation supplémentaire des entre-nœuds. En longeant un champ de jeunes maïs (d'une taille de 50 cm environ) durant une nuit d'été calme, on peut entendre comme de petites explosions ; ce bruit est causé par la croissance rapide des méristèmes intercalaires. La vitesse d'élongation de ces entre-nœuds est vraiment surprenante.

Les méristèmes latéraux

Nombre de plantes herbacées (par opposition aux plantes ligneuses) ne réalisent qu'une croissance primaire alors que d'autres ont également une **croissance secondaire**, qui accroît le diamètre, parfois considérablement. Ce sont des méristèmes latéraux, secondaires, qui assurent la croissance secondaire. Situés en périphérie des tiges et des racines, les méristèmes latéraux assurent l'accroissement en diamètre des gymnospermes et de la plupart des angiospermes (les monocotylées constituent une exception importante). Ces méristèmes latéraux sont formés à partir de tissus fondamentaux dérivés des méristèmes apicaux (figure 36.5).

Bien qu'une croissance secondaire assure l'augmentation du diamètre de nombreuses plantes herbacées, c'est surtout chez les plantes ligneuses, pourvues de deux méristèmes latéraux, que les effets sont remarquables. Les plantes ligneuses possèdent, juste sous leur écorce, un anneau de méristème latéral, le **phellogène** ; celui-ci produit, vers l'extérieur, les cellules de liège formant l'écorce ; vers l'intérieur il produit une assise de parenchyme secondaire, le phelloderme. Un peu plus à l'intérieur que le phellogène se trouve le **cambium**, anneau de méristème latéral responsable de la production des tissus conducteurs secondaires. Le cambium qui, dans les tiges, prend naissance entre le xylème et le phloème des faisceaux, produit du xylème secondaire vers le centre et du phloème secondaire vers l'écorce.

Le xylème secondaire est le constituant principal du bois. Le phloème secondaire ou liber quant à lui est très proche de la surface de l'organe ligneux. La décortication annulaire d'un arbre endommage le phloème secondaire et peut entraîner la mort de l'arbre. Les tissus produits par les méristèmes latéraux, c'est-à-dire la majeure partie du tronc, des branches et des racines des arbres et arbustes, sont dits **tissus secondaires**, dont l'ensemble constitue la **structure secondaire** de la plante.

Figure 36.4 Méristèmes apicaux. Les méristèmes apicaux des tiges et des racines font croître la plante au-dessus et sous le sol. Le méristème de tige, fragile, est protégé par des primordiums foliaires ; le méristème de racine produit une coiffe protectrice ainsi que de nouveaux tissus racinaires.

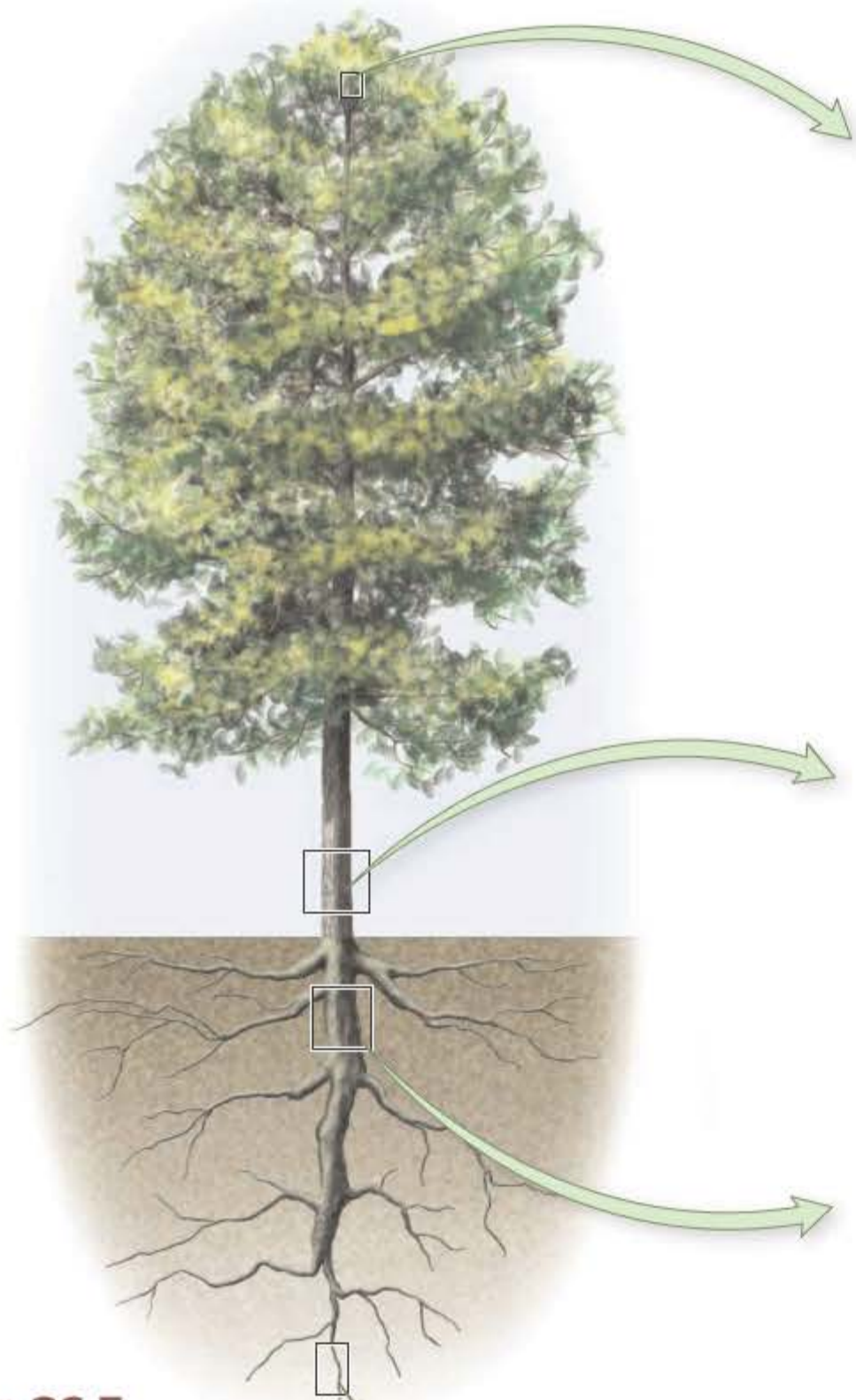
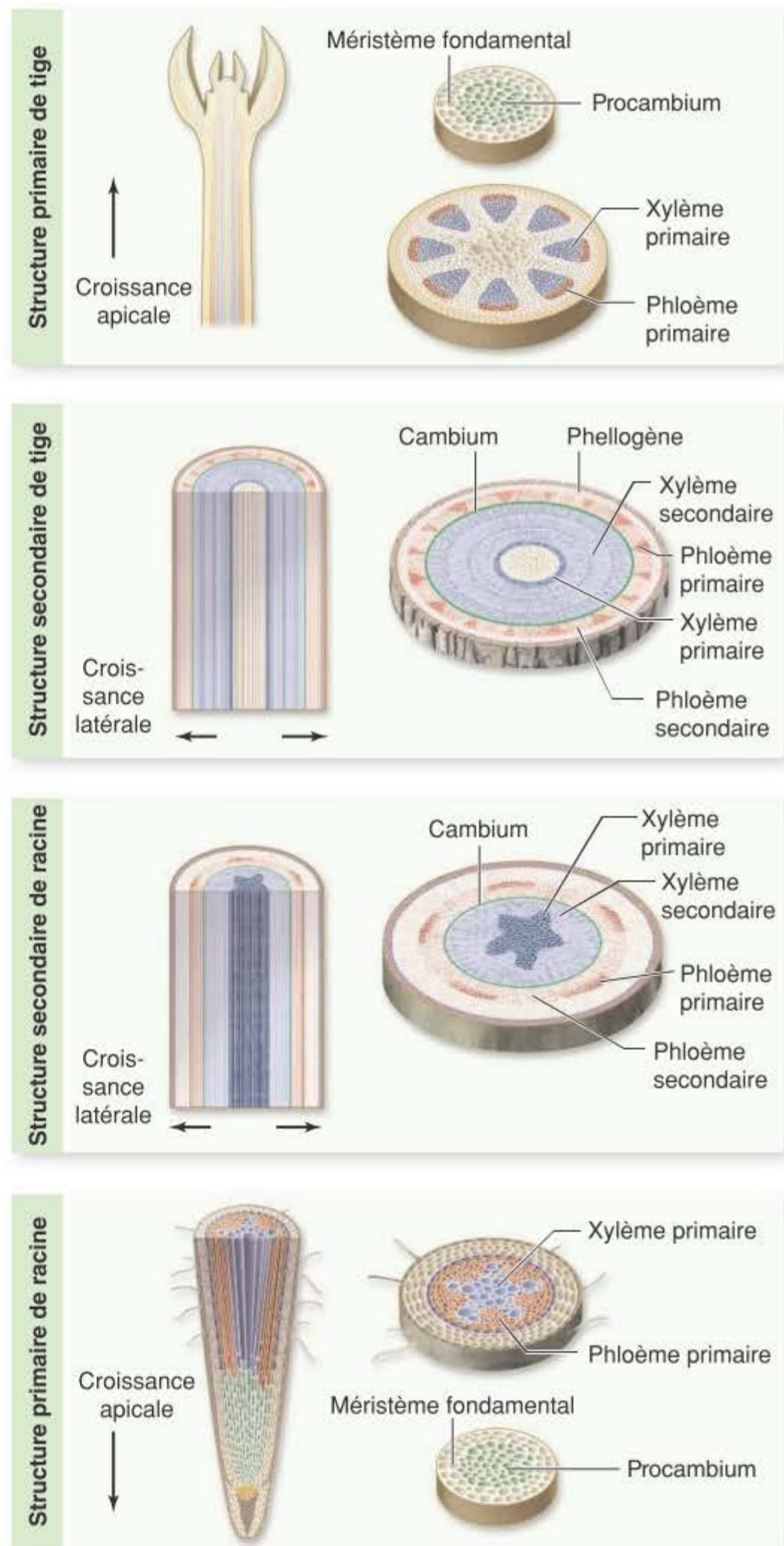


Figure 36.5
Méristèmes apicaux et latéraux.

Les méristèmes apicaux produisent la structure primaire de la plante. Certaines plantes forment des méristèmes latéraux, secondaires, responsables de l'accroissement du diamètre des tiges et des racines. Cette croissance est dite secondaire car les méristèmes latéraux qui la produisent n'ont pas été produits directement par un méristème apical. Les plantes ligneuses possèdent deux types de méristèmes latéraux ; le cambium, qui produit le xylème secondaire et le phloème secondaire, et le phellogène, qui contribue à la formation de l'écorce.



Synthèse 36.1

Le système racinaire ancre la plante dans le sol et absorbe eau et éléments minéraux, tandis que le système caulinaire, constitué des tiges, feuilles et fleurs, réalise la photosynthèse et la reproduction sexuée. Les trois types de tissus des tiges et des racines sont les tissus fondamentaux, conducteurs et de revêtement. La croissance primaire est assurée par les méristèmes apicaux des tiges et des racines ; la croissance secondaire est assurée par les méristèmes latéraux ou secondaires, périphériques, qui accroissent le diamètre des tiges et des racines.

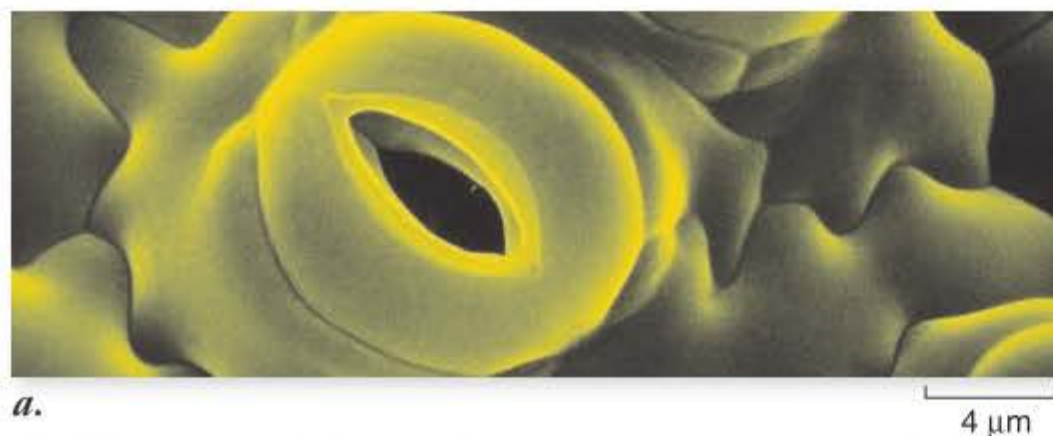
- Comparer les localisations et les fonctions des différents méristèmes d'une tige de plante ligneuse.

36.2 Les tissus de la plante

Objectifs

1. Nommer les trois types de cellules des tissus fondamentaux et décrire leurs fonctions
2. Décrire la structure et les fonctions du xylème et du phloème

Les trois systèmes de tissus se distinguent par des types cellulaires hautement différenciés en relation avec la fonction du tissu. Chaque type de



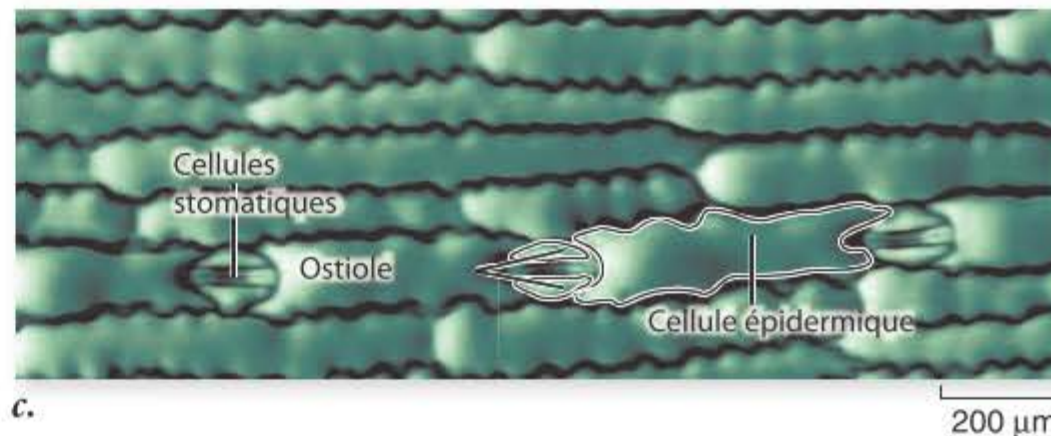
a.

4 μm



b.

200 μm



c.

200 μm

tissu est composé de différents types de cellules. On considérera ci-dessous la structure et la fonction des cellules végétales.

Le tissu de revêtement forme une interface protectrice avec le milieu extérieur

Le tissu de revêtement dérivé de l'embryon ou d'un méristème apical constitue l'**épiderme** ; dans la partie racinaire l'épiderme est nommé **rhizoderme**. Il est formé dans la plupart des cas d'une seule assise de cellules qui protègent la plante en surface. Dans les régions caulinaires jeunes de la plante, l'épiderme est recouvert d'une mince pellicule de **cutine**, formant la **cuticule** ; chez certaines plantes, comme les succulentes des déserts, plusieurs couches de cire peuvent s'ajouter à la cuticule, réduisant les pertes d'eau et protégeant la plante des rayons ultraviolets. L'écorce des arbres contient du tissu de revêtement.

Les **cellules épidermiques**, formées à partir du protoderme, couvrent entièrement la structure primaire de la plante ; elles comprennent divers types de cellules spécialisées, en particulier les *cellules stomatiques* et des *trichomes* pour les tiges et les feuilles et les poils absorbants pour les racines.

Les cellules stomatiques

Les cellules stomatiques, encore appelées cellules de garde, en forme de reins, sont disposées par paires de part et d'autre d'une ouverture de l'épiderme appelée ostiole, l'ensemble constituant un stomate. Contrairement aux autres cellules épidermiques, les cellules stomatiques contiennent des chloroplastes.

Les stomates sont présents dans les épidermes des feuilles (figure 36.6a) ainsi que, parfois, dans d'autres épidermes tels que ceux des tiges ou des fruits. Les stomates ont une double fonction : l'échange d' O_2 et de CO_2 à travers les stomates est essentiel pour la photosynthèse ; de plus, la diffusion de vapeur d'eau se fait quasi exclusivement par les stomates, ce qui permet le transport d'eau et de sels minéraux depuis le sol jusqu'aux feuilles.

Le nombre de stomates par centimètre carré de surface foliaire varie de zéro à 60 000. De nombreuses plantes possèdent plus de stomates sur l'épiderme foliaire abaxial que sur l'épiderme adaxial, ce qui minimise les déperditions d'eau. Certaines plantes ne portent des stomates que sur

Figure 36.6 Les stomates. a. Un stomate est constitué de deux cellules stomatiques séparées par un espace appelé ostiole, dont le degré d'ouverture est régulé par les cellules stomatiques. Les stomates sont distribués régulièrement dans l'épiderme des monocotylées et dans celui des eudicotylées, mais les types de répartition y sont sensiblement différents. b. Stomates d'une feuille de pois (eudicotylée) distribués en ordre dispersé. b. Stomates d'une feuille de maïs (monocotylée) espacés à équidistance le long de rangées parallèles. Ces photos illustrent aussi la variété de forme des cellules épidermiques : rectangulaire chez le maïs, sinuose irrégulière chez le pois.

l'épiderme abaxial, tandis que quelques autres, le nénuphar par exemple, n'en ont que sur l'épiderme adaxial, pour optimiser les échanges gazeux.

La formation de cellules stomatiques résulte d'une division cellulaire asymétrique produisant une cellule stomatique et une cellule épidermique annexe, participant au fonctionnement de la cellule stomatique. L'induction de telles divisions asymétriques, qui détermine la répartition des stomates, a intrigué les biologistes du développement (figure 36.6b, c).

Des recherches sur des mutants incapables de contrôler le positionnement de leurs stomates ont fourni des informations sur le moment de l'initiation du phénomène et sur les modes de communication intercellulaires qui déclenchent la formation des cellules de garde. C'est ainsi par exemple qu'une mutation d'*Arabidopsis* désignée « *too many mouths* » (*tmm*) perturbe le programme de division cellulaire qui maintient une certaine distance entre les stomates (figure 36.7). Des recherches à ce propos et à propos d'autres gènes impliqués dans la répartition des stomates ont révélé l'existence d'un réseau coordonné de communications intercellulaires (voir chapitre 9) ; ce réseau informe les cellules sur leur position relative par rapport aux autres cellules et détermine leur sort. Le gène *TMM* code un récepteur membranaire intervenant dans la voie de signalisation qui contrôle la division cellulaire asymétrique.

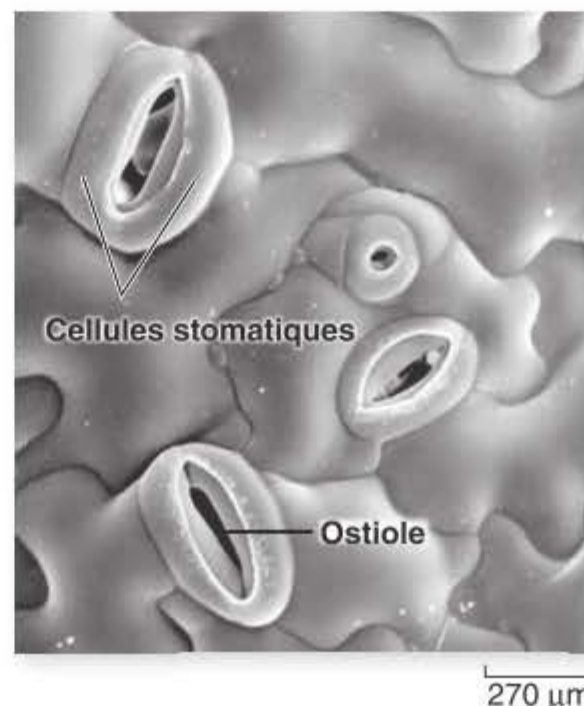
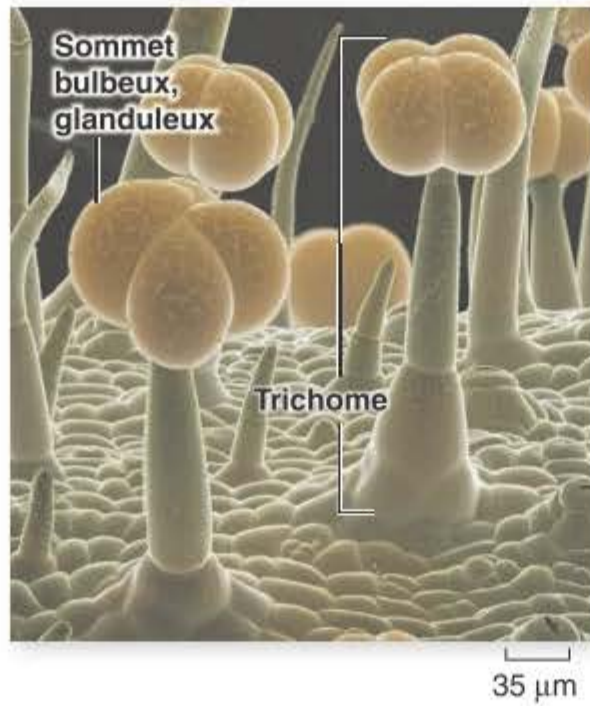


Figure 36.7 Le mutant *too many mouths*. Ce mutant d'*Arabidopsis* est dépourvu d'un signal nécessaire à l'espacement des stomates. Normalement, un stomate en voie de différenciation inhibe la différenciation en stomates des cellules voisines.

Figure 36.8

Trichomes. Ces trichomes de tomate à sommets bulbeux sont glanduleux, ils sécrètent des substances qui engluent les petits insectes.



Les trichomes

Les **trichomes** sont des excroissances de l'épiderme en forme de poils (figure 36.8) ; ils sont fréquents sur les tiges, les feuilles et les organes reproducteurs. C'est ainsi par exemple qu'une feuille tomenteuse ou laineuse est couverte de trichomes aisément observables en microscopie photonique à faible grossissement. Ces trichomes réduisent l'évaporation en recouvrant les stomates. Ils protègent également la feuille des intensités lumineuses élevées et des rayonnements ultraviolets et tamponnent les fluctuations de température.

Il existe une grande diversité de trichomes, certains sont constitués d'une seule cellule tandis que d'autres sont pluricellulaires. Certains sont glanduleux, sécrétant souvent des substances gluantes ou toxiques qui éloignent les herbivores. On a identifié des gènes régulant le développement de trichomes, tel *GLABROUS3* (*GL3*) (figure 36.9). Lorsque des protéines initiateuses de trichomes comme *GL3* atteignent une concentration critique par rapport à celle de protéines inhibitrices de la

production de trichomes, une cellule épidermique donne naissance à un trichome. Des signaux émis par ce trichome empêchent alors les cellules proches d'exprimer leurs gènes promoteurs de trichomes (voir figure 36.9).

Les poils absorbants

Les **poils absorbants** sont des cellules rhizodermiques se prolongeant en extensions tubulaires ; ils sont propres aux jeunes racines en croissance, où ils se situent dans une zone située à proximité immédiate de l'apex (figure 36.10). Puisque le poil absorbant n'est qu'une extension d'une cellule rhizodermique, il n'y a pas de paroi séparant le poil du reste de la cellule. Les poils absorbants assurent un contact intime avec les particules de sol qui les entourent, confèrent une grande surface à la racine et augmentent ainsi l'efficacité des processus d'absorption qui s'y déroulent.

Au cours de la croissance de la racine dans le sol, la longueur de la zone pilifère reste constante ; les poils absorbants les plus anciens se dégradent en effet tandis que de nouveaux poils se différencient à l'autre extrémité de la zone. C'est par les poils absorbants que s'effectue la majeure part de l'absorption d'eau et de minéraux, spécialement chez les plantes herbacées. Il y a lieu de ne pas confondre poils absorbants et racines latérales ; ces dernières sont pluricellulaires et prennent naissance dans les régions profondes de la racine.

Les premières plantes terrestres ne possédaient pas de racine, ces dernières se sont développées ultérieurement à partir de tiges. Compte tenu de leur origine commune, il n'est pas surprenant que certains des gènes nécessaires à la différenciation des trichomes et des cellules stomatiques à partir de cellules épidermiques de tiges jouent un rôle dans la différenciation des poils absorbants des racines.



Question Identifier trois caractères de tissus de revêtement adaptés à la vie terrestre ; expliquer en quoi ces caractères sont avantageux.

Figure 36.9 Répartition des trichomes. Des mutants ont révélé l'existence de gènes contrôlant l'espacement et le développement de trichomes chez *Arabidopsis*. **a.** Type sauvage. **b.** Mutant *glabrous 3* (*gl3*) incapable d'initier convenablement le développement des trichomes. **c.** Lorsqu'il y a assez de *GL3* dans une cellule et que la concentration en protéine inhibitrice de trichomes est suffisamment faible, la cellule développe un trichome ; dès que la cellule commence à se différencier, elle émet un signal aux cellules voisines inhibant leur différenciation en trichomes.

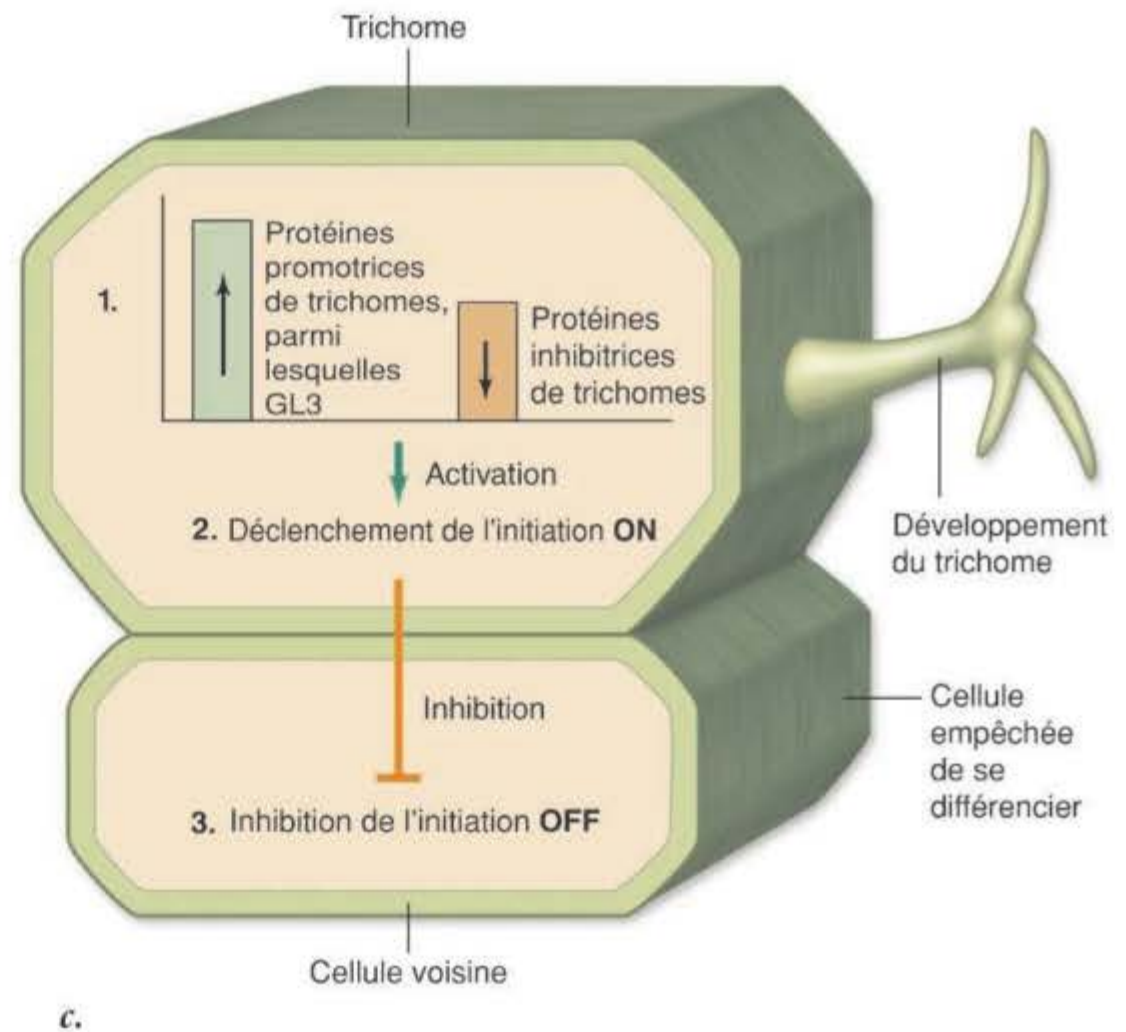
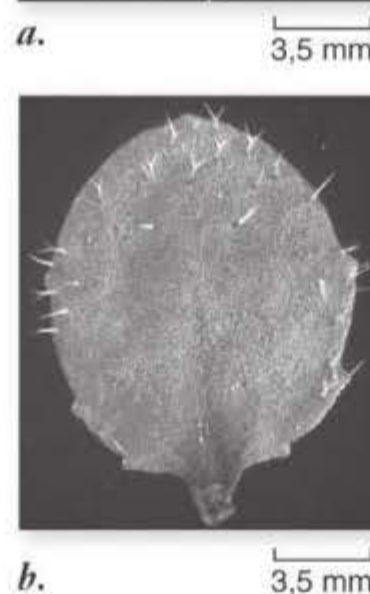
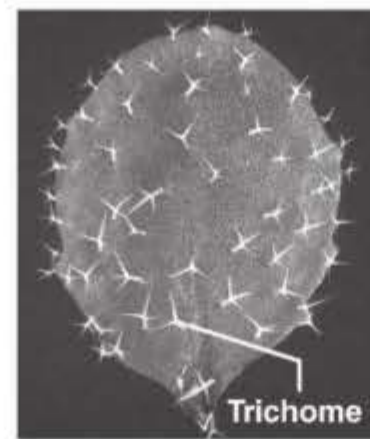




Figure 36.10 Poils absorbants. Les poils absorbants sont des cellules épidermiques qui accroissent la surface d'absorption d'eau et de sels des racines.

Les cellules des tissus fondamentaux exercent plusieurs fonctions, en particulier de stockage, de photosynthèse et de soutien

Les tissus fondamentaux consistent premièrement en *cellules de parenchyme*, responsables de stockage, de photosynthèse et de sécrétion. D'autres tissus fondamentaux, composés de *cellules de collenchyme* et de *cellules de sclérenchyme*, assurent soutien et protection.

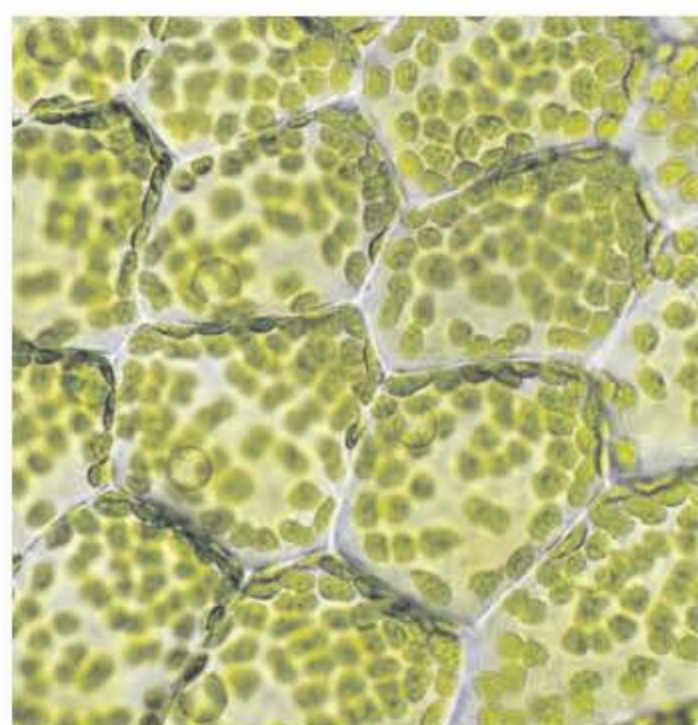
Le parenchyme

Les **cellules de parenchyme** possèdent de grandes vacuoles, des parois minces et sont initialement (mais très brièvement), plus ou moins sphériques. Ces cellules, dont le cytoplasme reste présent, se pressent les unes contre les autres peu après leur formation et acquièrent des formes variées, présentant souvent entre 11 et 17 faces à maturité.

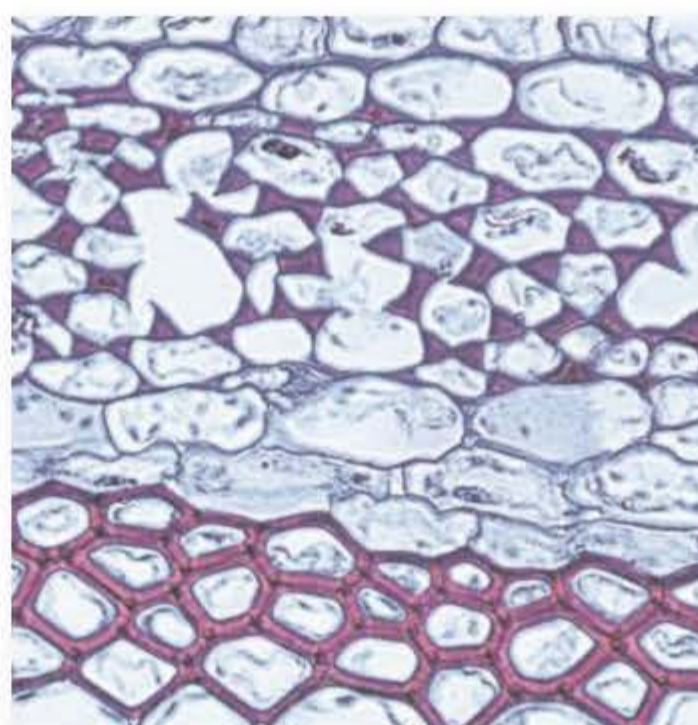
Les cellules parenchymateuses peuvent vivre plusieurs années ; dans certaines plantes, les cactus par exemple, elles atteignent plus de 100 ans. Elles ont des rôles de stockage de nutriments et d'eau, de photosynthèse et de sécrétion. Ce sont les cellules les plus abondantes des tissus primaires et elles peuvent aussi être présentes dans les tissus secondaires, bien qu'en proportions beaucoup moins importantes (figure 36.11a). La plupart des cellules parenchymateuses ne possèdent qu'une paroi primaire, c'est-à-dire qui a été formée alors que la cellule n'avait pas encore atteint la maturité. Les cellules parenchymateuses sont souvent moins spécialisées que d'autres cellules, bien que plusieurs variantes possèdent des fonctions spécifiques telles que la sécrétion de nectar ou de résines, ou l'accumulation de latex, de protéines ou de déchets du métabolisme. Certains parenchymes contiennent des chloroplastes, en particulier dans les feuilles et les parties superficielles des tiges herbacées ; on parle alors de *chlôrenchyme*.

Le collenchyme

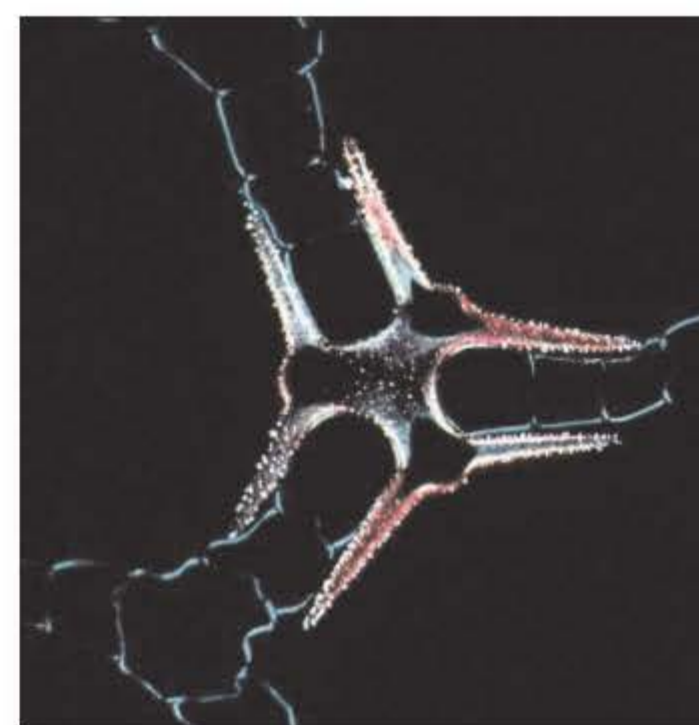
Ceux qui ont fait l'expérience de fils de céleri coincés entre leurs dents savent ce que sont les cellules de **collenchyme**, résistantes et souples. Comme les cellules parenchymateuses, les cellules collenchymateuses sont vivantes, dépourvues de paroi secondaire lignifiée et peuvent subsister de nombreuses années. Ces cellules, d'habitude légèrement allongées, ont des parois secondaires celluloseuses d'épaisseur variable (figure 36.11b) ; relativement flexibles, elles ont un rôle de soutien des organes de la plante, leur permettant de plier sans casser. Elles sont souvent disposées en cordons ou en cylindres continus sous l'épiderme des tiges ou des pétioles ou encore le long des nervures des feuilles. Ce sont principalement des cordons de collenchyme qui assurent le soutien des tiges dépourvues de croissance secondaire.



a.



b.



c.

Figure 36.11 Sections transversales de trois types de tissus fondamentaux. a. Cette section de cellules parenchymateuses ne montre que des parois primaires. b. Cette section de cellules collenchymateuses (partie supérieure de la photo) d'une jeune branche de sureau (*Sambucus* sp.) met en évidence les épaissements celluloseux dans les coins des cellules. Dans d'autres types de cellules collenchymateuses les épaissements celluloseux portent préférentiellement sur les faces parallèles à l'épiderme. c. Amas de scléréides («cellules pierreuses»), colorées en rouge dans cette préparation ; les cellules à parois minces, colorées en vert, sont parenchymateuses. Les scléréides constituent un type de cellules sclérenchymateuses, les fibres en étant un autre ; leurs parois sont lignifiées.

Le sclérenchyme

Les cellules de **sclérenchyme** possèdent des parois épaisses et dures ; à maturité elles sont mortes, contrairement aux cellules de parenchyme et de collenchyme. Leur paroi secondaire est souvent imprégnée de **lignine**, un polymère très ramifié responsable de leur rigidité ; la lignine est par exemple un composant important du bois. Des parois contenant de la lignine sont dites *lignifiées*. Les parois des cellules ayant des fonctions structurales ou mécaniques sont souvent lignifiées.

On reconnaît deux types de sclérenchymes : fibres et scléréides. Les *fibres* sont des cellules longues et minces généralement groupées en cordons. Ce sont de tels cordons, présents dans le phloème des tiges de lin (*Linum* spp.) par exemple, qui sont utilisés dans l'industrie textile. Les *scléréides* ont des formes variées mais sont souvent ramifiées, parfois étoilées ; on les trouve isolées ou en amas. La texture graveleuse de la poire est due à la présence de tels amas dans la pulpe du fruit (figure 36.11c). Les scléréides sont abondantes dans les enveloppes dures de graines. Fibres et scléréides servent à renforcer les tissus qui les contiennent.

Les tissus conducteurs transportent l'eau et les nutriments dans la plante

Comme déjà signalé (section 36.2), les tissus conducteurs sont de deux types : (1) le *xylème*, qui transporte l'eau et les sels minéraux et (2), le *phloème*, qui transporte une solution de divers sucres, principalement de saccharose, qui sert d'aliment. Le phloème transporte en outre des hormones, des acides aminés et d'autres substances nécessaires au développement de la plante. Xylème et phloème diffèrent par leurs structures et par leurs fonctions.

Le xylème

Principal tissu conducteur de l'eau et des sels minéraux (sève brute), le **xylème** comprend généralement une combinaison de *vaisseaux*, tubes

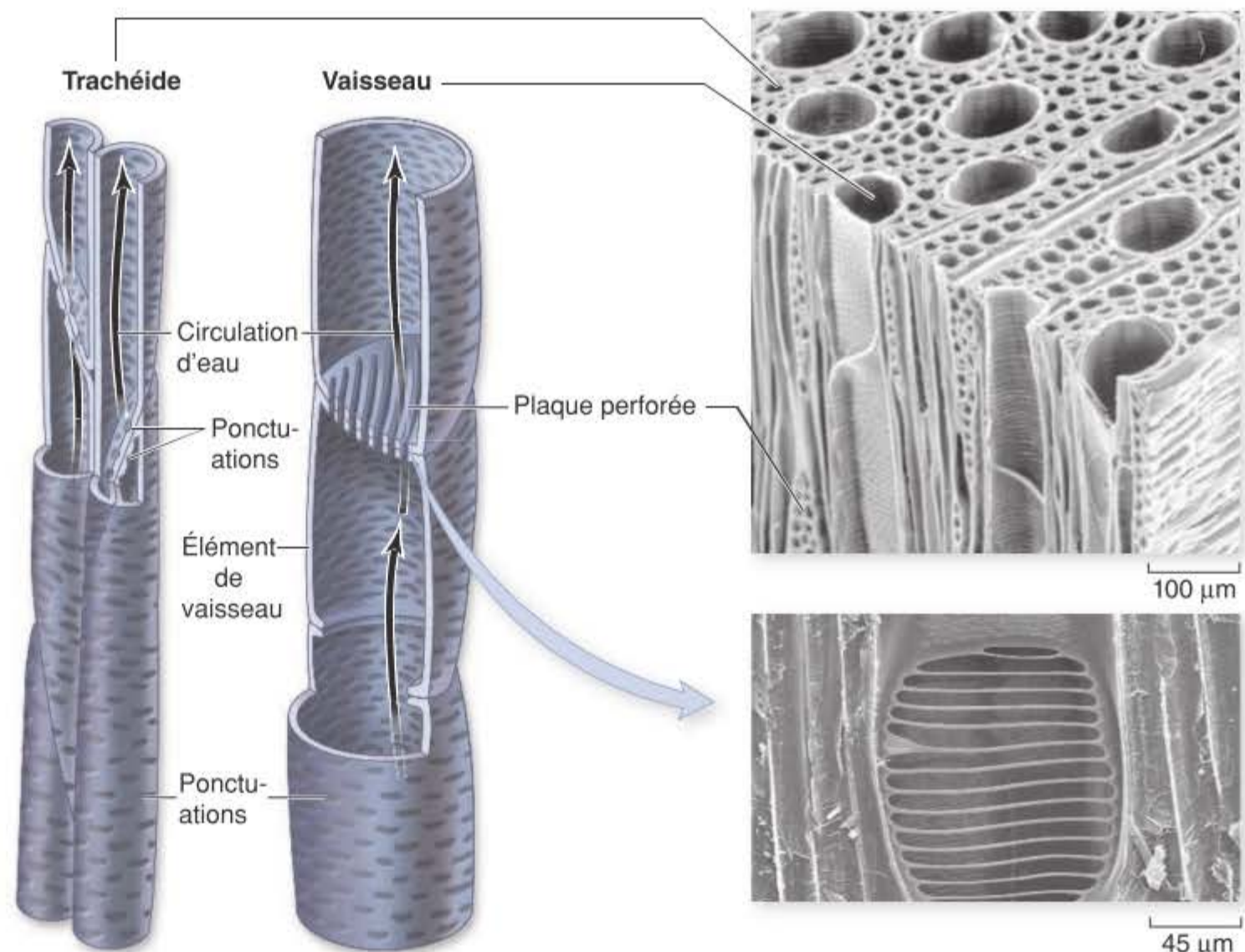
formés de l'empilement bout à bout de cellules mortes, vides et cylindriques (les *éléments de vaisseaux*) et de *trachéides*, cellules mortes également et superposées, dont les extrémités sont effilées (figure 36.12). Le *xylème primaire* dérive du procambium, lui-même produit par le méristème apical. Le *xylème secondaire* quant à lui est formé par le cambium, un méristème secondaire, latéral. Le bois est principalement constitué de xylème secondaire.

Sauf chez les angiospermes, les trachéides sont en général les seuls types de cellules conductrices de l'eau, qui y circule en un flux ininterrompu depuis les racines jusqu'aux feuilles. L'eau qui atteint les feuilles diffuse sous forme de vapeur dans les espaces intercellulaires et de là dans l'atmosphère externe, principalement via les stomates. La diffusion de vapeur d'eau de la plante vers le milieu extérieur est appelée **transpiration** (voir chapitre 37). Outre son rôle dans la conduction de l'eau et des ions inorganiques tels que les nitrates et les phosphates, le xylème fournit un soutien mécanique à la plante.

Les éléments de vaisseaux sont en général plus courts et plus larges que les trachéides. Vus au microscope, ils ressemblent à des boîtes à conserve dont les deux extrémités ont été ôtées. Un vaisseau est constitué d'un empilement d'éléments de vaisseaux. À maturité, les éléments de vaisseaux et les trachéides possèdent des parois secondaires lignifiées épaisses et sont vides. C'est la cellule qui, avant de mourir et de disparaître en ne laissant que la paroi, produit et sécrète la lignine renforçant la paroi cellulosique.

Les trachéides présentent des *punctuations*, petites plages plus ou moins circulaires de la paroi dépourvues d'épaississements secondaires. La paroi primaire est présente, mais elle est perméable à l'eau. Les punctuations de cellules adjacentes se font généralement face, permettant un flux continu d'eau de trachéide à trachéide. Dans les vaisseaux par contre, les parois transversales entre deux éléments disparaissent complètement (plaques perforées simples) ou ne persistent que sous forme de barreaux (plaques perforées scalariformes) (figure 36.12). Il semble que les vaisseaux transportent l'eau plus efficacement que les trachéides. Un

Figure 36.12 Comparaison des trachéides et des éléments de vaisseaux. Dans les trachéides, l'eau passe de cellule en cellule par des punctuations. Dans les vaisseaux, l'eau passe d'un élément à l'autre à travers les plaques perforées. Les gymnospermes contiennent des trachéides, les angiospermes ont des trachéides et des vaisseaux ; ces deux types de cellules transportent l'eau, tandis que des fibres assurent un soutien supplémentaire. Le bois de l'érable du Canada (*Acer rubrum*) représenté ici possède vaisseaux et trachéides.



argument en faveur de cette hypothèse est que l'évolution des vaisseaux à partir des trachéides s'est faite indépendamment dans divers groupes de plantes, ce qui suggère qu'ils ont été favorisés par la sélection naturelle.

Le xylème est formé non seulement de cellules conductrices mais également de fibres et de cellules de parenchyme. Il est probable que certaines fibres aient évolué à partir de trachéides, acquérant une fonction de soutien plutôt que de conduction. Si certaines angiospermes primitives sont dépourvues de vaisseaux, pratiquement toutes les angiospermes modernes en possèdent. Dans des plantes ayant subi une mutation qui empêche la différenciation des vaisseaux mais pas celle des trachéides, la conduction est inefficace et ces plantes fanent peu après avoir germé.

Les cellules parenchymateuses quant à elles sont généralement produites dans le xylème secondaire en files horizontales, ou *rayons* ; elles interviennent dans la conduction latérale et dans le stockage de réserves. Les rayons sont produits par des cellules du cambium, les *initiales de rayons* ; une initiale (autre dénomination des cellules méristématiques) se divise en une nouvelle initiale et en une cellule qui se différenciera.

Sur une section transversale de tige ou de racine ligneuses, on distingue facilement les rayons, semblables à ceux d'une roue de vélo. Les fibres sont abondantes dans certains bois tels que celui des chênes (*Quercus* spp.), ce qui les rend particulièrement denses. La disposition des divers types de cellules dans le xylème permet d'identifier la plupart des plantes ligneuses, au niveau du genre et même parfois de l'espèce, par le seul examen du bois.

La fabrication du papier, par rouissage de plantes herbacées et séparation, par filtration, des fibres celluloseuses libérées était connue en Chine il y a plus de 2000 ans. Ce n'est qu'au troisième siècle de notre ère que le secret de fabrication du papier fut divulgué hors de Chine. Actuellement la demande sans cesse croissante de papier est satisfaite par l'extraction de fibres xylémiennes de bois tels que celui de l'épicéa, relativement léger et possédant moins de rayons fibreux que le chêne. Les parois riches en lignine fournissent un papier brun, qui est souvent soumis à blanchiment. Plusieurs autres plantes sont utilisées comme sources de papier, parmi lesquelles le kénaf (*Hibiscus cannabinus*) et le chanvre (*Cannabis sativa*), ou encore un mélange de coton (*Gossypium* sp.) et de lin (*Linum usitatissimum*).

Le phloème

Le **phloème**, localisé dans les régions périphériques des tiges et des racines, est le principal tissu de conduction de la sève organique (ou élaborée) dans les plantes vasculaires. L'*annélation* d'un tronc (excision d'une bande d'écorce tout autour du tronc) peut entraîner la mort de l'arbre, ses racines n'étant plus nourries.

Deux types de cellules allongées participent à la conduction de la sève organique : les cellules criblées, caractéristiques des lycophytes, des ptérophytes et des gymnospermes, et les éléments de tubes criblés, propres à la plupart des angiospermes. Dans les deux types cellulaires, les parois présentent des pores groupés en plages criblées, particulièrement abondantes au niveau des parois joignant deux cellules. Contrairement aux ponctuations du xylème, qui contiennent des parois primaires, les pores du phloème sont entièrement ouverts et les cytoplasmes de ces cellules sont donc connectés. Cellules criblées et éléments de tubes criblés restent vivants mais à maturité la plupart des premières et tous les seconds sont dépourvus de noyau.

Certaines plages criblées des éléments de tubes criblés se distinguent par la grande taille de leurs pores et sont appelées plaques criblées (figure 36.13). Les éléments de tubes criblés sont superposés, formant de longues séries longitudinales, les tubes criblés. Les cellules criblées sont moins spécialisées, et vraisemblablement moins efficaces, que les éléments de tubes criblés et le diamètre de tous leurs pores est semblable.

À chaque élément de tube criblé est accolée une cellule parenchymateuse spécialisée, dite *cellule compagne*, dont le métabolisme semble étroitement lié à celui de l'élément de tube criblé. Chez les angiospermes, ces deux cellules proviennent de la division asymétrique d'une initiale. Les cellules compagnes possèdent tous les constituants habituels d'une cellule parenchymateuse, y compris un noyau. De très nombreux plasmodesmes (connexions cytoplasmiques entre cellules adjacentes) relient la cellule compagne à son élément de tube criblé.

Chez les lycophytes, ptérophytes et gymnospermes, les cellules criblées sont associées à des cellules albumineuses qui fonctionnent comme les cellules compagnes ; ces cellules albumineuses ne sont pas nécessairement dérivées de la même cellule que la cellule criblée à laquelle elles sont associées.

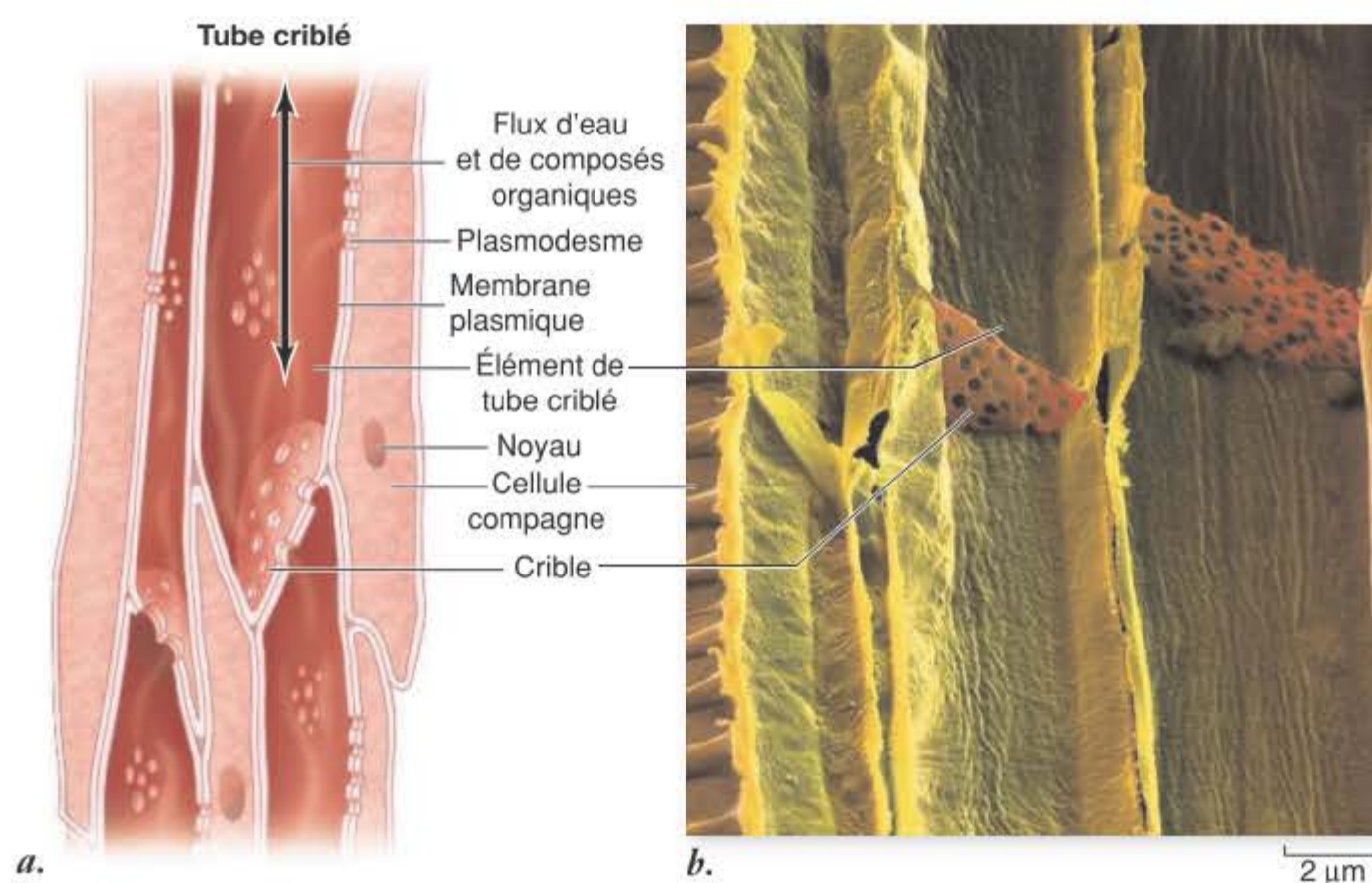


Figure 36.13 Éléments de tube criblé. **a.** Éléments de tubes criblés empilés, connectés par des cribles. La cellule étroite et pourvue d'un noyau qui est accolée à l'élément de tube criblé est une cellule compagne. Les cellules compagnes alimentent les éléments de tubes criblés, qui possèdent une membrane plasmique mais pas de noyau. **b.** Vue plongeante de plages criblées d'un phloème de courge montrant les perforations par lesquelles le saccharose, des hormones et d'autres composés migrent.

Fibres et cellules parenchymateuses sont souvent abondantes dans le phloème.

Synthèse 36.2

Le tissu de revêtement protège la plante de son environnement et comporte des cellules spécialisées telles que cellules stomatiques, trichomes et poils absorbants. Le tissu fondamental exerce plusieurs fonctions : stockage (cellules parenchymateuses), photosynthèse (cellules de parenchyme spécialisées, dites de chlorenchyme), soutien (collenchyme et sclérenchyme). Le tissu conducteur transporte l'eau et les sels minéraux par le xylème (vaisseaux primaires) et les nutriments par le phloème (éléments de tubes criblés primaires).

- Comparer structure et fonction, à maturité, des vaisseaux et des éléments de tubes criblés.

36.3 Les racines, structures d'ancrage et d'absorption

Objectifs

1. Décrire les changements importants qui se réalisent dans les quatre régions d'une racine
2. Expliquer la fonction des poils absorbants
3. Décrire les fonctions des racines modifiées

L'organisation et le développement de la racine sont plus simples que ceux de la tige, et seront considérés en premier lieu. Il y a cependant lieu de se souvenir que les racines ont vu le jour après les tiges et représentent une innovation majeure pour la vie terrestre.

Les racines sont adaptées à la croissance souterraine et à l'absorption d'eau et de solutés

On distingue quatre régions dans les racines en développement : la *coiffe*, la *zone de division*, la *zone d'élongation* et la *zone de différenciation* (figure 36.14), les frontières entre les trois dernières n'étant pas clairement définies.

Lorsque des initiales de l'apex se divisent, les cellules filles qui se retrouvent à l'extrémité de l'apex se différencient en cellules de coiffe ; celles qui sont produites à la base de l'apex passent successivement dans les zones de division, d'élongation et de différenciation. Pour bien comprendre ce qui se passe, il y a lieu de dépasser l'impression laissée par l'image statique des schémas et des photos ; il faut imaginer la pointe de la racine s'enfonçant dans le sol au fur et à mesure qu'elle croît.

La coiffe

La *coiffe*, qui n'a pas d'équivalent au niveau de la tige, est composée de deux types de cellules : une colonne de cellules internes formant la *columelle* et les cellules latérales, constamment renouvelées par le méristème apical. La coiffe de certaines plantes à grosses racines est particulière-

ment visible. La fonction principale de la coiffe est la protection du méristème apical lors de la progression de la racine entre les particules abrasives du sol.

L'appareil de Golgi des cellules périphériques de la coiffe sécrète une substance mucilagineuse, dénommée **mucigel**, à la surface de l'apex. Les cellules de la coiffe, dont la durée de vie moyenne est inférieure à une semaine, sont constamment remplacées, formant un lubrifiant qui facilite la progression de la racine dans le sol. Chez certaines plantes, en particulier les légumineuses, cette masse mucilagineuse constitue de plus un milieu favorable à la croissance d'utiles bactéries fixatrices d'azote. En cas de disparition artificielle ou accidentelle de la coiffe, la racine est capable d'en produire une nouvelle.

Une autre fonction de la coiffe est la perception de la gravité. Certaines cellules de la columelle, appelées **statocytes**, sont hautement spécialisées : réticulum endoplasmique périphérique, noyau central ou apical, absence de grandes vacuoles, présence d'*amyloplast*. Ces derniers sédimentent dans la cellule en raison de la gravité ; si on couche une plante en pot ils se déplacent vers le côté de la cellule le plus proche de la source gravitationnelle et la racine se courbe dans cette direction.

Les rayons laser permettent une ablation sélective des statocytes de columelle. On a montré, chez *Arabidopsis*, que le maintien en vie de deux d'entre eux seulement suffisait à induire la réaction. On ne connaît pas la nature exacte de la réponse à la gravité mais il semble que les ions calcium présents dans les amyloplast des statocytes influencent la distribution intracellulaire d'hormones de croissance (l'auxine dans ce cas-ci). La courbure a cependant été observée en absence d'auxine, ce qui mène à penser que des mécanismes de signalisation multiples pourraient exister. Selon une hypothèse actuelle, un signal électrique se déplacerait depuis les cellules de la columelle jusqu'à la zone d'élongation (la région la plus proche de la zone de division cellulaire).

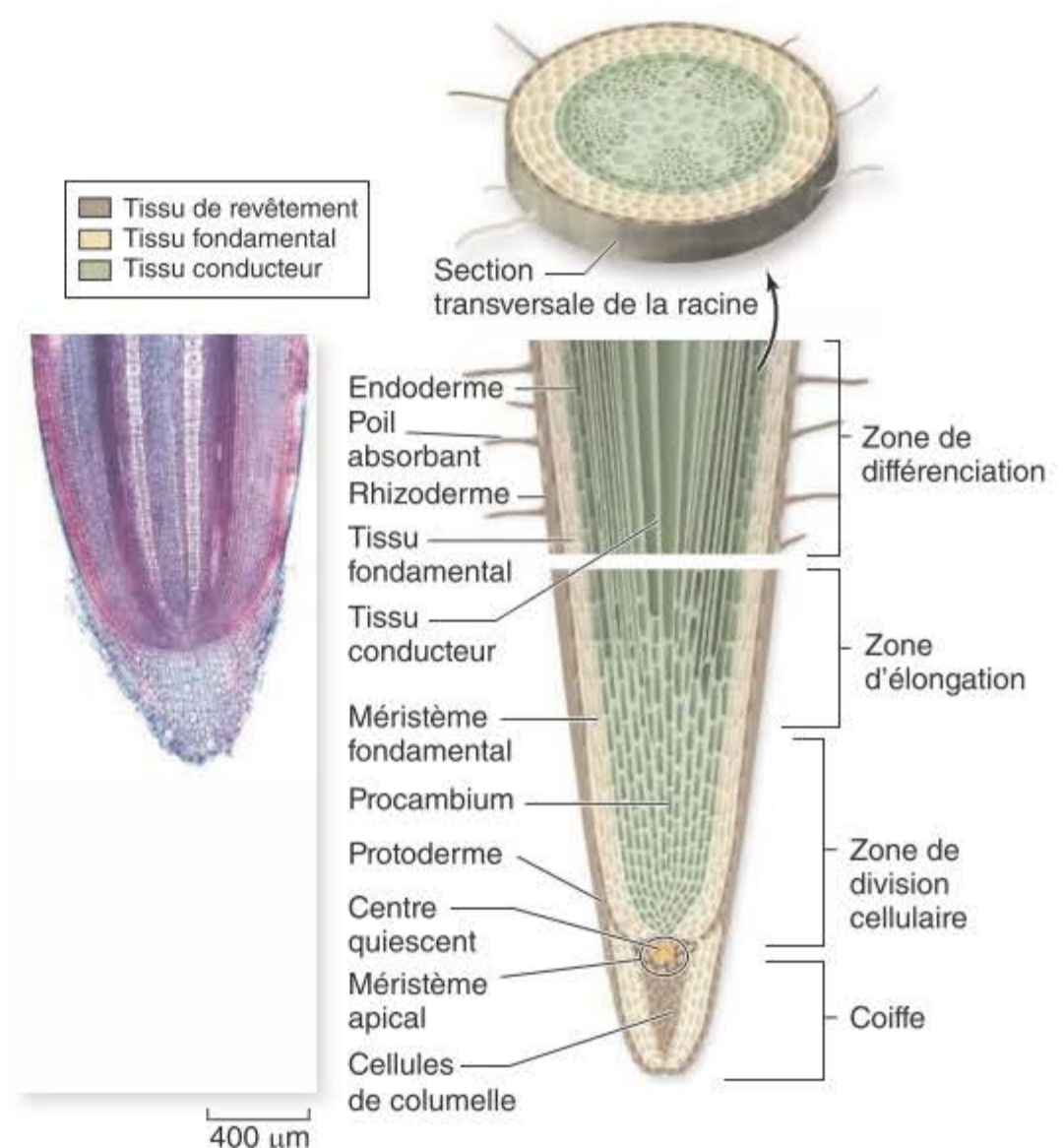


Figure 36.14 Structure de la racine. Apex de racine de maïs (*Zea mays*).

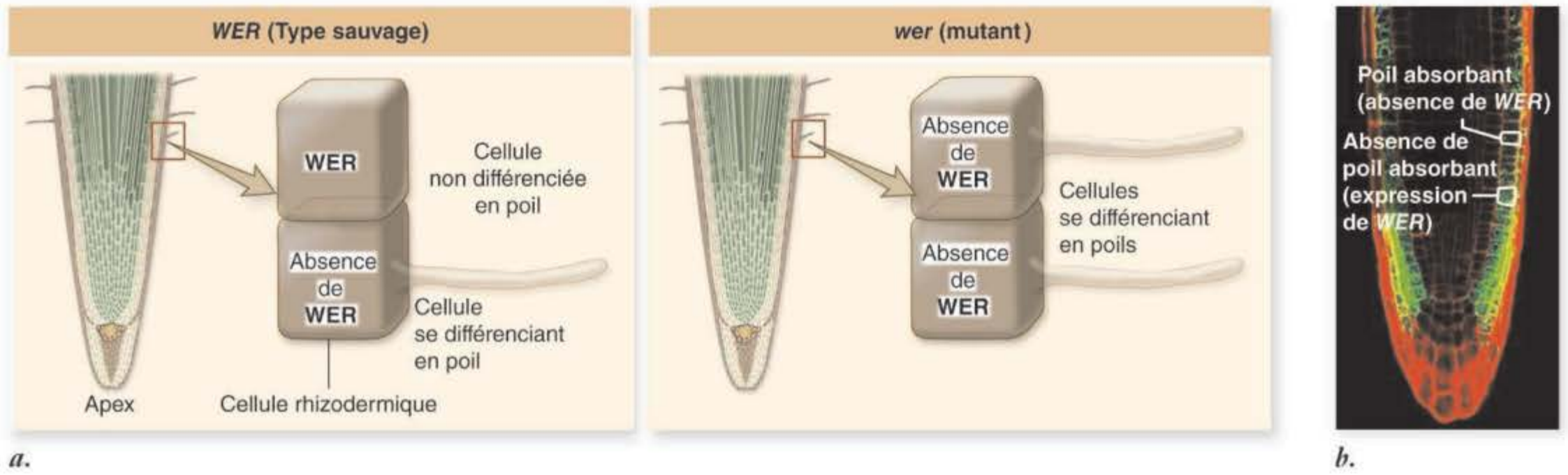


Figure 36.15 Expression de gène spécifique d'un tissu. *a.* Le gène *WEREWOLF* (*WER*) d'*Arabidopsis* supprime le développement de poils absorbants ; il est exprimé dans certaines, mais pas dans toutes les cellules rhizodermiques. Le mutant *wer* est couvert de poils absorbants. *b.* Le promoteur de *WER* a été fixé sur un gène codant une protéine verte fluorescente et a servi à produire une plante transgénique. La fluorescence verte révèle les cellules épidermiques non différenciées en poils absorbants où le gène est exprimé. La couleur rouge indique les contours cellulaires par le fait que les parois sont autofluorescentes.

Analyse de données Si dix cellules sur les bords d'un méristème de coiffe sont en charge de régénérer une population de 100 cellules de coiffe, à quelle fréquence chacune des cellules doit-elle se diviser ?

La zone de division cellulaire

Le méristème apical est situé au centre de l'apex de la racine, où il est protégé par la coiffe. L'essentiel de l'activité mitotique de la **zone de division cellulaire** se situe au niveau des flancs du méristème, où les cellules se divisent toutes les 12 à 36 heures suivant un rythme qui comprend souvent un ou deux pics par jour.

Les cellules, la plupart plus ou moins cubiques, possèdent un noyau central relativement grand et de petites vacuoles. Ces cellules en divisions rapides sont des cellules filles du méristème apical. Le méristème apical de la racine comporte un *centre quiescent*, groupe de cellules où les divisions sont rares. On comprend cette observation si on compare le méristème apical à une sphère pleine qui serait en expansion et

dont la région centrale augmenterait de volume moins rapidement que les régions périphériques.

Les cellules issues du méristème apical donnent rapidement naissance aux trois tissus primaires décrits précédemment (section 36.1) : protoderme, procambium et méristème fondamental. Des gènes régulant la structuration de ces tissus ont été mis en évidence chez *Arabidopsis*, dont les racines sont relativement simples. La structuration y débute dans la zone de division mais son expression morphologique n'apparaît clairement que dans la zone de différenciation.

Le gène *WEREWOLF* (*WER*) par exemple détermine la structuration des deux types de cellules épidermiques, qui se prolongent ou non en poils (figure 36.15). *WER* est nécessaire pour empêcher le développement de poils absorbants de cellules épidermiques ; les plantes mutées *wer* produisent dès lors des poils absorbants en excès. Quant au gène *SCARECROW* (*SCR*), il intervient dans la différenciation au niveau des tissus fondamentaux (figure 36.16), où il provoque une division asymétrique donnant naissance à deux assises de cellules à partir d'une. L'assise externe deviendra parenchymateuse et aura une fonction de stockage,

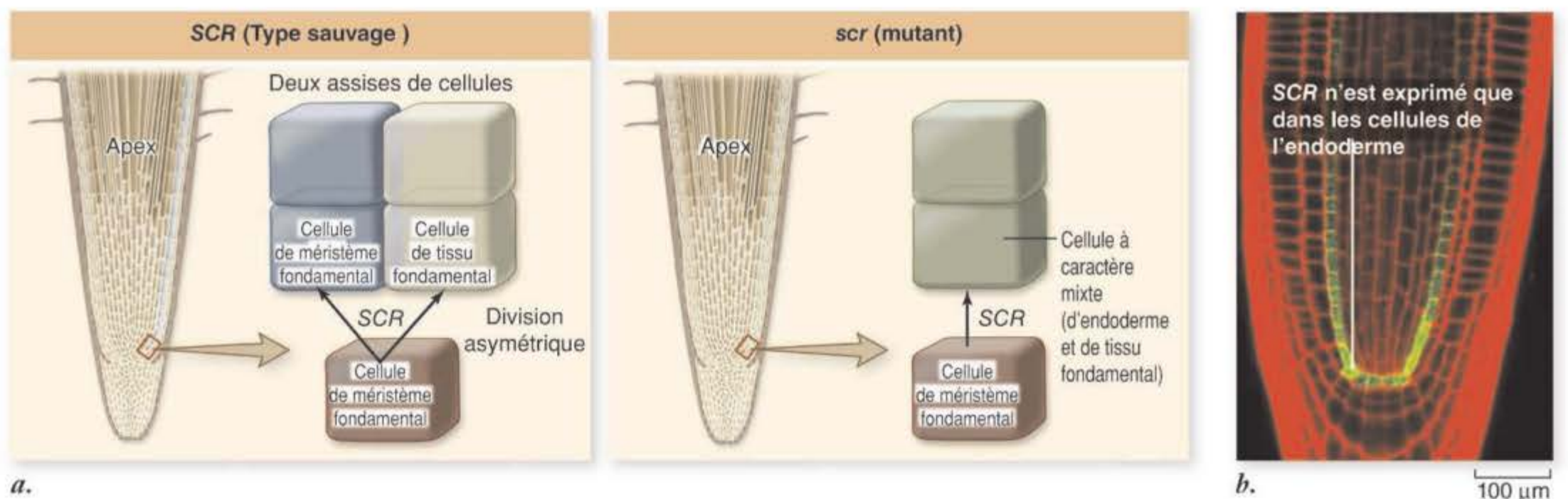


Figure 36.16 Le gène *SCARECROW* contrôle la division cellulaire asymétrique. *a.* *SCR* est nécessaire à la réalisation d'une division cellulaire asymétrique qui mène à la différenciation de deux cellules filles, l'une en cellule de tissu fondamental et l'autre en cellule d'endoderme. *b.* Le promoteur de *SCR* a été fixé sur un gène codant une protéine verte fluorescente afin de déterminer où le type sauvage *SCR* s'exprime. On observe qu'il ne s'exprime que dans les cellules de l'endoderme, et pas dans les cellules du tissu fondamental.

l'interne constituera l'endoderme, qui régule le passage intercellulaire d'eau et de solutés du cylindre cortical vers le cylindre central de la racine (voir figure 36.5). Le mutant *scr* quant à lui produit une seule assise de cellules, présentant un mélange de caractères d'endoderme et de cellule parenchymateuse.

SCR illustre l'importance de l'orientation de la division cellulaire. Si une cellule voit sa position relative modifiée suite à une erreur dans le processus de division ou à l'ablation d'une cellule voisine, elle se différenciera en fonction de sa nouvelle position. Le destin de la plupart des cellules est déterminé par leur position relativement aux autres cellules.

La zone d'élongation

C'est dans la **zone d'élongation** que les cellules issues des méristèmes primaires grandissent, en largeur légèrement, en longueur très considé-

ablement. Les petites vacuoles confluent et s'accroissent jusqu'à occuper 90 % du volume de la cellule ou même plus. C'est donc à ce niveau que la racine s'allonge. Au-dessus de cette zone la taille des cellules n'augmente plus et la racine reste en place jusqu'à la mort de la plante, tout en accroissant son diamètre.

La zone de différenciation

Après avoir atteint leur taille définitive, les cellules se différencient en divers types cellulaires dans la **zone de différenciation** (figure 36.17 ; voir aussi figure 36.14). Les cellules superficielles se transforment en *cellules rhizodermiques* caractérisées par une cuticule très mince, dont une certaine proportion se différencie en poils absorbants. Bien que les poils absorbants ne deviennent visibles qu'à cette étape du développement, leur sort avait été fixé bien plus tôt, comme on l'a vu à propos des modes d'expression de *WER* (voir figure 36.15).

Le nombre de poils absorbants peut atteindre plusieurs milliards par plante, totalisant une surface de 37 000 cm² ; ces poils constituent donc une énorme capacité d'absorption de la racine. Les légumineuses vivent en

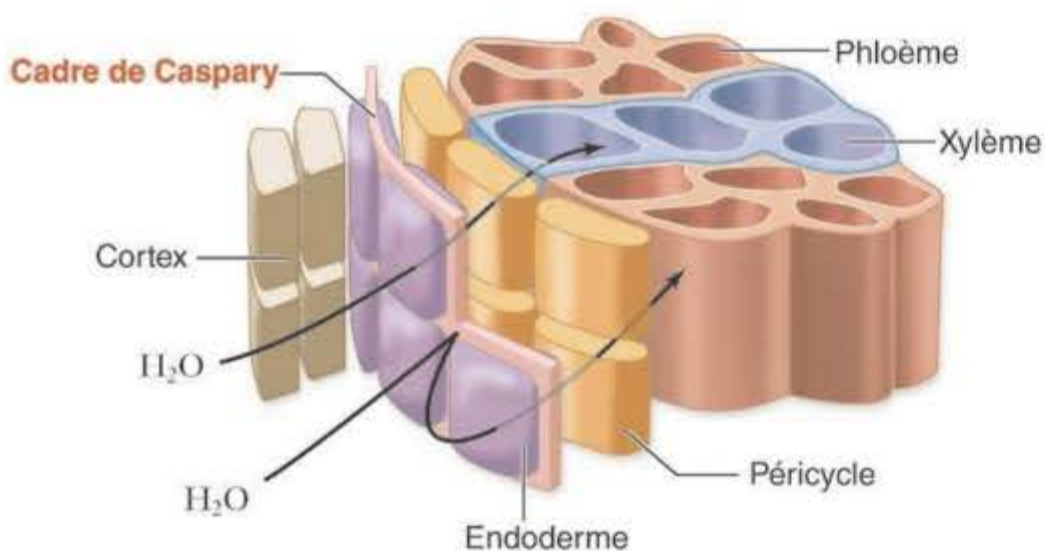
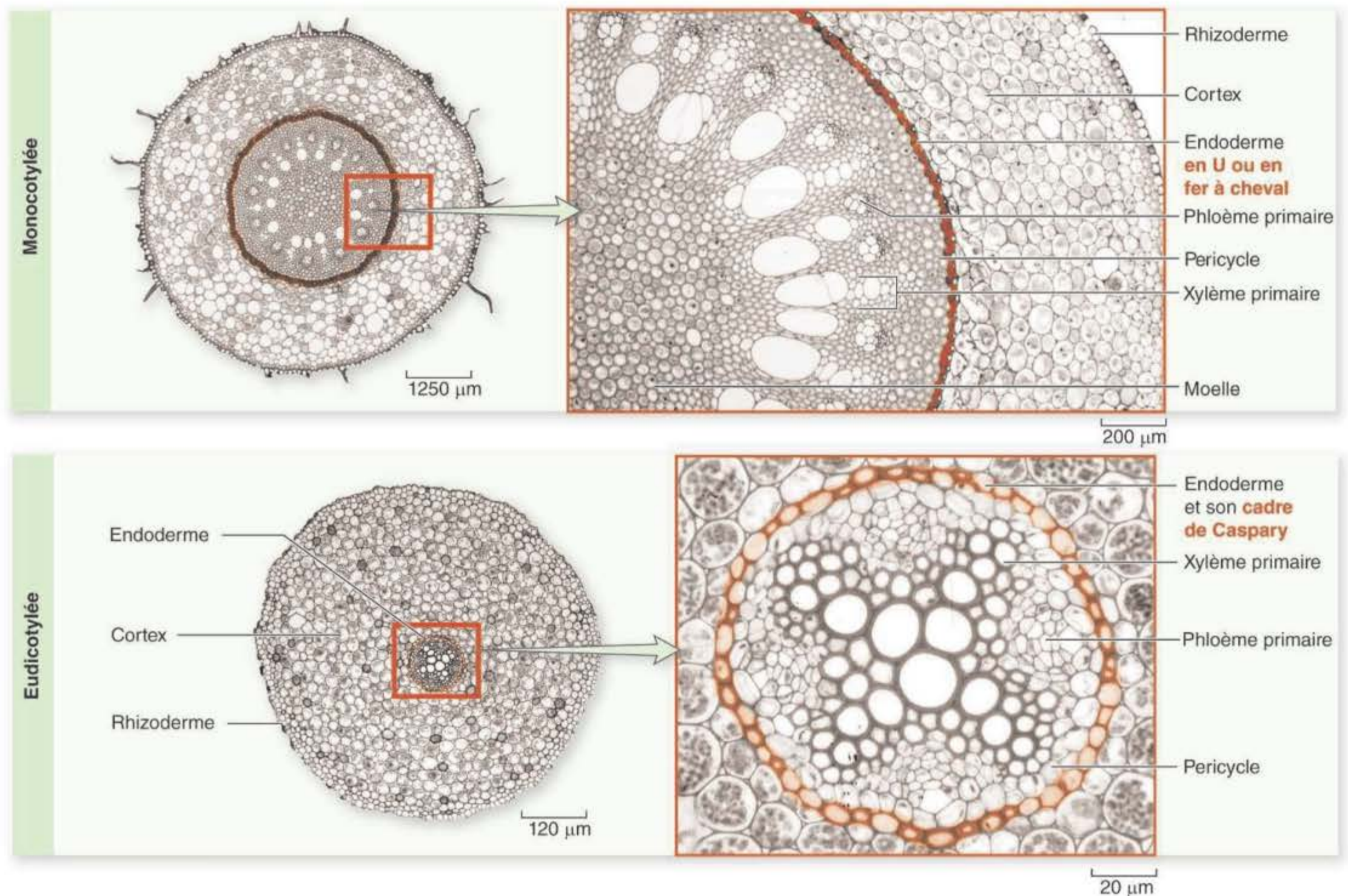


Figure 36.17 Sections transversales dans la zone de différenciation des racines. Les racines des monocotylées et des eudicotylées possèdent un cadre de Caspary, visible sur les sections transversales de la salsepareille (*Smilax* sp.), une monocotylée, et du bouton-d'or (*Ranunculus* sp.), une eudicotylée. Le cadre de Caspary est une bande imperméable qui empêche l'eau et les minéraux qui y sont dissous de circuler à l'intérieur des parois de l'endoderme et les oblige donc à traverser les membranes plasmiques des cellules endodermiques pour passer du cortex au cylindre central.



symbiose avec des bactéries capables de transformer le diazote de l'air (N₂) en composés azotés assimilables par la plante. C'est par les poils absorbants que ces bactéries pénètrent dans la racine, qu'elles induisent à produire des nodules dans lesquels elles s'abriteront (voir chapitre 38).

Juste sous le rhizoderme, les cellules issues du méristème fondamental se différencient en un manchon de plusieurs assises de cellules parenchymateuses, le **cortex** ou **cylindre cortical** ; ces cellules servent au stockage de nutriments. Comme on l'a vu, le cortex est bordé vers l'intérieur par l'**endoderme**, composé d'une assise unique de cellules nées d'une division cellulaire asymétrique contrôlée par *SCR* (voir figures 36.16 et 36.17). Chez les eudicotylées, certaines parties de la paroi primaire des cellules de l'endoderme sont imprégnées de *subérine*, substance grasse imperméable à l'eau. La subérine forme des bandes dans les parois anticlines (c'est-à-dire perpendiculaires à la surface de la racine), chaque cellule étant dès lors entourée d'un cadre subérisé, le **cadre de Caspari** (figure 36.17). La fonction du cadre de Caspari est d'empêcher le passage d'eau et de solutés depuis les cellules du cortex jusqu'au cylindre central par simple diffusion dans les parois. La seule voie de passage est donc constituée par les faces de l'endoderme parallèles à la surface de la racine, ce qui oblige les molécules à traverser la membrane plasmique. Les mutants *scr* sont dépourvus de ce cadre de Caspari imperméable. Chez les monocotylées l'endoderme, subérisé voire lignifié en fer à cheval, empêche tout transit d'eau et de solutés ; ce dernier ne s'effectue que via des cellules dépourvues d'épaississements, appelées cellules de passage.

On désigne collectivement sous le nom de **stèle** ou **cylindre central** l'ensemble des tissus situés à l'intérieur de l'endoderme. La stèle est bordée par une assise spécialisée de parenchyme adossée à l'endoderme, le **péricycle**. Les cellules du péricycle conservent la capacité de se diviser même lorsqu'elles sont différenciées ; c'est ainsi qu'elles peuvent donner naissance aux racines latérales et, chez les eudicotylées, aux deux méristèmes latéraux, le cambium et le phellogène.

Dans les racines jeunes d'eudicotylées les cellules du xylème primaire, conductrices de la sève minérale, forment un amas central. En section transversale, ces amas ont souvent une forme étoilée présentant de deux à plusieurs branches orientées radialement vers le péricycle (figure 36.17). Dans les racines de monocotylées (et de quelques eudicotylées), le xylème primaire est constitué de cordons discrets disposés en couronne autour d'un massif central de cellules parenchymateuses, la *moelle* (figure 36.17). Le

phloème primaire des racines, impliqué dans la conduction de la sève organique, se présente sous forme de petits groupes de cellules adjacentes au xylème, tant chez les eudicotylées que chez les monocotylées.

Chez les eudicotylées et d'autres plantes à croissance secondaire, ce sont certaines des cellules du péricycle et des cellules du parenchyme situé entre phloème et xylème qui donnent naissance au cambium de la racine. Celui-ci produira du xylème secondaire vers le centre de la racine, du phloème secondaire vers l'extérieur, ces deux tissus prenant progressivement la forme de cylindres emboîtés. Quant au phloème primaire, au cortex et à l'épiderme, ils sont écrasés et détruits au fur et à mesure que les tissus secondaires progressent.

Dans les plantes ligneuses, le péricycle de la racine donne naissance au phellogène, responsable de la formation du périoderme, dont il sera question plus loin à propos de la tige. Chez les eudicotylées, tout ce qui est extérieur à la stèle finit par disparaître, remplacé par le périoderme. Les étapes de la différenciation tissulaire sont résumées à la figure 36.18.

Des racines modifiées exercent des fonctions spécialisées

Il existe deux systèmes racinaires principaux : pivotant et fasciculé. Le système pivotant se caractérise par une racine principale produisant des racines secondaires plus petites, tandis que le système fasciculé est constitué de nombreuses racines de diamètre similaire. Certaines plantes cependant possèdent des racines modifiées qui, outre les rôles habituels d'ancrage et d'absorption, exercent des fonctions spécifiques.

Certaines racines, dites **racines adventives**, prennent naissance non pas sur une racine préexistante mais sur une tige ou sur un autre organe. C'est le cas de certaines plantes grimpantes, telles le lierre, dont les racines adventives produites par la tige permettent la fixation de celle-ci sur des troncs ou des murs. On décrira ci-dessous quelques exemples de racines modifiées et de leurs fonctions.

Racines échasses. Certaines monocotylées, le maïs par exemple, produisent des racines adventives épaisses à la base de leurs tiges. Ces racines échasses s'enfoncent dans le sol et renforcent ainsi la plante à l'égard du vent (figure 36.19a).

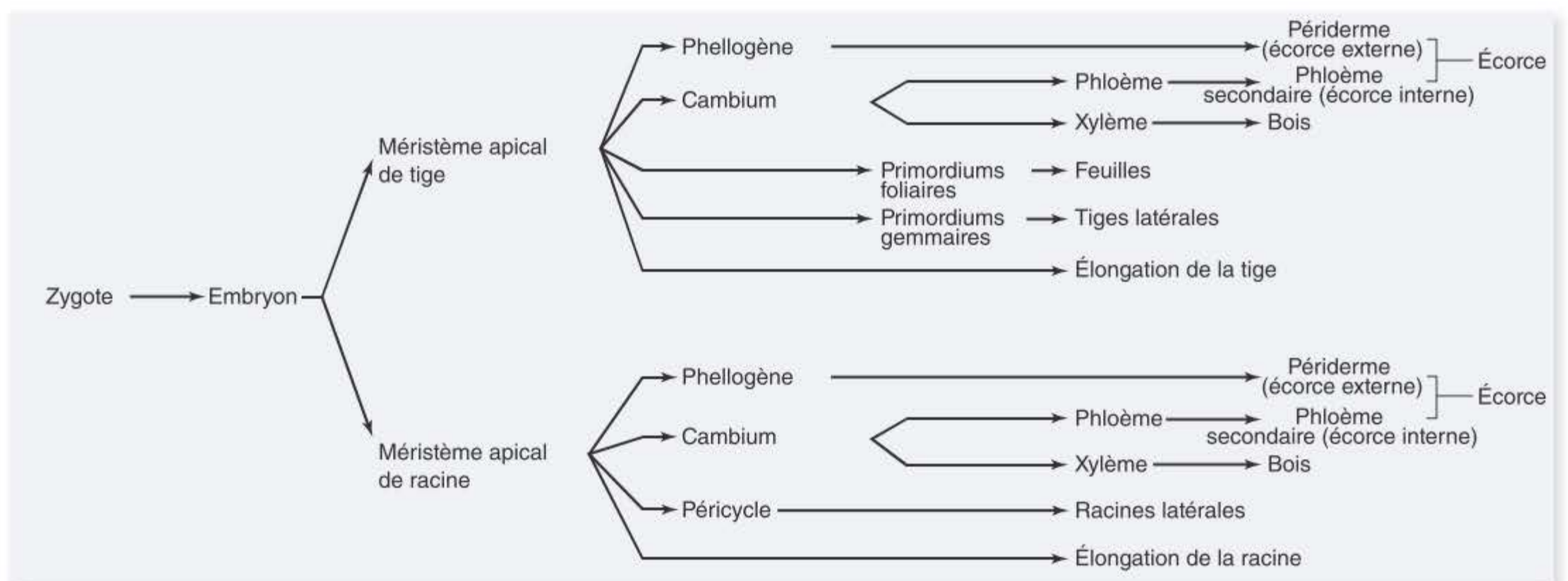


Figure 36.18 Stades de différenciation des tissus végétaux.

Figure 36.19 Cinq types de racines modifiées. *a.* Les racines échasses de maïs prennent naissance à la base de la tige et stabilisent la plante. *b.* Les orchidées épiphytes se fixent haut sur des arbres des forêts tropicales ; leurs racines sont adaptées au prélèvement de l'eau présente dans l'atmosphère. *c.* Les pneumatophores (à l'avant-plan) sont des excroissances spongieuses de racines sous-jacentes. *d.* Racine réservoir d'eau pesant plus de 25 kg. *e.* Racines contreforts d'un figuier tropical.



a.



b.

Racines aériennes. Certaines plantes, telles les orchidées épiphytes (orchidées fixées à des branches d'arbre et non reliées au sol tout en n'étant pas parasites), produisent des racines qui se développent dans l'atmosphère (figure 36.19b) ; ces racines possèdent parfois des épidermes épais constitués de nombreuses assises cellulaires, ce qui leur permet de limiter les pertes d'eau. Certaines racines aériennes, celles par exemple de la vanille (*Vanilla planifolia*), orchidée grimpante, sont vertes et photosynthétisent.

Pneumatophores. Les racines de certaines plantes adaptées à la vie dans les marécages et autres lieux humides produisent des excroissances spongieuses qui croissent verticalement vers le haut, dépassant de plusieurs centimètres la surface de l'eau (figure 36.19c). Ces pneumatophores favorisent l'apport de dioxygène nécessaire au système racinaire.

Racines contractiles. Les racines de lis, de pissenlits et de nombreuses autres espèces se rétractent dans le sol, entraînant légèrement la plante en profondeur chaque année, vers des zones aux températures relativement stables. La rétractation des racines peut atteindre deux tiers de leur longueur initiale, grâce à un mouvement spiralé comparable à celui d'un tire-bouchon, produit par épaissement et constriction cellulaire.

Suçoirs (haustories). Les tiges de cuscutes (*Cuscuta* spp.), ainsi que d'autres plantes parasites dépourvues de chlorophylle, produisent des racines spéciales, appelées suçoirs ou haustories. Ces suçoirs pénètrent dans la plante hôte sur laquelle la tige du parasite est enroulée, jusqu'au niveau de ses tissus conducteurs, dans lesquels ils prélèvent leur nourriture. La cuscute affaiblit la plante qu'elle parasite mais est de plus susceptible de lui transmettre des maladies.

Racines tubéreuses. Le xylème des racines secondaires de la patate douce (*Ipomoea batatas*) et de diverses autres plantes, produit de grandes quantités de cellules parenchymateuses qui emmagasinent des glucides. Dans les carottes, betteraves, panais, radis ou navets, la racine et la tige participent à la constitution des organes de réserve. Une coupe transversale dans de telles racines révèle de nombreux cernes de croissance secondaire.

Racines réservoirs d'eau. Les racines de divers membres de la famille des citrouilles (*Cucurbitaceae*) de régions arides accumulent de grandes quantités d'eau ; certaines de ces racines pèsent plus de 50 kg (figure 36.19d).

Racines contreforts. Les racines de certains arbres tropicaux forment d'énormes contreforts à la base du tronc, conférant une grande stabilité à l'arbre (figure 36.19e).

Synthèse 36.3

La coiffe protège le méristème apical et intervient dans la perception de la gravité. Les cellules nouvellement formées dans la zone de division cellulaire s'accroissent en longueur dans la zone d'élongation. Les cellules se différencient dans la zone de différenciation, où apparaissent les poils absorbants. Ces derniers accroissent la surface d'absorption de la racine. Des racines modifiées permettent aux plantes d'assurer d'autres fonctions : ancrage, aération, stockage de nutriments ou d'eau...

- Dans quel environnement un allèle mutant responsable d'une diminution de la formation de poils absorbants aurait-il des chances de persister ?

36.4 Les tiges, supports des organes aériens

Objectifs

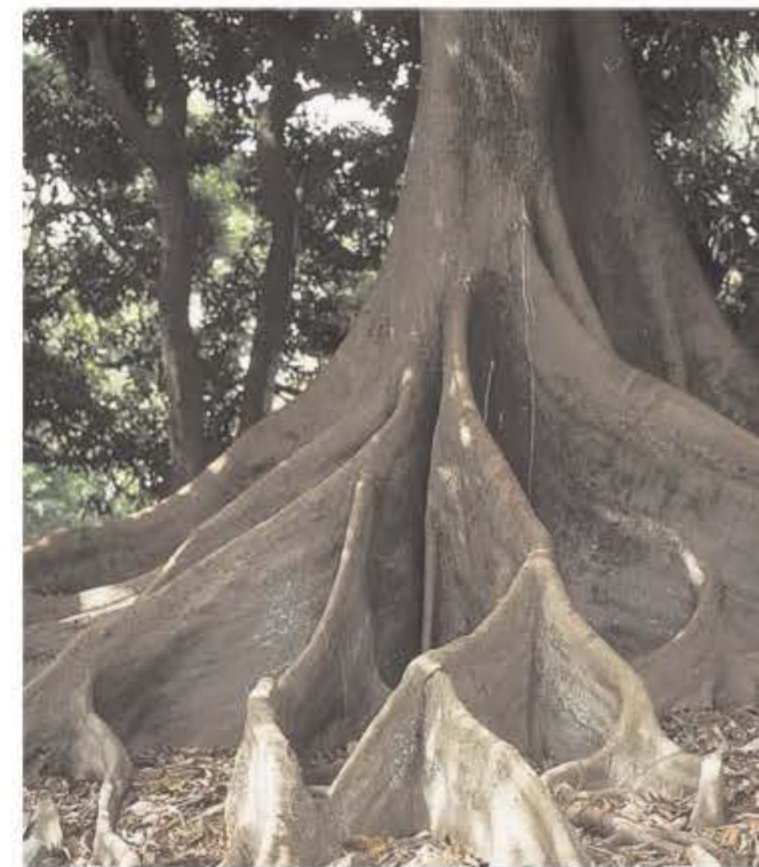
1. Identifier les contributions d'un bourgeon axillaire à la morphologie de la plante
2. Distinguer les sections transversales de tiges de monocotylées et d'eudicotylées
3. Décrire trois fonctions de tiges modifiées



c.



d.



e.

L'ensemble du système aérien d'une plante est soutenu par des tiges émergeant du système racinaire souterrain et atteignant souvent des hauteurs considérables. L'acquisition de tiges rigides capables de croître verticalement à l'encontre de la gravité est une adaptation ancienne qui a permis aux plantes de coloniser les écosystèmes terrestres.

La tige est un axe porteur de feuilles et de fleurs ; elle soutient le poids de la plante

Les tiges comportent les trois types de tissus trouvés dans les racines. Comme celle des racines, la croissance des tiges résulte de divisions cellulaires dans le méristème apical et dans les méristèmes latéraux. On peut décrire la tige comme un axe sur lequel croissent des tiges latérales et d'autres organes. Ce sont les méristèmes apicaux qui produisent ces structures.

Structure externe de la tige

Le méristème apical de la tige donne naissance aux tissus de la tige ; il produit en outre par intermittence des primordiums, protubérances méristématiques qui se développeront en feuilles ou en nouvelles tiges ou encore en fleurs (figure 36.20). Les feuilles peuvent être disposées le

long de la tige suivant une spirale ou être opposées deux à deux ou encore en verticilles de trois feuilles ou plus (figure 36.21). L'ordre d'implantation des feuilles sur la tige porte le nom de **phyllotaxie** ; c'est la phyllotaxie spiralée qui est la plus fréquente. Pour une raison non élucidée, l'angle entre deux feuilles successives y est généralement proche de $137,5^\circ$; cet angle est en relation avec le nombre d'or, rapport mathématique présent dans la nature (l'angle d'enroulement de certains coquillages), en architecture (les dimensions du Parthénon) ou même dans l'art moderne (Mondrian). C'est peut-être l'optimisation de l'exposition des feuilles au soleil qui détermine le type de phyllotaxie.

On appelle **nœud** l'endroit où les feuilles sont fixées sur la tige ; la portion de tige située entre deux nœuds est dénommée **entre-nœud**. La feuille est constituée d'une partie aplatie, le limbe, ainsi que, parfois, d'un pétiole. À l'aisselle de chaque feuille se trouve un **bourgeon axillaire**, produit par le méristème apical de la tige. Ce bourgeon axillaire contient lui aussi un méristème apical de tige. Les bourgeons axillaires se développent souvent en rameaux feuillés ou forment des fleurs.

Ni les eudicotylées herbacées ni les monocotylées ne produisent de phellogène. Leurs tiges restent normalement vertes et photosynthétiques, des chloroplastes étant présents au moins dans les assises superficielles du cortex. Les tiges herbacées possèdent habituellement des stomates et peuvent porter des trichomes.

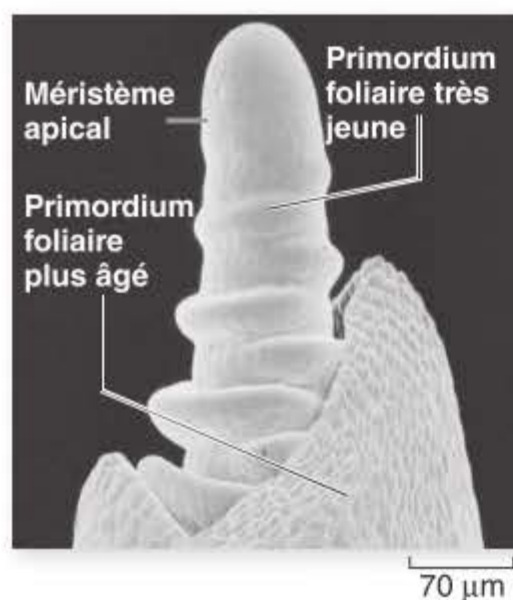


Figure 36.20 Méristème apical de tige. Micrographie en microscopie électronique à balayage d'un méristème apical de blé (*Triticum* sp.).

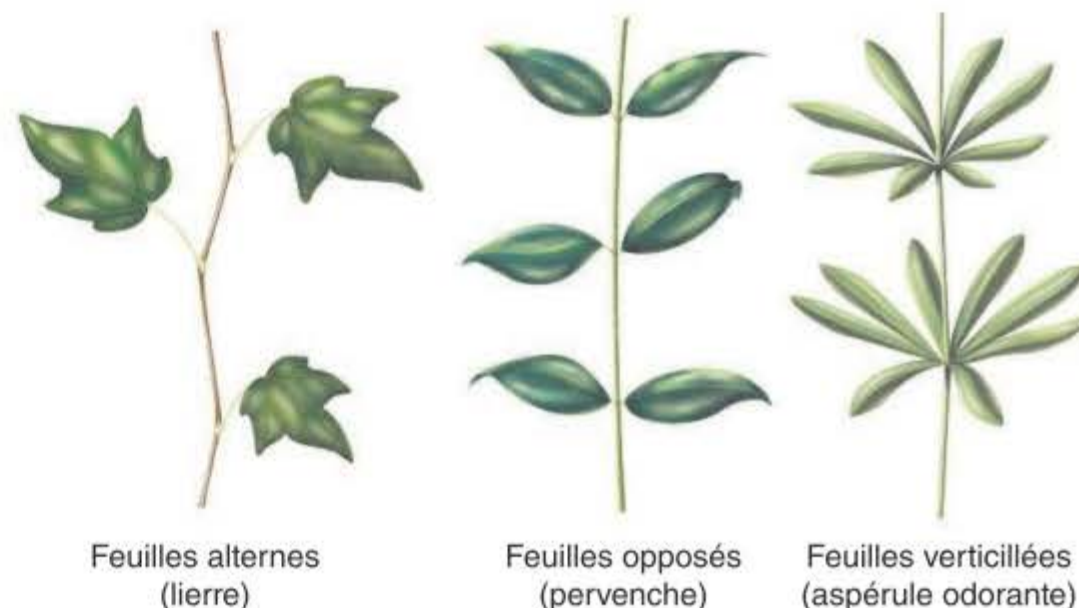


Figure 36.21 La phyllotaxie. La disposition des feuilles le long de la tige est alterne, opposée ou verticillée.

Les tiges ligneuses peuvent survivre de nombreuses années et acquérir des marques distinctives telles que cicatrices de feuilles et de bourgeons (figure 36.22). Le bourgeon terminal allonge la tige feuillée pendant la bonne saison. En hiver, la plupart des bourgeons des plantes ligneuses sont protégés par des écailles (le géranium est une exception) ; lorsque le bourgeon reprend son activité, ces écailles se détachent, laissant une petite cicatrice sur le rameau, la cicatrice d'écaille.

Certains rameaux portent des cicatrices d'origine différente, liées à l'existence, chez certaines plantes, d'une paire d'appendices foliaires en forme d'ailes de papillons, les stipules, situées à la base de la feuille. Certaines stipules sont caduques, laissant alors une cicatrice de stipule sur le rameau. La chute automnale des feuilles des arbres décidus est responsable quant à elle de la formation de cicatrices foliaires, caractérisées par la présence de toute petites cicatrices de faisceaux indiquant la position des connections fasciculaires qui reliaient la feuille à la tige. Certaines espèces peuvent être identifiées en hiver sur base des caractéristiques de leurs cicatrices (figure 36.22).

Structure interne de la tige

Une différence majeure entre les tiges de monocotylées et celles des eudicotylées est l'organisation de leurs tissus conducteurs (figure 36.23). Chez les monocotylées, les faisceaux sont dispersés à différentes profondeurs au sein des tissus fondamentaux ; chez les eudicotylées, par contre, les faisceaux sont disposés en un anneau autour d'un tissu fondamental central (la *moelle*) et entourés d'un anneau de tissu fondamental (le *cortex*). La répartition des faisceaux est directement liée à la capacité de réalisation d'une croissance secondaire de la tige. Chez les eudicotylées, un cambium fasciculaire se développe entre le xylème primaire et le phloème primaire de chaque faisceau (figure 36.24) ; un cambium interfasciculaire réunit ensuite les cambiums fasciculaires en un cylindre continu, à l'instar du jeu «des points à relier». Dépourvues de cambium, les monocotylées ne réalisent pas de croissance secondaire.

Les cernes annuels discernables sur une souche d'arbre reflètent les variations saisonnières de fonctionnement du cambium, la taille des cellules produites variant en fonction des conditions du milieu (figure 36.25) : grandes lors des saisons de forte croissance, petites lorsque la croissance ralentit. Les gymnospermes et les eudicotylées ligneuses produisent un second méristème latéral, le *phellogène*. Celui-ci prend naissance dans le cylindre cortical (plus rarement dans l'épiderme

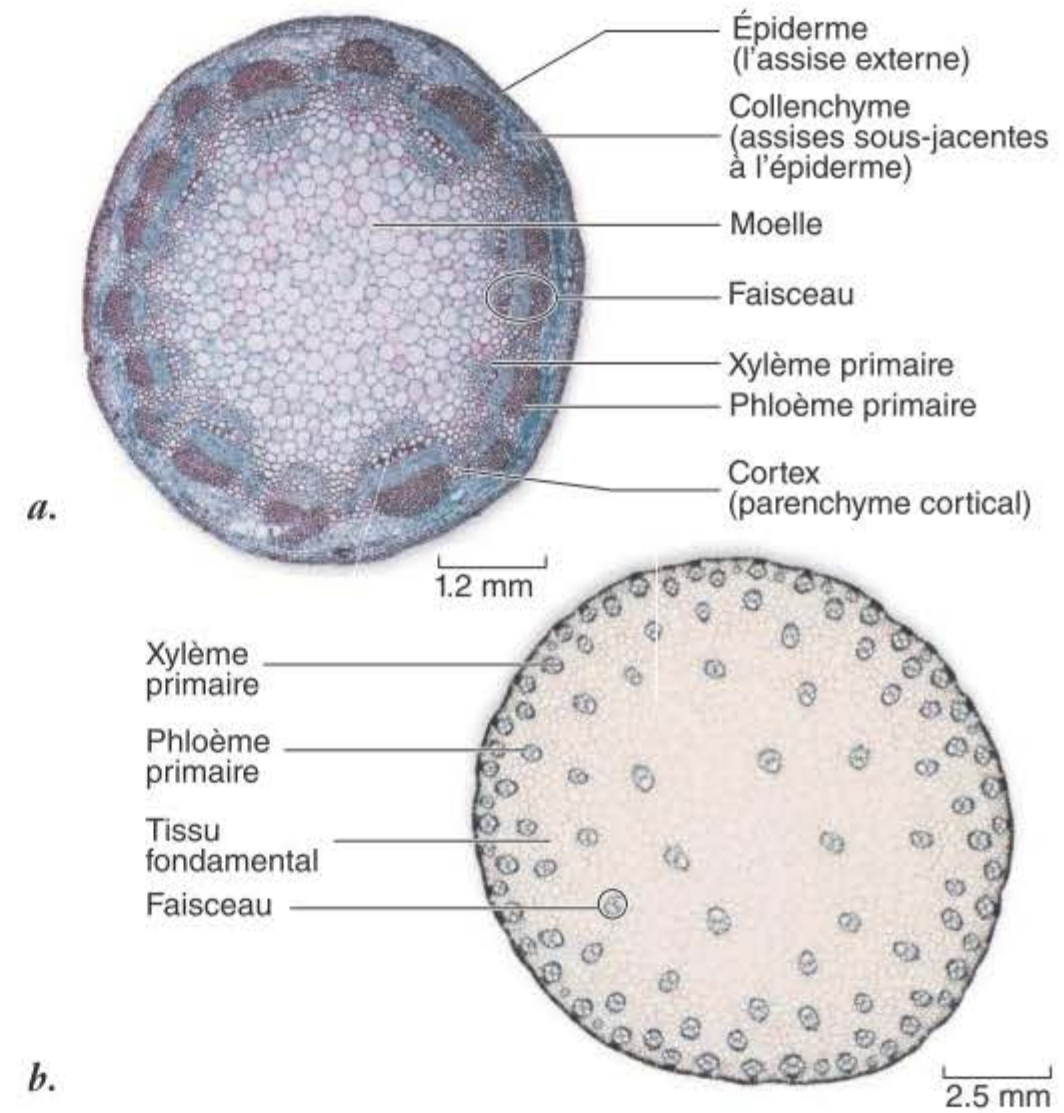


Figure 36.23 Tiges. Sections transversales de jeunes tiges (a) d'une eudicotylée, le tournesol (*Helianthus annuus*) : les faisceaux y sont répartis en périphérie de la tige ; (b) d'une monocotylée, le maïs (*Zea mays*) : les faisceaux y sont dispersés.

ou dans le phloème). Le phellogène produit des *cellules de liège* vers l'extérieur, des cellules parenchymateuses formant le *phelloderme* vers le centre (figure 36.26).

Ensemble, phellogène, liège et phelloderme forment le *périderme* (figure 36.26). Les cellules de liège jeunes imprègnent leur paroi de subérine, une substance hydrophobe, avant de mourir. Les assises les plus externes du périderme, dont les cellules sont mortes, constituent le *rhytidome*. L'épiderme qui le recouvre, privé d'eau et de nourriture en provenance des tissus sous-jacents, meurt et desquame. Dans les tiges jeunes, les échanges gazeux avec l'atmosphère externe se font par les stomates. Lors de la mise en fonction du phellogène, de petites plages de celui-ci, situées sous les stomates, donnent naissance vers l'extérieur à des cellules qui se différencient en parenchyme et non en liège. Ces régions parenchymateuses, qui permettent la poursuite d'échanges gazeux, sont appelées *lenticelles* (figure 36.27).

Reproduction végétative et stockage de nutriments sont assurés par des tiges modifiées

Certaines plantes produisent des tiges modifiées exerçant des fonctions spéciales ; la reproduction végétative naturelle en est une. Les méthodes de propagation végétative artificielle, très répandues dans le domaine commercial et privé, se basent souvent sur une simple fragmentation de tiges en segments qui, replantés, produisent des plantes entières (bouturage).

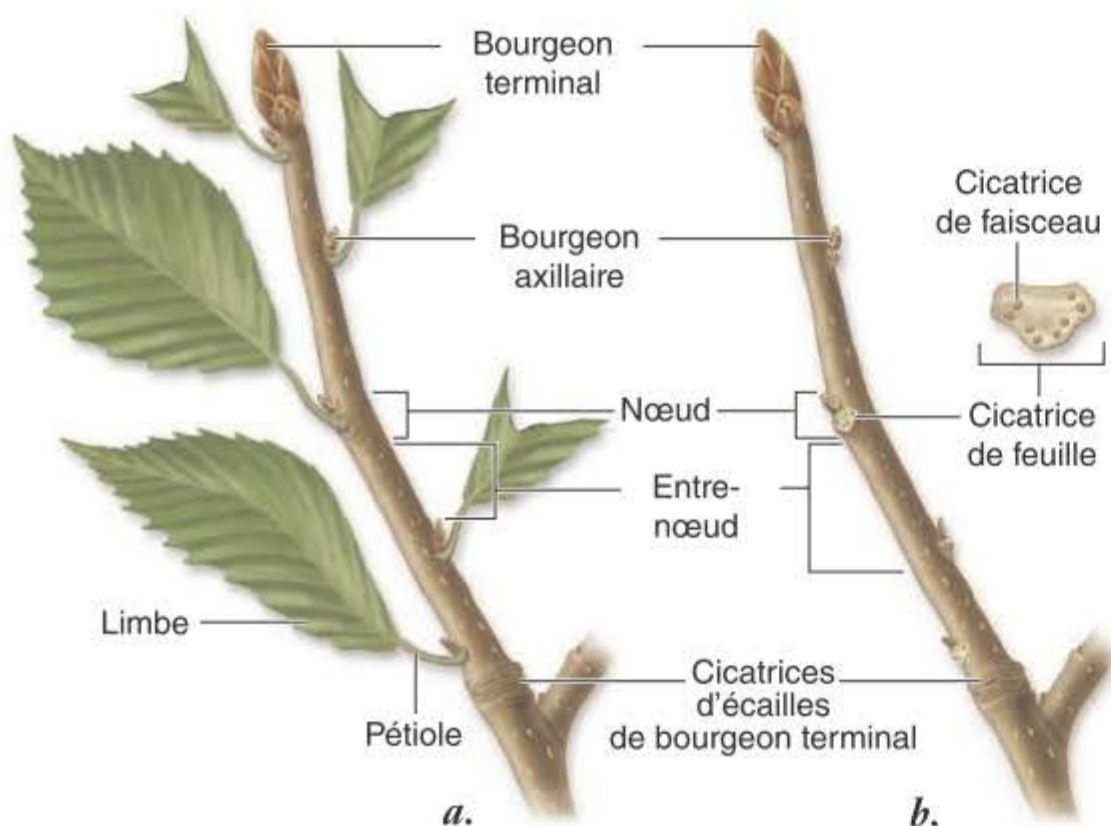


Figure 36.22 Un rameau ligneux. (a) En été. (b) En hiver.

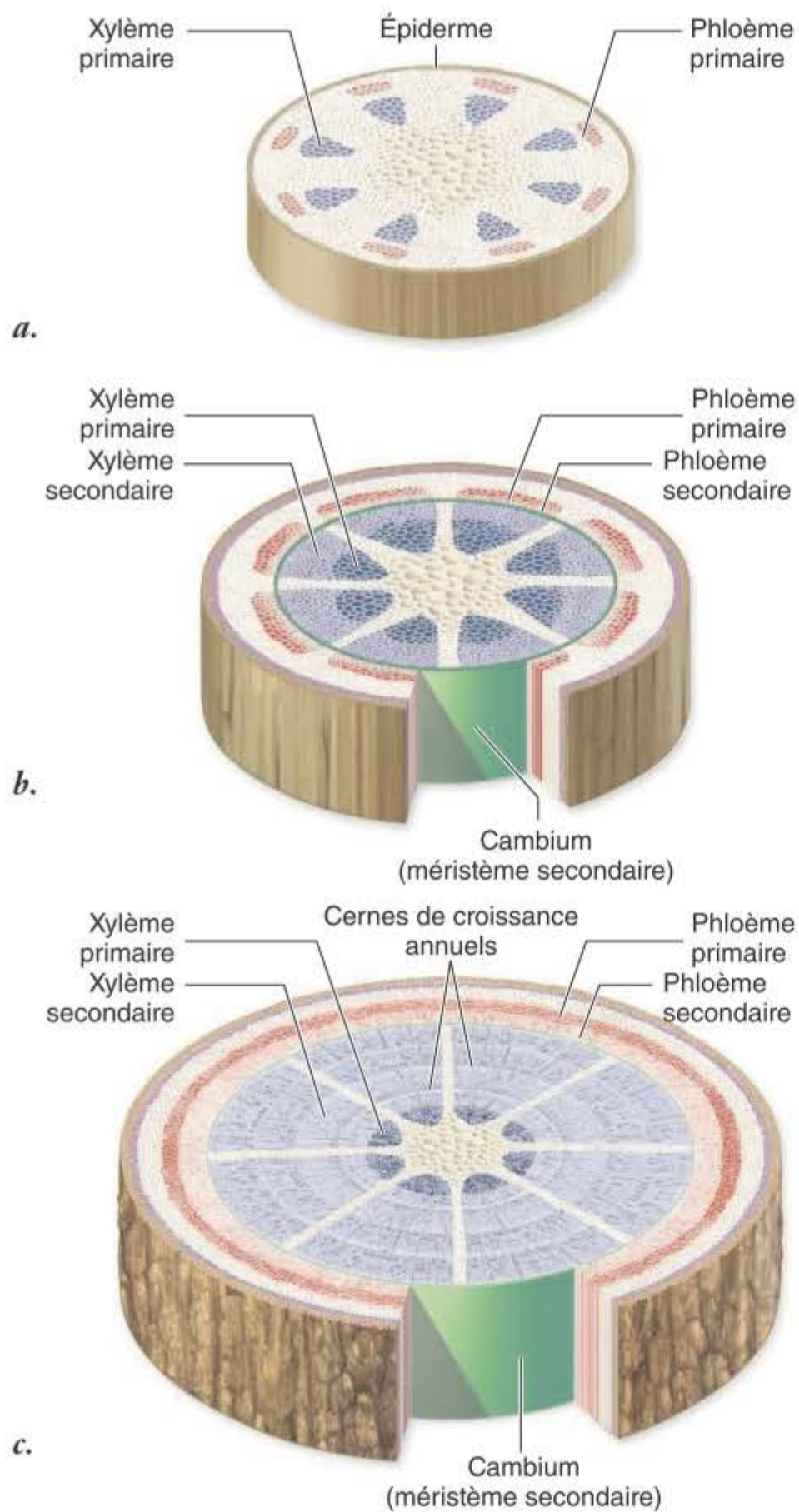


Figure 36.24 Croissance secondaire. *a.* Tant que la croissance secondaire n'a pas débuté dans les tiges d'eudicotylées, les tissus primaires continuent à s'allonger sous l'action du méristème apical responsable de la croissance primaire. *b.* La croissance secondaire résulte de l'activité du cambium, qui produit les tissus secondaires conducteurs et accroît ainsi le diamètre des tiges. *c.* Dans cette tige âgée de quatre ans, les tissus secondaires continuent à s'élargir et le tronc est devenu épais et ligneux. On notera que le cambium forme un cylindre continu tout le long des tiges et des racines qui réalisent une croissance secondaire.

Il est utile, lorsqu'on observe des organes modifiés, de se souvenir que les tiges présentent des nœuds porteurs de feuilles, des entre-nœuds et des bourgeons axillaires, toutes structures absentes des racines.

Bulbes. Les bulbes d'oignons, de tulipes ou de lis sont en réalité des bourgeons volumineux associés à une touffe de racines adventives à leur base (figure 36.28a). La majeure part du *bulbe* est représentée par les feuilles charnues entourant un petit apex. Pour la plupart des bulbes, le feuillage produit provient de l'apex, protégé par des feuilles de stockage gonflées de réserves l'année précédente.

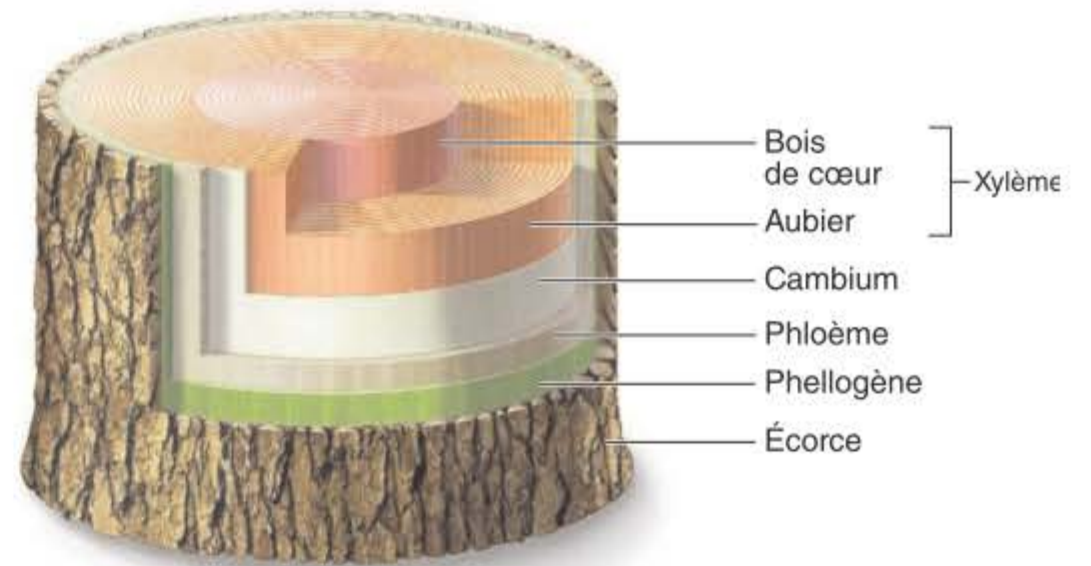


Figure 36.25 Bûche. Le cambium produit des anneaux de xylème secondaire (aubier et bois de cœur) et de phloème secondaire ; le phellogène produit le liège et le phelloderme

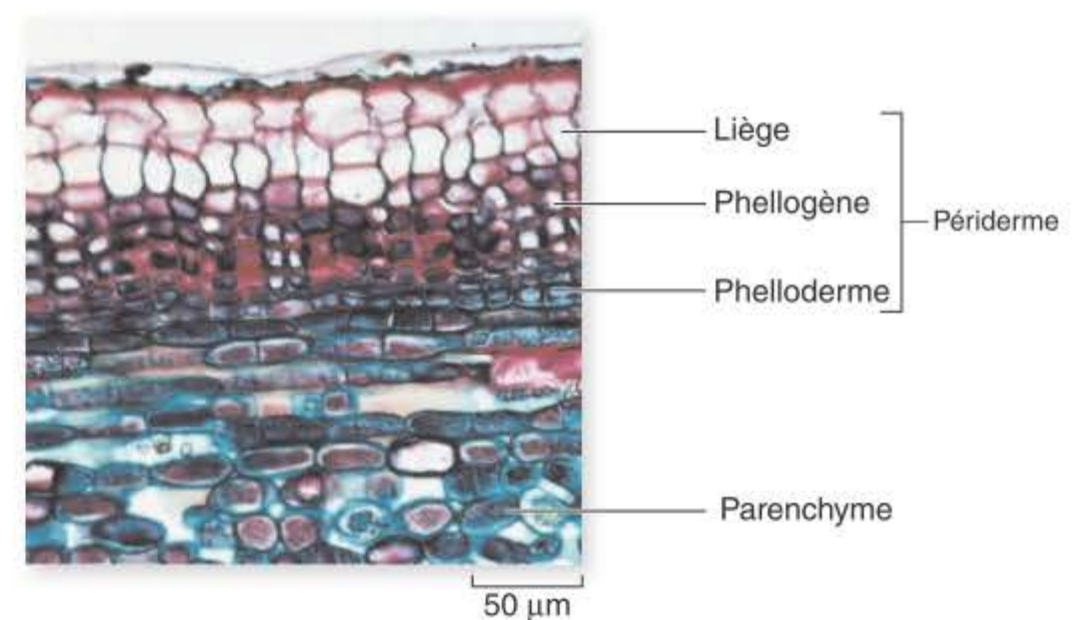


Figure 36.26 Section à travers un périderme. Stade précoce de développement du périderme dans un peuplier (*Populus sp.*).

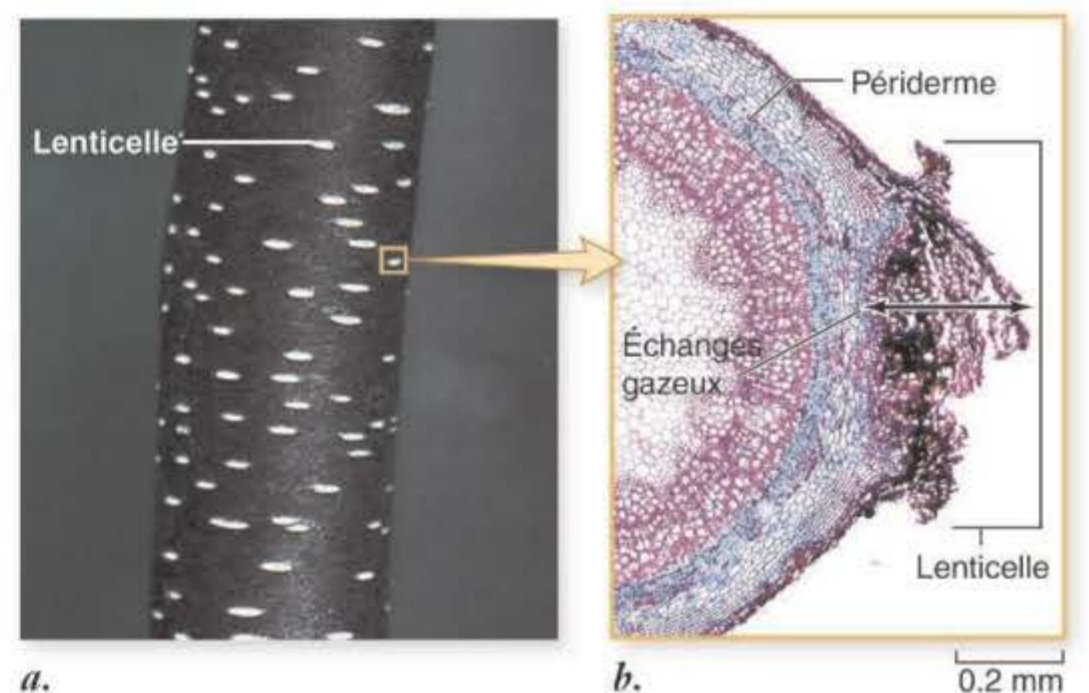


Figure 36.27 Prendre la nouvelle figure Lenticelles. *a.* Les nombreuses petites taches saillantes et pâles visibles sur cette écorce de cerisier (*Prunus cerasifera*) sont des lenticelles, qui permettent des échanges gazeux entre l'atmosphère et les tissus sous-jacents à l'écorce des plantes ligneuses. *b.* Section transversale à travers une lenticelle d'un rameau de sureau (*Sambucus canadensis*).

Cormes. Crocus, glaïeuls et nombre d'autres plantes ornementales forment des cormes, superficiellement similaires aux bulbes. Une coupe effectuée à travers un *corme* permet cependant de constater qu'il ne contient pas de feuilles charnues mais consiste essentiellement en une tige portant quelques feuilles brunes, parcheminées, non fonctionnelles et, sur sa face inférieure, des racines adventives.

Rhizomes. Les graminées vivaces, les fougères, les iris et beaucoup d'autres plantes produisent des *rhizomes*, c'est-à-dire des tiges horizontales souterraines, souvent situées non loin de la surface du sol (figure 36.28b). Chaque nœud porte une petite feuille écailleuse très discrète et un bourgeon axillaire. Les feuilles produites au sommet du rhizome peuvent par contre prendre un grand développement et photosynthétiser. Des racines adventives sont produites tout le long du rhizome, surtout sur sa face inférieure.

Stolons. Les fraisiers produisent des tiges horizontales à entre-nœuds allongés et qui, contrairement aux rhizomes, croissent à la surface du sol ; on les appelle *stolons*. Plusieurs stolons peuvent rayonner autour d'une même plante (figure 36.28c).

Tubercules. Les pommes de terre (*Solanum tuberosum*) produisent des rhizomes à l'extrémité desquels ils accumulent des glucides de réserve, dans des tissus parenchymateux formant un *tubercule* (figure 36.28d). À maturité les rhizomes meurent. Les « yeux » d'un tubercule de pomme de terre sont des bourgeons axillaires formés à l'aisselle de feuilles en forme de petites écailles, dont on n'aperçoit bientôt plus que la cicatrice, ces feuilles se détachant précocement du tubercule. On ne cultive pas les pommes de terre à partir de graines mais par voie végétative, à partir de

fragments de tubercules porteurs d'au moins un œil ; c'est le développement de ce dernier qui donne naissance à un nouveau plant de pomme de terre.

Vrilles. De nombreuses plantes grimpantes telles que la vigne ou la vigne vierge produisent des tiges modifiées dénommées *vrilles* ; celles-ci permettent à la plante de grimper sur leur support en s'y enroulant (figure 36.28e). Toutes les vrilles ne sont cependant pas des tiges : celles des potirons ou des pois par exemple sont respectivement des feuilles ou des folioles modifiées.

Cladodes. Certains cactus et d'autres plantes forment des tiges aplaties, photosynthétiques, ressemblant à des feuilles et appelées *cladodes* (figure 36.28f). Les feuilles de cactus quant à elles sont modifiées en épines (voir section 36.5).

Synthèse 36.4

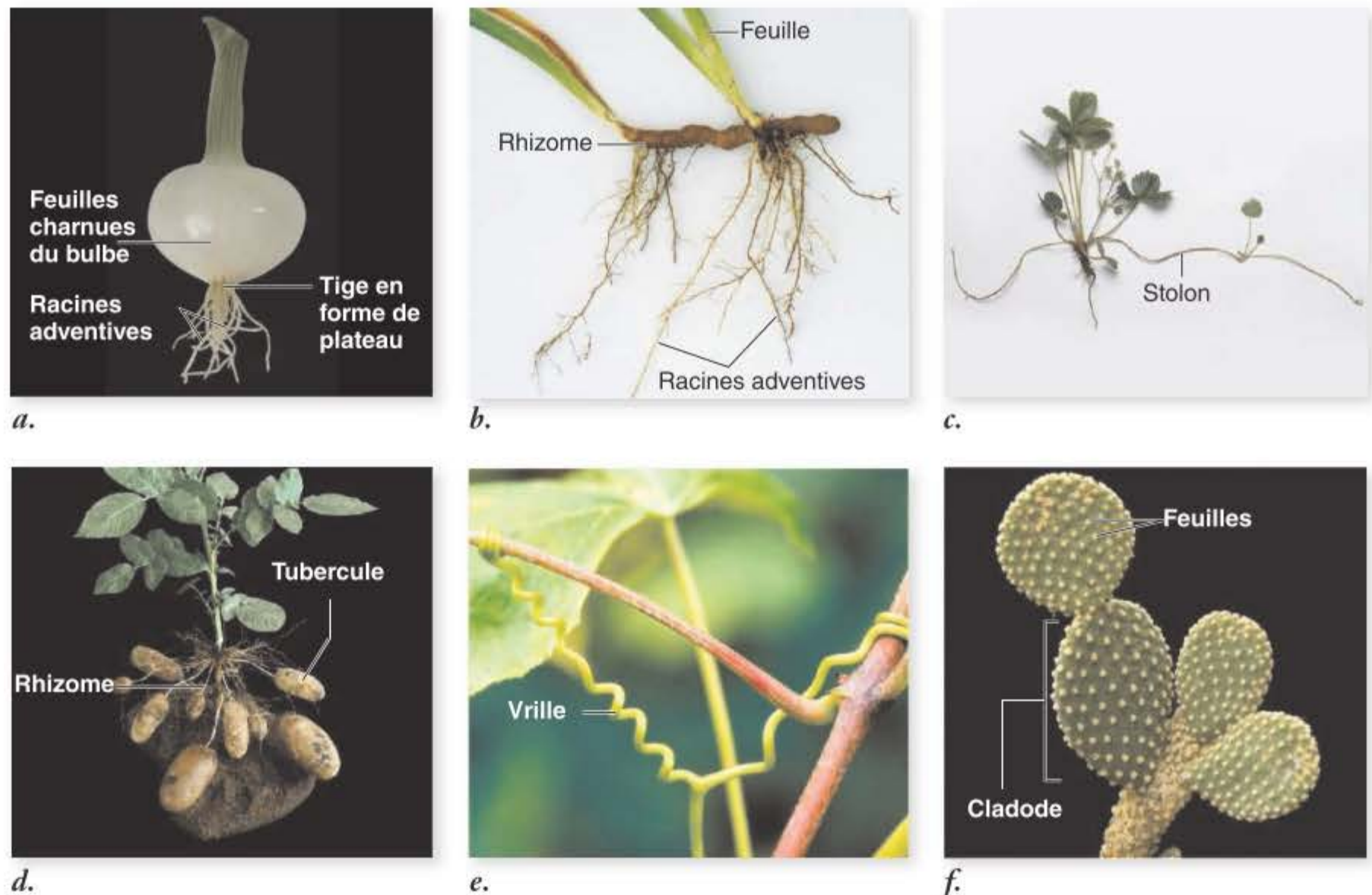
Les tiges croissent à partir d'un méristème apical ou latéral. Les bourgeons axillaires peuvent former des tiges feuillées et des fleurs. Chez les monocotylées, les faisceaux sont dispersés de manière homogène au sein du tissu fondamental ; chez les eudicotylées, ils sont disposés en un anneau situé entre une moelle et un cortex de tissus fondamentaux. Certaines plantes produisent des tiges modifiées à fonctions diverses : support, reproduction végétative, stockage de réserves.

- Expliquer comment une plante dont un herbivore a mangé le sommet de la tige est capable de fleurir et de se reproduire.

Figure 36.28

Tiges modifiées.

a. bulbe ; b. rhizome ;
c. stolon ; d. tubercule ;
e. vrille ; f. cladode



36.5 Les feuilles, siège de la photosynthèse

Objectifs

1. Relier structure et fonction de la feuille dans la photosynthèse.
2. Expliquer comment la structure des feuilles affecte l'échange de gaz et la perte d'eau.

Les feuilles, qui trouvent leur origine dans des primordiums formés par le méristème apical (voir figure 36.20), sont essentielles à la vie telle que nous la connaissons car elles sont le siège principal de la photosynthèse en dehors des océans et sont donc à la base de la chaîne alimentaire. C'est par augmentation du volume des cellules mais aussi par quelques divisions cellulaires que la feuille s'épanouit. De même que les membres du corps humain, la feuille a une structure déterminée, c'est-à-dire que sa croissance s'arrête à maturité. Les feuilles sont essentielles à la plante ; leur disposition, leur taille, leur forme et leur structure interne sont donc très importantes et leur diversité représente des adaptations aux conditions du milieu.

Les feuilles sont des extensions du méristème apical de la tige. Au moment où elles émergent, sous forme de primordiums, elles ne sont pas vouées à évoluer en feuilles, comme le montrent des expériences dans lesquelles des primordiums foliaires de fougère ou de coléus sont excisés et cultivés *in vitro* ; s'ils sont suffisamment jeunes, ils se développeront en tiges et non en feuilles. Le positionnement et les premières divisions cellulaires du primordium dans le bourgeon se réalisent donc avant que ne soit fixée sa voie de différenciation menant à la formation d'une feuille.

La structure externe de la feuille reflète la morphologie de son système conducteur

On distingue deux types morphologiques de feuilles, signe de leurs origines différentes dans l'évolution. Une **microphyll** possède une nervure unique provenant du cylindre conducteur de la tige et ne s'étendant pas sur toute la longueur de la feuille ; elle est de petite taille et caractéristique de l'embranchement des Lycophytes (voir chapitre 30). Les feuilles de la plupart des plantes sont plus grandes et possèdent plusieurs et parfois de nombreuses nervures ; on les appelle **mégaphylles**.

Les feuilles de la majorité des eudicotylées comportent une partie aplatie, le **limbe**, et une partie en forme de pédicelle, le **pétiole**, alors que les monocotylées sont généralement dépourvues de pétiole. La forme aplatie du limbe indique un passage de la symétrie radiaire à une symétrie dorso-ventrale ; elle accroît considérablement la surface photosynthétique. On commence à comprendre le mécanisme d'un tel changement grâce à l'analyse de mutants ne présentant pas ce caractère dorso-ventral (figure 36.29).

Dans certaines plantes le pétiole porte à sa base une paire de **stipules**. Les stipules ont une forme aplatie ou épineuse (comme dans le robinier faux-acacia, *Robinia pseudo-acacia*) ou encore glanduleuse (comme dans le prunier-cerise, *Prunus cerasifera*) ; elles peuvent être minuscules ou atteindre la moitié de la surface du limbe. Les feuilles de monocotylées sont habituellement dépourvues de pétiole et leur base s'élargit souvent en une gaine qui embrasse la tige.

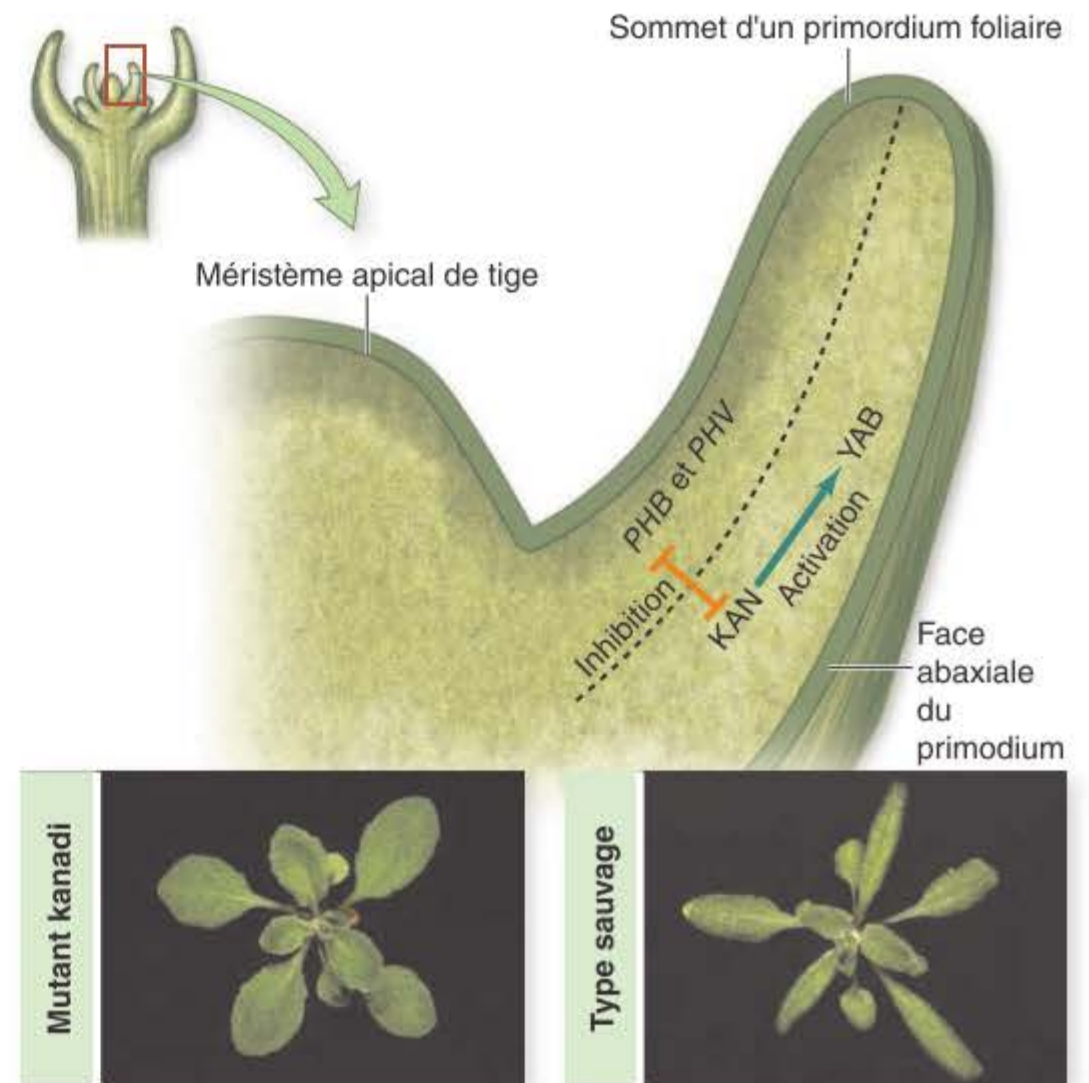


Figure 36.29 Différenciation des faces adaxiale et abaxiale des feuilles. Plusieurs gènes, parmi lesquels *PHABULOSA* (*PHB*), *PHAVOLUTA* (*PHV*), *KANADI* (*KAN*) et *YABBI* (*YAB*) participent à la différenciation des faces adaxiale et abaxiale des feuilles d'*Arabidopsis*. Les ARN de *PHB* et de *PHV* sont limités à la face adaxiale ; *KAN* et *YAB* sont exprimés dans les cellules de la face abaxiale. *PHB* et *KAN* ont une relation antagoniste, limitant l'expression de l'autre à des régions distinctes de la feuille. *KAN* induit l'expression de *YABBI* et le développement de la face abaxiale de la feuille. En absence de *KAN*, la face abaxiale se développe comme la face adaxiale.

Le limbe est parcouru de **nervures** (terme désignant les faisceaux conducteurs du limbe), formées de phloème et de xylème. Les monocotylées possèdent en général plusieurs nervures principales parallèles, tandis que les nervures des feuilles d'eudicotylées forment un réseau complexe, ramifié (figure 36.30).

Il existe une grande diversité de formes de limbes, d'ovale à profondément lobée ou encore subdivisée en folioles. Les **feuilles simples**

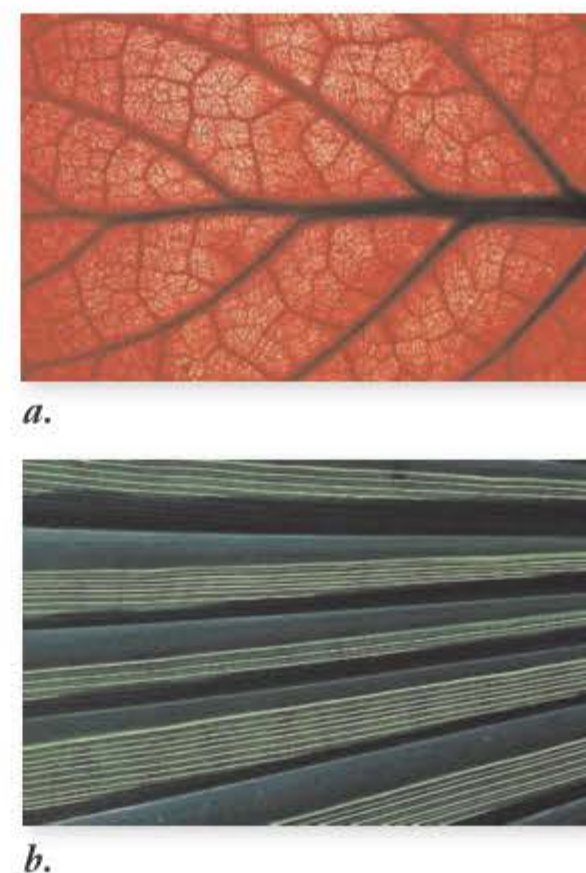


Figure 36.30 Feuilles d'eudicotylées et de monocotylées. *a.* Les feuilles d'eudicotylées, comme celles de cette parente sri lankaise de la violette africaine (*Saintpaulia* sp.), présentent un système de nervures réticulé. *b.* Les feuilles de monocotylées, comme celles de ce chou palmiste (*Sabal palmetto*), ont des nervures parallèles. La feuille d'eudicotylée a été éclaircie à l'aide de réactifs chimiques et ses nervures mises en évidence à l'aide d'un colorant rouge.

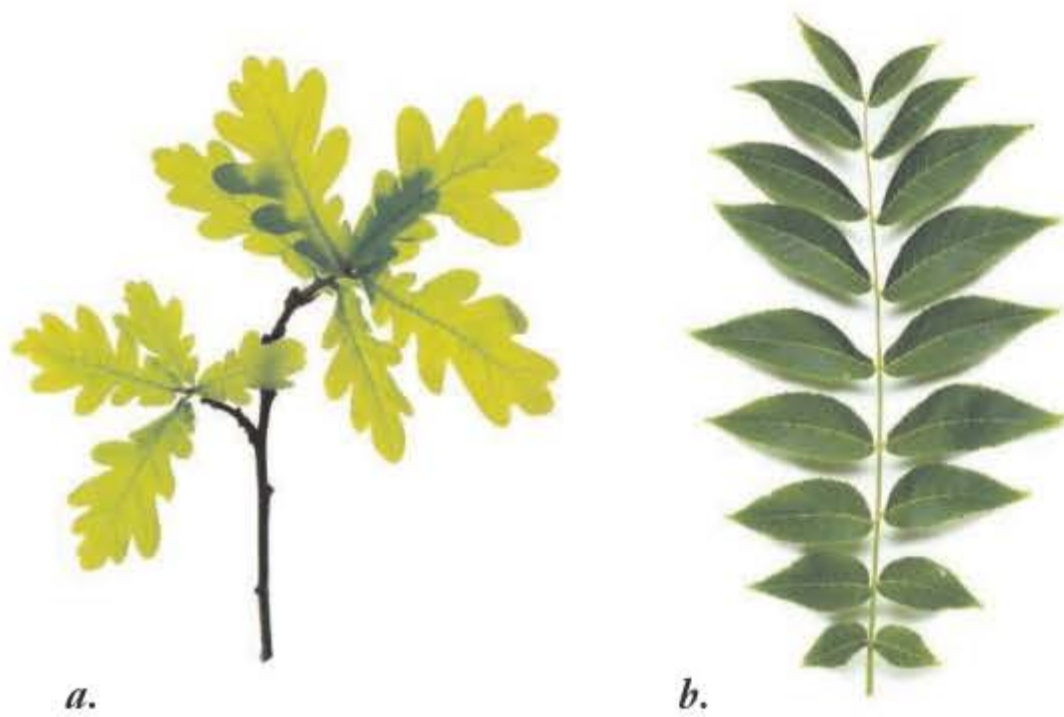


Figure 36.31 Feuilles simples et feuilles composées. a. Feuille simple, profondément lobée, de chêne pédonculé (*Quercus robur*). b. Feuille composée pennée de noyer noir (*Fragaria nigra*). Une feuille composée est associée à un seul bourgeon axillaire.

(figure 36.31a), comme celles de lilas ou de bouleau, ont un limbe d'une seule pièce, mais qui peut être dentelé ou plus ou moins profondément lobé comme par exemple chez les érables ou les chênes.

Le limbe des **feuilles composées** (frêne, sureau, noyer...) est divisé en folioles (figure 36.31b). La relation entre le développement des feuilles simples et celui des feuilles composées n'est pas élucidée. Deux hypothèses s'affrontent : (1) une feuille composée serait une feuille simple profondément lobée, ou (2) une feuille composée disposerait d'un programme de développement similaire à celui des tiges, et chaque foliole serait à l'origine une feuille. La question est actuellement abordée à l'aide de mutations connues, qui convertissent des feuilles composées en feuilles simples (figure 36.32).

La structure interne de la feuille régule les échanges gazeux et l'évaporation

La feuille est entièrement couverte d'un épiderme transparent ; la plupart des cellules épidermiques sont dépourvues de chloroplastes. Comme on l'a vu antérieurement (section 36.2), l'épiderme possède une *cuticule* imperméabilisante d'épaisseur variable et peut comporter divers types de trichomes. De nombreux *stomates* (figure 36.33) sont généralement présents dans l'épiderme abaxial (le plus souvent tourné vers le sol), plus rarement dans l'épiderme adaxial.

Le **mésophylle** est le tissu situé entre les épidermes adaxial et abaxial. Il est parcouru de nervures (faisceaux conducteurs) de dimensions variées. Les feuilles d'eudicotylées ont le plus souvent deux types de mésophylle. Sous l'épiderme adaxial on trouve une, deux ou parfois plusieurs assises de cellules de *chlrenchyme* (parenchyme pourvu de chloroplastes), cylindriques ou en forme de tonneaux, étroitement disposées côte à côte, qui constituent le mésophylle palissadique (figure 36.34). Certaines plantes, parmi lesquelles diverses espèces d'*Eucalyptus*, ont des feuilles à port vertical plutôt qu'horizontal et qui présentent un parenchyme palissadique sous les deux épidermes.

Entre le mésophylle palissadique et l'épiderme abaxial, les feuilles d'eudicotylées possèdent le plus souvent un mésophylle dit

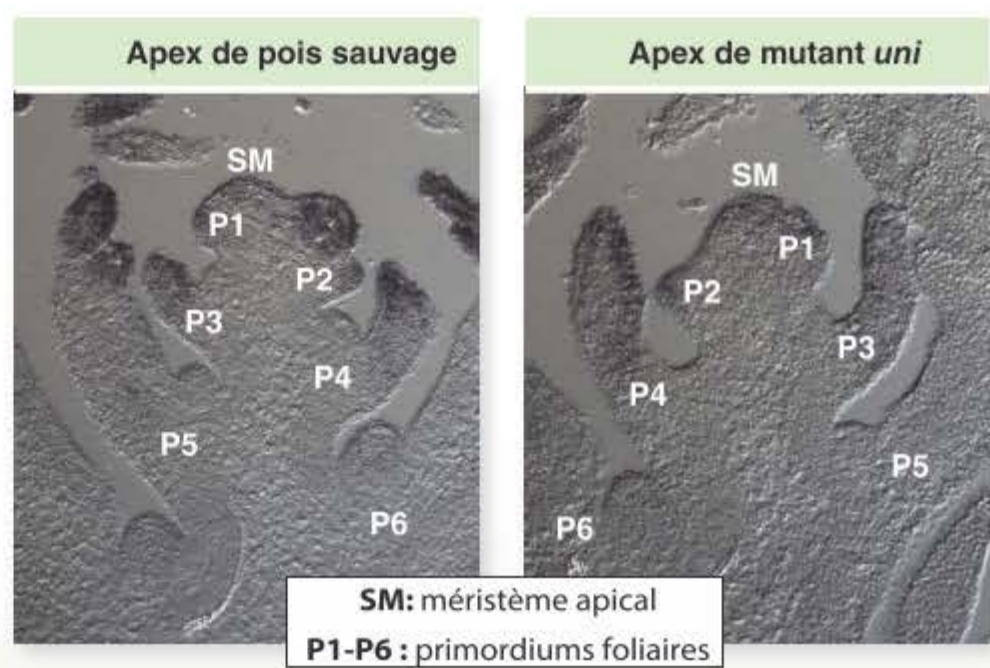
DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse : le gène UNIFOLIATA (UNI) est nécessaire pour le développement des feuilles composées du pois (*Pisum sativum*).

Prédiction : Le développement des primordiums foliaires du pois sauvage exprime le gène UNI tandis que le mutant *uni* ne l'exprime pas.



Expérience : réaliser des sections longitudinales axiales fines de bourgeons de pois sauvage et muté et les observer au microscope ; détecter la présence d'ARN UNI par traitement préalable des sections à l'aide d'une sonde d'ADN simple brin marquée qui s'hybridera spécifiquement sur l'ARN UNI.



Résultat : l'ARN UNI est détecté dans les deux coupes, mais plus faiblement dans le mutant.

Conclusion : le gène *uni* est transcrit, mais moins que le gène sauvage. La prédiction n'est donc pas vérifiée.

Expériences complémentaires : bien que le gène *uni* soit exprimé, les primordiums ne se développent pas en feuilles composées ; affiner l'hypothèse et proposer une expérience pour tester l'hypothèse révisée.

Figure 36.32 Contrôle génétique du développement de la feuille.

spongieux ou lacuneux, caractérisé par la présence de nombreux espaces intercellulaires remplis de gaz. Ceux-ci sont reliés aux stomates et participent aux échanges gazeux de la feuille avec l'extérieur, y compris à l'élimination de vapeur d'eau. Chez les monocotylées, les épidermes adaxial et abaxial sont fort semblables et le mésophylle n'est pas différencié en mésophylles palissadique et spongieux. Par contre, les cellules bordant les faisceaux sont distinctes et sont le site de la fixation du carbone. Cette caractéristique anatomique s'accompagne souvent d'un mode particulier de métabolisme photosynthétique (la *photosynthèse en C₄*), qui permet de limiter les pertes d'énergie liées à la photorespiration en augmentant le rapport CO₂/O₂ (voir chapitre 8). L'anatomie de la feuille tient compte des équilibres délicats à assurer entre perte d'eau, échanges gazeux et transport des produits de la photosynthèse vers les autres régions de la plante.

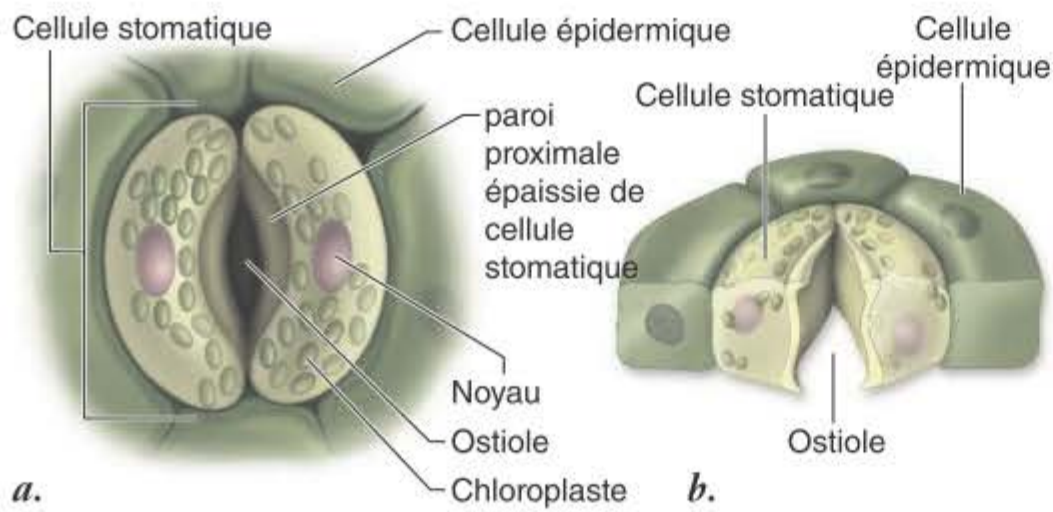


Figure 36.33 Stomate. *a.* Vue de face. *b.* Vue en section transversale.

Les feuilles modifiées sont extrêmement variées

Au cours de leur colonisation de milieux divers (déserts, lacs, forêts tropicales humides...), les plantes ont subi des modifications de leurs organes adaptées à leurs habitats spécifiques. C'est en particulier le cas des feuilles, dont quelques adaptations remarquables sont décrites ci-dessous.

Bractées. Cornouillers (*Cornus*) et roses de Noël (*Helleborus*) ont des petites fleurs verdâtres, discrètes. Ces plantes produisent par contre de grandes feuilles modifiées, appelées **bractées**, blanches ou roses pour les premières, rouges pour les secondes. Ces bractées, qui entourent les fleurs elles-mêmes, y jouent le rôle de pétales. Il y a cependant lieu de noter que les bractées de certaines plantes sont peu apparentes.

Épines. Les feuilles de nombreux cactus et d'autres plantes sont modifiées en épines (voir figure 36.28f). Les épines acérées des cactus sont dissuasives pour les prédateurs. Il ne faut par ailleurs pas confondre les épines avec les aiguillons (des ronces ou des

rosiers par exemple), qui sont de simples excroissances de l'épiderme ou du cortex de la tige.

Feuilles reproductrices. Certaines plantes, parmi lesquelles les *Kalanchoë*, produisent de minuscules plantules sur le pourtour de leurs feuilles. Chacune de ces plantules, comprenant tige feuillée et racine, peut se détacher de la plante-mère et se développer en une plante normale. Une espèce de fougère (*Asplenium rhizophyllum*) produit quant à elle des plantules à l'extrémité de ses feuilles. De nombreuses espèces végétales peuvent régénérer une nouvelle plante à partir d'une feuille isolée mais rares sont celles qui, comme *Kalanchoë* ou *Asplenium*, présentent ce mode d'adaptation sur la plante même.

Feuilles fenêtrées. Plusieurs plantes de régions arides possèdent des feuilles succulentes de forme conique et dont l'extrémité est transparente. Ces feuilles se retrouvent souvent en grande partie couvertes par le sable transporté par le vent, mais leur apex, couvert d'un épiderme et d'une cuticule épais, laisse pénétrer la lumière dans les tissus internes, ce qui permet à la photosynthèse d'avoir lieu sous la surface du sol.

Feuilles d'ombre. Les feuilles ombragées ont tendance à devenir plus grandes mais plus minces et à contenir moins de mésophylle que les feuilles mieux éclairées de la même plante. Cette remarquable plasticité indique le rôle majeur que peuvent exercer des signaux du milieu extérieur sur le développement de la plante.

Feuilles insectivores. On connaît environ 200 espèces de plantes à fleurs dont les feuilles capturent des insectes, dont elles digèrent les parties molles. C'est souvent dans des sols marécageux et acides, déficients en certains éléments essentiels assimilables, que ces plantes se développent, ces éléments leur étant fournis par les insectes digérés.

Certaines plantes (*Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Nepenthes* spp.) possèdent des feuilles en forme d'urnes qui recueillent l'eau de pluie. La surface interne

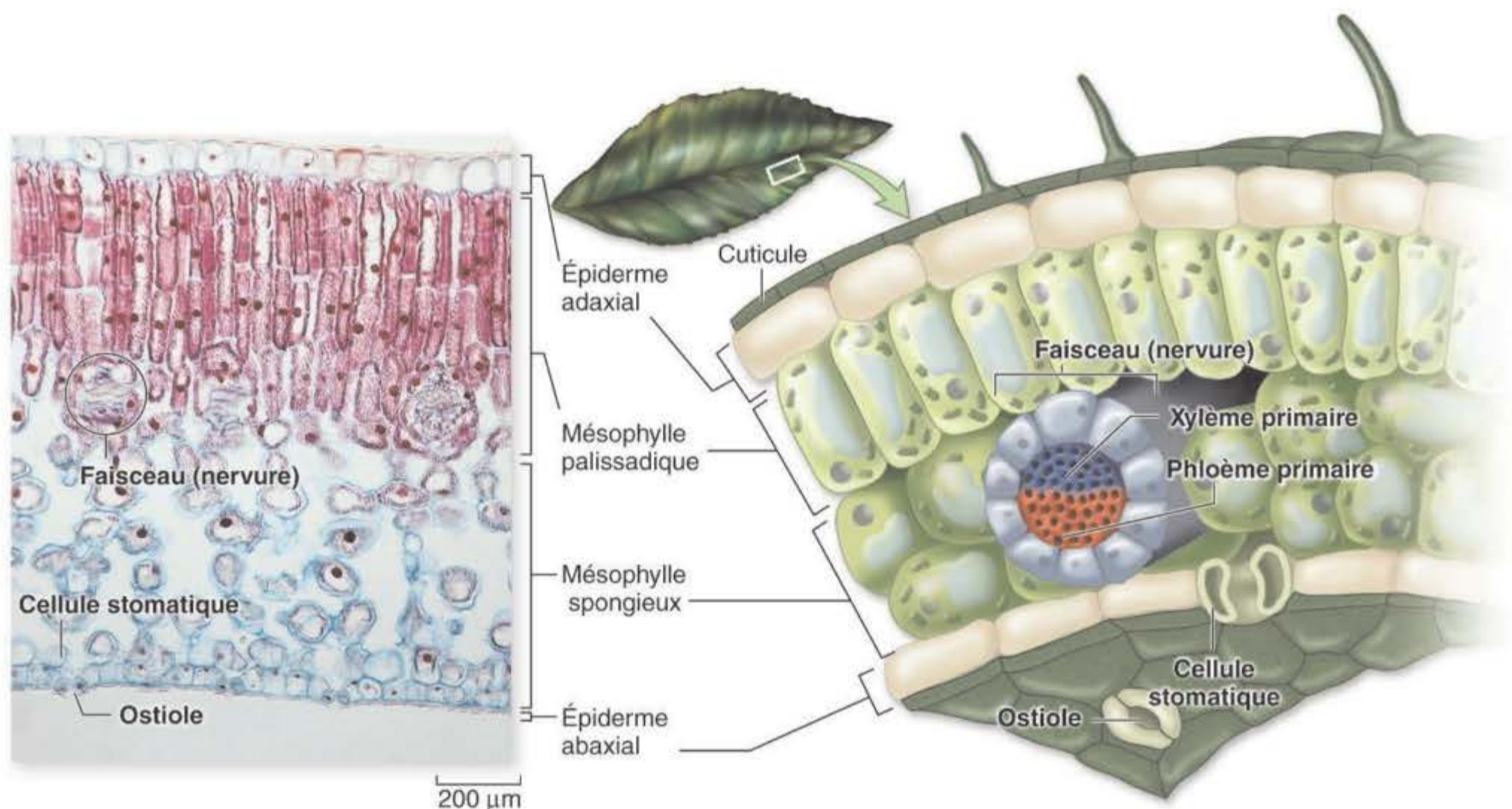


Figure 36.34 Section transversale de feuille. Section transversale de feuille montrant la disposition des parenchymes palissadique et spongieux, un faisceau (ou nervure) et un épiderme comportant un stomate, constitué d'une paire de cellules stomatiques et d'un ostiole.

de ces urnes est lisse mais leur bord supérieur est hérissé de trichomes raides, orientés vers le bas. Lorsqu'un insecte s'engage dans une telle feuille, la probabilité qu'il ne puisse plus en sortir et qu'il s'y noie est grande. Dans cette éventualité, le cadavre de l'insecte sera décomposé par des bactéries présentes dans l'urne ainsi que souvent par des enzymes digestives sécrétées par la feuille ; celle-ci pourra ensuite absorber les produits dissous par la digestion. Les feuilles de rossolis (*Drosera*) quant à elles sont couvertes de glandes qui sécrètent un mucilage visqueux ; les insectes s'y engluent avant d'être digérés par des enzymes digestives sécrétées par d'autres glandes.

Les feuilles de dionée (*Dionaea muscipula*) sont articulées au niveau de leur nervure principale et portent de fins trichomes sensibles sur leur face adaxiale. La stimulation de ces trichomes par un insecte les frôlant provoque une réaction de la feuille, dont les deux lobes se joignent brusquement, emprisonnant l'intrus. Les parties molles de ce dernier seront ensuite digérées par des enzymes digestives, produisant des molécules solubles qui seront absorbées par la feuille. Ce sont les besoins en azote qui sont le plus souvent assurés par ce phénomène. Il est étonnant de constater que la dionée ne survit pas en milieu riche en azote minéral assimilable,

peut-être en raison d'un compromis élaboré au cours de l'évolution qui a mené à sa capacité de capturer et digérer des insectes.

Synthèse 36.5

Il existe une grande variété de formes de feuilles. Une feuille simple possède un limbe d'une seule pièce, une feuille composée possède plusieurs folioles séparées. Les monocotylées possèdent généralement des feuilles aux nervures parallèles, alors que celles des eudicotylées sont parcourues d'un réseau anastomosé de nervures. Les cellules de mésophylle réalisent la photosynthèse ; chez les monocotylées le mésophylle est homogène, chez les eudicotylées il comporte un mésophylle palissadique et un mésophylle spongieux. Il existe des feuilles modifiées pour la reproduction, la protection, la conservation de l'eau, l'absorption de nutriments et même pour la capture de petits animaux.

- Comparer l'anatomie des feuilles de monocotylées et d'eudicotylées en relation avec la photosynthèse.

Résumé

36.1 Organisation générale de la plante : vue d'ensemble

Les plantes vasculaires possèdent racines et tiges

Le système racinaire est essentiellement souterrain ; les racines ancrent la plante dans le sol et absorbent eau et sels minéraux. Le système caulinaire est essentiellement aérien ; il fournit le support pour les feuilles et les fleurs.

Racines et tiges sont constituées de trois types de tissus

Les trois types de tissus sont le tissu de revêtement, le tissu fondamental et le tissu conducteur.

Les méristèmes sont responsables de la croissance

Les cellules méristématiques sont des cellules indifférenciées qui se divisent indéfiniment, donnant naissance à divers types de cellules différenciées (figure 36.3). Les méristèmes apicaux sont situés à l'apex des tiges et près de celui des racines. Les plantes réalisant une croissance secondaire possèdent également des méristèmes latéraux, secondaires, responsables de l'accroissement du diamètre des tiges et des racines.

36.2 Les tissus de la plante

Le tissu de revêtement forme une interface protectrice avec le milieu extérieur

Le premier tissu de revêtement des parties aériennes est l'épiderme, généralement constitué d'une seule assise de cellules et recouvert d'une cuticule de cutine et/ou de cire minimisant les pertes d'eau.

Les cellules stomatiques de l'épiderme contrôlent les échanges gazeux avec le milieu extérieur tandis que les trichomes protègent la plante des herbivores et des pertes d'eau. Les poils absorbants des racines sont des cellules épidermiques (rhizodermiques) qui accroissent la surface d'absorption de la racine.

Les cellules du tissu fondamental exercent plusieurs fonctions, parmi lesquelles le stockage, la photosynthèse et le soutien

Le tissu fondamental est composé principalement de cellules de parenchyme servant à stocker des matières de réserve, à photosynthétiser et à sécréter.

Les cellules de collenchyme et de sclérenchyme fournissent un soutien respectivement souple (cellulosique) et rigide (lignifié).

Le tissu conducteur transporte l'eau et les nutriments dans la plante

Le xylème transporte l'eau et les sels minéraux (sève brute) par le canal de cellules mortes appelées trachéides et éléments de vaisseaux. Les vaisseaux ont évolué à partir des trachéides ; ils ont un diamètre plus important et conduisent de plus grandes quantités d'eau.

Le phloème transporte le saccharose dissous et d'autres molécules organiques (sève élaborée) par le canal de cellules criblées et d'éléments de tubes criblés ; dépourvues de noyau, ces cellules dépendent de cellules voisines pour la réalisation de certaines fonctions.

36.3 Les racines, structures d'ancrage et d'absorption

Les racines sont apparues après les tiges ; elles constituent une innovation majeure ayant permis le développement de la vie hors de l'eau.

Les racines sont adaptées à une croissance souterraine et à l'absorption d'eau et de sels minéraux

On distingue quatre régions dans les racines en développement : (1) la coiffe, qui protège l'apex de la racine, (2) la zone de division cellulaire, contenant le méristème apical, (3) la zone d'élongation, qui allonge la racine et (4) la zone de différenciation, dans laquelle les cellules se différencient (figure 36.14). La zone de différenciation présente une organisation radiaire : stèle conductrice au centre, entourée par le péricycle qui peut produire des racines latérales et les méristèmes latéraux. L'endoderme, situé entre le péricycle et le cortex, contrôle l'entrée d'eau et de solutés dans la stèle. En surface l'épiderme contrôle ce qui entre dans le tissu fondamental.

Des racines modifiées accomplissent diverses fonctions

La plupart des plantes produisent soit un système racinaire pivotant, formé d'une racine principale et de racines latérales nettement plus petites, soit un système fasciculé.

Il existe des racines adventives modifiées à fonction de soutien, de stabilisation, d'absorption de dioxygène, de réserve d'eau, de stockage de nutriments ou de parasitisme d'une plante hôte.

36.4 Les tiges, supports des organes aériens

La tige est un axe soutenant feuilles et fleurs

Les feuilles sont fixées sur la tige au niveau des nœuds. Des bourgeons se développent à l'aisselle des feuilles des eudicotylées (bourgeons axillaires).

Les faisceaux des tiges de monocotylées sont répartis à diverses profondeurs, ceux des eudicotylées sont disposés en un anneau.

Le cambium se développe entre le xylème (orienté vers le centre) et le phloème (orienté vers la périphérie) ; il permet une croissance secondaire.

Reproduction végétative et stockage de nutriments sont assurés par des tiges modifiées

Bulbes, cormes, rhizomes, stolons, tubercules, cladodes et certaines vrilles sont des tiges modifiées.

36.5 Les feuilles, siège de la photosynthèse

Les feuilles sont les sites principaux de la photosynthèse. L'environnement influence la disposition, la forme, la taille et la structure interne des feuilles.

La structure externe de la feuille reflète sa morphologie fasciculaire

Les faisceaux sont en général disposés parallèlement chez les monocotylées tandis qu'ils forment un réseau ramifié chez les eudicotylées. Les feuilles de la plupart des eudicotylées ont un limbe aplati et un pétiole mince ; les monocotylées sont généralement dépourvues de pétiole.

Les limbes sont simples ou composés.

La structure interne de la feuille contrôle les échanges gazeux et l'évaporation

Les tissus de la feuille comprennent l'épiderme et ses stomates, les tissus conducteurs et le mésophylle, siège de la photosynthèse.

Dans les feuilles d'eudicotylées à port horizontal le mésophylle comprend des cellules palissadiques, situées sous l'épiderme adaxial, et des cellules spongieuses, sous l'épiderme abaxial.

Le mésophylle des feuilles de monocotylées est généralement homogène.

Il existe divers types de feuilles modifiées

Certaines feuilles présentent des formes très variées et sont adaptées à diverses fonctions : reproduction, protection, stockage, capture d'animaux...



Questions

COMPRÉHENSION

- Quelles cellules perdent leur contenu vivant à maturité ?
 - le parenchyme
 - les cellules compagnes
 - le collenchyme
 - le sclérenchyme
- Les cellules conductrices de la sève organique d'un chêne sont appelées
 - trachéides
 - vaisseaux
 - cellules compagnes
 - éléments de tubes criblés
- Les poils absorbants prennent naissance
 - dans la zone de division cellulaire
 - dans la zone d'élongation
 - dans la zone de différenciation
 - dans plus d'une de ces zones
- Les racines diffèrent des tiges par le fait qu'elles sont dépourvues
 - d'éléments de vaisseaux
 - de nœuds
 - d'épiderme
 - de tissu fondamental
- Laquelle des affirmations suivantes concernant les cellules méristématiques est-elle incorrecte ?
 - une cellule méristématique se divise en deux cellules-filles dont l'une restera méristématique tandis que l'autre se différenciera
 - les cellules méristématiques possèdent des parois secondaires protectrices
 - les méristèmes apicaux de tige sont protégés par des primordiums foliaires
 - les méristèmes apicaux de racine sont protégés par une coiffe
- Contrairement aux tiges d'eudicotylées, les tiges de monocotylées sont dépourvues de
 - faisceaux
 - parenchyme
 - moelle
 - épiderme
- La fonction des cellules stomatiques est
 - de permettre l'absorption de dioxyde de carbone
 - de repousser insectes et autres herbivores
 - de soutenir les tissus de la feuille
 - de permettre l'absorption d'eau
- Les parenchymes palissadique et spongieux sont caractéristiques du mésophylle
 - des monocotylées
 - des eudicotylées
 - des monocotylées et des eudicotylées
 - ni des monocotylées ni des eudicotylées
- Les systèmes racinaire et caulinaire des plantes vasculaires diffèrent par le fait que
 - les racines ne réalisent pas de croissance secondaire
 - les racines produisent une structure secondaire mais ne produisent pas d'écorce
 - les racines comportent des zones d'élongation bien marquées, contrairement aux tiges
 - les racines sont capables de stocker des matières de réserve, contrairement aux tiges

10. Laquelle de ces propositions est-elle INEXACTE à propos des tiges de plantes vasculaires ?
- les tiges sont constituées de segments itératifs comportant nœuds et entre-nœuds
 - la croissance primaire ne se réalise qu'au niveau du méristème apical de la tige
 - les tissus conducteurs sont disposés en un cercle ou dispersés à des profondeurs diverses de celle-ci
 - les tiges peuvent comporter des stomates
11. Laquelle des associations suivantes est-elle inexacte ?
- xylème—transport des sels minéraux
 - phloème—constituant d'une partie de l'écorce
 - trichome—diminution de l'évaporation
 - collenchyme—réalisation de la photosynthèse

APPLICATIONS

- Il y a quinze ans vos parents ont fixé une balançoire à la branche la plus basse du grand arbre de votre jardin. Aujourd'hui vous pouvez constater que la distance de la balançoire au sol n'a pas changé depuis cette époque. La raison en est que :
 - le tronc subit une croissance secondaire
 - le tronc fait partie du système de croissance primaire mais cette partie du tronc ne subit plus d'élongation
 - les arbres ne disposent pas de méristèmes apicaux et ne grandissent donc pas
 - vous êtes l'objet d'une hallucination car il est impossible que la balançoire ne se soit pas élevée au cours de la croissance de l'arbre
- Les plantes se caractérisent par une croissance indéterminée ; celle-ci est possible parce que
 - toutes les parties des plantes comportent des régions méristématiques responsables de croissance primaire
 - toutes les parties des plantes peuvent donner naissance à un tissu méristématique
 - les cellules méristématiques se renouvellent constamment
 - toutes les cellules végétales se divisent indéfiniment
- Si le péricycle de la racine se localisait au niveau du rhizoderme, en quoi la croissance de la racine serait-elle affectée ?
 - il n'y aurait pas de croissance secondaire dans la zone différenciée de la racine
 - le méristème apical de la racine produirait des tissus conducteurs au lieu de tissus de revêtement
 - rien ne changerait, puisque le péricycle est normalement situé à proximité du rhizoderme
 - les racines latérales seraient produites à partir de la région périphérique de la racine et ne seraient pas connectées aux tissus conducteurs
- De nombreux légumes sont actuellement cultivés en hydroponie, technique dans laquelle le système racinaire est maintenu dans une solution aqueuse. Laquelle des structures de la racine n'est-elle plus utile dans ce cas ?

a. le rhizoderme	c. la coiffe
b. le xylème	d. l'écorce

- Quand on pèle des pommes de terre, on élimine
 - le tissu de revêtement
 - le tissu conducteur
 - le tissu fondamental
 - les tissus de revêtement et conducteurs
 - les tissus de revêtement, conducteurs et fondamentaux
- Il est possible de déterminer l'âge d'un chêne en comptant les cernes annuels de _____ formés par _____
 - xylème primaire ; le méristème apical
 - phloème secondaire ; le cambium
 - tissu de revêtement ; le phellogène
 - xylème secondaire ; le cambium
- Les organes des plantes sont formés par
 - division cellulaire des tissus méristématiques
 - positionnement approprié des cellules par migration dans le tissu
 - élimination de chromosomes dans les cellules les produisant
 - a et b sont corrects
- En allant du centre vers la périphérie d'un tronc de chêne, quelle est la séquence de types cellulaires rencontrés ?
 - moelle, xylème secondaire, xylème primaire, cambium, phloème primaire, phloème secondaire, phellogène, liège
 - moelle, xylème primaire, xylème secondaire, cambium, phloème secondaire, phloème primaire, phellogène, liège
 - moelle, xylème primaire, xylème secondaire, cambium, phloème secondaire, phloème primaire, liège, phellogène
 - moelle, phloème primaire, phloème secondaire, cambium, xylème secondaire, xylème primaire, phellogène, liège
- Laquelle des suppressions suivantes serait-elle la plus efficace pour tuer un arbre ?
 - le cambium
 - le liège
 - le phellogène
 - le phloème primaire

RÉVISION

- Comment distinguer si un légume maraîcher est une racine ou une tige, sur base d'une observation macroscopique et sur base d'un examen microscopique d'une section transversale du légume ?
- Les tubercules de pommes de terre produits dans un sol humide ont souvent des lenticelles de grande dimension ; quelle est la signification adaptative de ce caractère ?
- L'accroissement de la population humaine sur notre planète pose le problème d'une production suffisante de nourriture. Si on essayait de créer une plante de culture idéale, quelles caractéristiques serait-il souhaitable de lui conférer ?