

Anatomie, croissance et développement des plantes vasculaires

35



VOS OUTILS INTERACTIFS

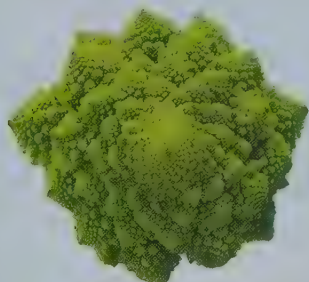


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ Figure 35.1 Art numérique ?

CONCEPTS CLÉS

- 35.1** Les végétaux possèdent une organisation hiérarchique constituée d'organes, de tissus et de cellules
- 35.2** Les méristèmes apicaux et latéraux engendrent les cellules nécessaires à la croissance primaire et à la croissance secondaire
- 35.3** La croissance primaire produit l'allongement des racines et des pousses
- 35.4** La croissance secondaire fait augmenter le diamètre des tiges et des racines des plantes ligneuses
- 35.5** La croissance, la morphogénèse et la différenciation cellulaire façonnent la structure des végétaux



Les plantes feraient-elles de l'art numérique ?

L'objet illustré à la **figure 35.1** n'est pas la création d'un spécialiste de l'art informatique. Il s'agit d'une tête de chou bien réelle, le chou romanesco (*Brassica oleracea* var. *botrytis*), un proche parent comestible du brocoli. Chacun de ses fleurons est une reproduction en miniature du chou romanesco entier (voir en bas de page), ce qui lui confère sa beauté fascinante. (Les mathématiciens appellent ces formes répétitives des *fractales*.) Si le chou romanesco semble être le résultat d'une création numérique, c'est parce que son schéma de croissance suit une séquence d'instructions répétitive. Comme dans la plupart des végétaux, l'apex (extrémité) des tiges en croissance élabore de façon répétée un motif de tige... de feuille... de bourgeon. Ces schémas de développement répétitifs sont génétiquement déterminés et soumis à la sélection naturelle. Par exemple, une mutation qui raccourcit les segments de tiges entre les feuilles crée une plante plus touffue. Si, grâce à cette structure modifiée, la plante est en mesure d'accéder plus facilement à des ressources comme la lumière et peut ainsi produire une descendance plus nombreuse, ce caractère se répétera alors plus fréquemment chez les générations suivantes : la population aura ainsi évolué.

Le chou romanesco respecte de façon exceptionnelle son organisation structurale fondamentale. La majorité des végétaux présentent une très grande diversité de formes, étant donné que leur croissance, beaucoup plus que celle des animaux, est influencée par les conditions environnementales locales. Tous les lions adultes, par exemple, ont quatre pattes et sont à peu près de la même taille, mais les chênes se distinguent par le nombre et la disposition de leurs branches. Cette différence s'explique par le fait que les végétaux réagissent aux difficultés et aux possibilités

de leur environnement immédiat en modifiant leur croissance, alors que les animaux réagissent habituellement en se déplaçant. L'éclairage latéral d'une plante, par exemple, crée des asymétries dans son plan d'organisation corporelle fondamentale. Les branches croissent plus rapidement du côté éclairé d'une tige que du côté ombragé, ce qui représente un changement structural avantageux pour la photosynthèse. Les changements qui surviennent dans la croissance et le développement augmentent la capacité de la plante à obtenir des ressources dans son environnement immédiat.

Dans les chapitres 29 et 30, nous avons donné un aperçu de la diversité des végétaux et traité des plantes vasculaires et non vasculaires. La sixième partie portera principalement sur les plantes vasculaires, en particulier les angiospermes, car les plantes à fleurs servent de producteurs principaux dans de nombreux écosystèmes et ont une grande importance en agriculture. Dans le présent chapitre, nous explorerons la croissance non reproductrice (racines, tiges et feuilles), et nous nous concentrerons sur les deux principaux groupes d'angiospermes : les eudicotylédones et les monocotylédones (voir la figure 30.16). Plus loin, au chapitre 38, nous examinerons la croissance reproductrice des angiospermes, c'est-à-dire les fleurs, les graines et les fruits.

CONCEPT **35.1**

Les végétaux possèdent une organisation hiérarchique constituée d'organes, de tissus et de cellules

Comme la plupart des animaux, les végétaux sont composés de cellules, de tissus et d'organes. Une **cellule** est l'unité fondamentale du vivant. Un **tissu** est un ensemble de cellules, constitué d'un ou de plusieurs types de cellules, qui, ensemble, remplissent une fonction spécialisée. Un **organe** est constitué de divers tissus qui, ensemble, exécutent des fonctions particulières. En étudiant la hiérarchie des éléments structuraux des végétaux, gardez à l'esprit que la sélection naturelle a produit les formes des végétaux qui correspondent à leur fonction à tous les niveaux d'organisation. Nous commencerons notre étude de ces éléments structuraux par les organes, étant donné qu'ils sont les plus familiers et les plus faciles à observer.

Les trois organes fondamentaux des plantes vasculaires: les racines, les tiges et les feuilles

ÉVOLUTION Les plantes vasculaires ont une morphologie fondamentale qui reflète leur évolution sur la terre ferme, où elles doivent puiser leurs ressources dans deux milieux très différents : l'un souterrain, l'autre aérien. Elles doivent tirer l'eau et les minéraux du sol, et capter le dioxyde de carbone (CO₂) et la lumière dans l'air. La capacité d'acquérir ces ressources efficacement est attribuable à l'évolution de trois organes fondamentaux : les racines, les tiges et les feuilles. Ces organes forment le **système racinaire**, qui comprend les racines, et le **système caulinaire**, qui comprend les tiges et les feuilles (figure 35.2). Une **pousse** comprend une tige, ses feuilles ainsi que les structures reproductrices. Une *pousse végétative* ne comporte pas de structures reproductrices, contrairement à une *pousse reproductrice*.

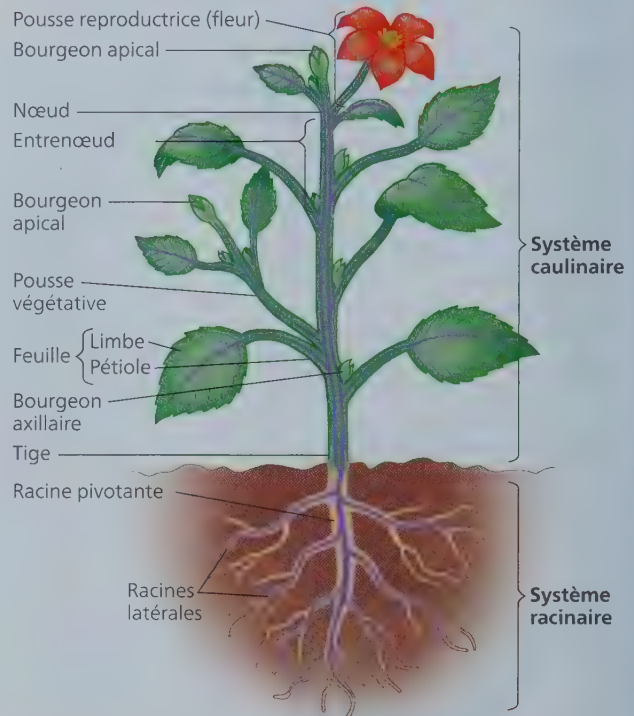
À part quelques exceptions, les deux systèmes sont essentiels à la survie des plantes vasculaires. En général, les racines ne sont presque jamais photosynthétiques ; elles ont besoin des *photosynthétats*, soit les glucides produits au cours de la photosynthèse, qui sont fabriqués par le système caulinaire. Inversement, les tissus du système caulinaire ont besoin de l'eau et des minéraux absorbés par le système racinaire.

Les racines

Les **racines** fixent solidement les plantes vasculaires au sol, absorbent les minéraux et l'eau, et emmagasinent souvent des glucides et d'autres nutriments. La *racine primaire* (radicule), qui provient de l'embryon situé dans la graine, est la première racine (et le premier organe) à sortir de la graine en germination. Elle donne rapidement naissance à des **racines latérales**, également appelées racines fasciculées (voir la figure 35.2) qui peuvent aussi se ramifier, ce qui renforce considérablement l'ancrage du système racinaire de la plante et facilite l'absorption des ressources du sol, comme l'eau et les minéraux.

Les plantes hautes et érigées qui possèdent beaucoup de tiges et de feuilles sont généralement dotées d'un **système racinaire pivotant**, constitué d'une racine verticale principale, ou **racine pivotante**. Cette racine se développe habituellement à partir de la racine primaire. Dans les systèmes racinaires pivotants, la fonction d'absorption est en grande partie accomplie par l'apex des racines latérales. La croissance d'une racine pivotante coûte beaucoup d'énergie à la plante, mais elle favorise sa fixation dans

▼ **Figure 35.2** Aperçu d'une angiosperme. La structure des végétaux est divisée en deux : le système racinaire et le système caulinaire, qui sont reliés par des tissus conducteurs (en violet dans l'illustration) présents dans toute la plante. La plante illustrée est une eudicotylédone théorique.



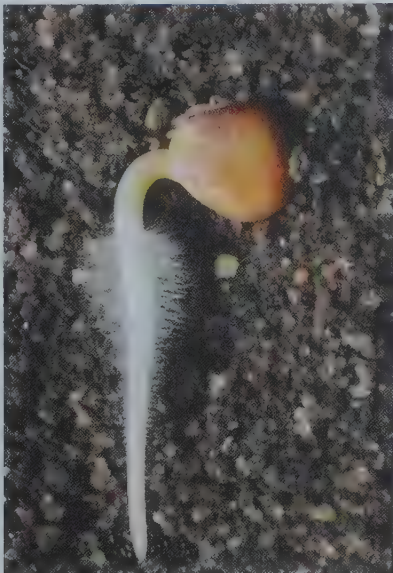
le sol. En empêchant la plante de s'affaisser, cette racine lui permet de croître en hauteur et d'obtenir ainsi plus de lumière et, dans certains cas, favorise la dispersion du pollen et des graines. Les racines pivotantes peuvent également se spécialiser dans le stockage de matières nutritives.

Les plantes vasculaires de petite taille ou celles qui ont tendance à pousser latéralement sont particulièrement vulnérables aux animaux brouteurs qui déracinent parfois la plante et la tuent. Ces plantes sont mieux fixées au sol par un **système racinaire fasciculé** (ou fibreux), composé d'un ensemble de fines racines qui courent sous la surface du sol (voir la figure 30.16). Chez les plantes dotées d'un système racinaire fasciculé, dont la plupart des monocotylédones, la racine primaire (aussi appelée radicule) meurt rapidement et ne forme pas une racine pivotante. Au lieu de cela, plusieurs petites racines croissent sur la tige. Ces racines sont appelées **adventives** (du latin *adventicius*, « qui vient du dehors »); ce terme désigne toute partie poussant à un endroit inhabituel, comme les racines qui se développent sur les tiges ou les feuilles. Chacune des petites racines produit ses propres racines latérales, et celles-ci, à leur tour, forment leurs propres ramifications. Comme ces racines retiennent la couche superficielle du sol, les plantes comme l'herbe, dont le système racinaire fasciculé est dense, constituent d'excellents couvre-sol pour prévenir l'érosion.

Chez la plupart des végétaux, la majeure partie de l'absorption de l'eau et des minéraux s'effectue près de l'apex des racines, où se trouvent un très grand nombre de **poils absorbants** qui augmentent considérablement la surface d'absorption (figure 35.3). Ces poils sont de minces prolongements tubulaires des cellules épidermiques. La plupart des systèmes racinaires forment également des **associations mycorhiziennes**, c'est-à-dire qu'elles établissent des interactions symbiotiques avec des eumycètes qui vivent dans le sol et améliorent leur capacité d'absorber des minéraux (voir la figure 37.15). Les racines de nombreuses plantes ont acquis des adaptations leur conférant des fonctions spécialisées (figure 35.4).

► **Figure 35.3**
Les poils absorbants d'un semis de radis (*Raphanus sativus*).

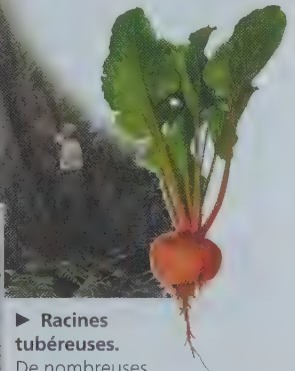
Les poils absorbants poussent par milliers juste avant l'apex de chaque racine. En augmentant la surface de la racine, ils favorisent l'absorption de l'eau et des minéraux du sol.



▼ **Figure 35.4** Des adaptations des racines au cours de l'évolution.



◀ **Racines contreforts.** En raison des conditions d'humidité qui règnent dans les régions tropicales, les systèmes racinaires de nombreux grands arbres sont étonnamment peu profonds. Les racines aériennes qui ressemblent à des contreforts, comme celles de ce spécimen de *Gynerthera caribensis*, au Venezuela, fournissent un support aux troncs de ces arbres.



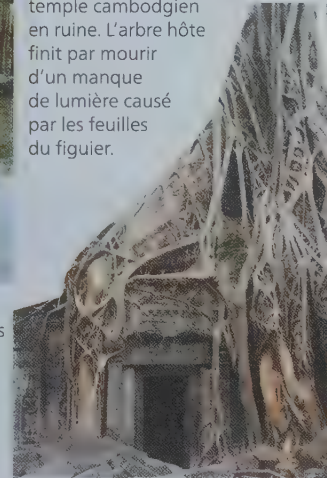
► **Racines tubéreuses.** De nombreuses plantes, comme la betterave (*Beta vulgaris*), stockent les nutriments et l'eau dans leurs racines.

▲ **Racines échasses.** Les racines aériennes et adventives du maïs (*Zea mays*) sont des racines échasses, appelées ainsi parce qu'elles supportent les plantes hautes et lourdes. Toutes les racines d'un plant de maïs sont adventives, peu importe qu'elles demeurent dans le sol ou en sortent.



▲ **Pneumatophores.** Aussi appelés racines aérifères, les pneumatophores sont produits par des arbres comme les palétuviers qui vivent dans les marais littoraux. En sortant de la surface de l'eau, les pneumatophores permettent au système racinaire d'obtenir des molécules d'oxygène (O₂), rares dans cette boue épaisse et noyée d'eau.

▼ **Racines aériennes «étranglantes».** Les graines de ce figuier-étrangleur (*Ficus aurea*) germent dans les fissures de grands arbres hôtes. Les racines aériennes croissent vers le sol et s'enroulent graduellement autour de l'arbre hôte ou d'objets tels que ce temple cambodgien en ruine. L'arbre hôte finit par mourir d'un manque de lumière causé par les feuilles du figuier.

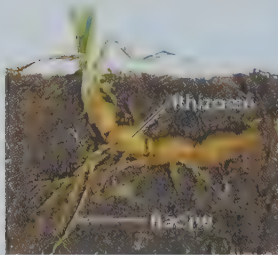


Les tiges

Une **tige** est un organe végétal qui porte des feuilles et des bourgeons. Sa principale fonction consiste à allonger et à orienter la pousse de façon à maximiser la photosynthèse par les feuilles. La tige permet également d'élever les structures reproductrices, facilitant la dispersion du pollen et des fruits. Les tiges vertes, elles, peuvent aussi effectuer une petite partie de la photosynthèse. Sur chaque tige alternent des **nœuds**, qui sont les points d'attache des feuilles ou des branches, et des **entrenœuds**, qui sont les segments de tige compris entre deux nœuds (voir la figure 35.2). L'allongement d'une jeune tige se concentre principalement près de son apex en croissance, ou **bourgeon apical**. Les bourgeons apicaux ne sont pas les seuls types de bourgeons se trouvant sur ce type de tiges. À l'intersection supérieure (aisselle) d'une feuille et de la tige se trouve un **bourgeon axillaire**, capable de donner une branche latérale ou, parfois, une épine ou une fleur.

Certaines plantes ont des tiges qui remplissent d'autres fonctions, comme le stockage de matières nutritives et la reproduction asexuée. Ces tiges modifiées prennent la forme de rhizomes, de stolons et de tubercules. On les confond souvent avec des racines (figure 35.5).

▼ Figure 35.5 Des adaptations des tiges au cours de l'évolution.



◀ **Les rhizomes.** La base de ce plant d'iris (*Iris sp.*) est un exemple de rhizome, une tige horizontale qui croît juste sous la surface du sol. Les pousses verticales se développent à partir des bourgeons axillaires sur le rhizome.

▶ **Les stolons** de ce fraisier (*Fragaria sp.*) sont des pousses horizontales qui croissent à la surface du sol. Ces « filets » permettent à la plante de se reproduire de manière asexuée en produisant, à chaque nœud, plusieurs petits plants en périphérie.



◀ **Les tubercules,** comme ces pommes de terre (*Solanum tuberosum*), sont des extrémités renflées de rhizomes ou de stolons et sont spécialisés dans le stockage de matières nutritives. Les « yeux » sont des grappes de bourgeons axillaires indiquant des nœuds.

Les feuilles

Les **feuilles** constituent le principal organe photosynthétique chez la plupart des plantes vasculaires. En plus de capter la lumière, les feuilles sont le siège d'échanges de gaz avec l'atmosphère; elles dissipent également la chaleur et se protègent des herbivores et des agents pathogènes, autant de fonctions que les caractéristiques physiologiques, anatomiques ou morphologiques de la plante ne permettent pas toujours de remplir avec un égal bonheur. Par exemple, une feuille densément recouverte de poils absorbants réussira mieux à repousser les insectes herbivores, mais elle emprisonnera l'air près de sa surface, réduisant ainsi les échanges gazeux et, donc, la photosynthèse. En raison de ces besoins et de ces compromis parfois incompatibles, les feuilles prennent des formes extrêmement variables, bien qu'elles se composent généralement d'un **limbe** plat et d'une queue, le **pétiole**, qui relie la feuille au nœud de la tige (voir la figure 35.2). Les graminées et la plupart des autres monocotylédones n'ont pas de pétioles. La base de la feuille possède à la place une gaine qui enveloppe la tige.

Les **nervures** constituent le tissu conducteur des feuilles. La disposition des nervures des feuilles de monocotylédones diffère de celle des feuilles d'eudicotylédones. Les feuilles de la plupart des monocotylédones possèdent des nervures principales parallèles et d'égal diamètre qui traversent le limbe dans sa longueur. Les feuilles des eudicotylédones disposent généralement d'un réseau ramifié de nervures qui se subdivisent à plusieurs reprises à partir d'une nervure principale (appelée *nervure médiane*) qui traverse le limbe (voir la figure 30.16).

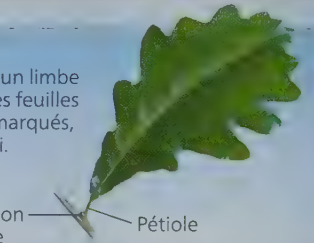
Pour identifier une angiosperme, les taxinomistes examinent l'anatomie, en se fiant surtout à la morphologie des fleurs, mais aussi aux variations de la morphologie des feuilles (leur forme, la disposition de leurs nervures et leur distribution spatiale sur la tige, notamment). La **figure 35.6** illustre une variation de la morphologie foliaire: une feuille simple par rapport à une feuille composée. Les feuilles composées peuvent supporter les grands vents sans se déchirer. Elles peuvent

▼ Figure 35.6 Feuille simple et feuille composée.

Feuille simple

Une feuille simple possède un limbe unique et continu. Certaines feuilles simples ont des lobes très marqués, comme la feuille illustrée ici.

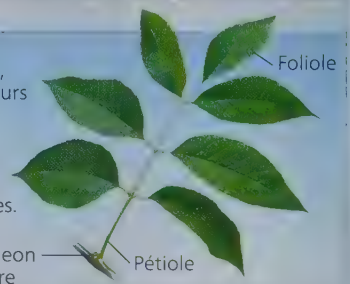
Bourgeon axillaire — Pétiole



Feuille composée

Dans une feuille composée, le limbe est divisé en plusieurs folioles. Une foliole est dépourvue de bourgeon axillaire. Chez certaines plantes, chaque foliole se divise en folioles plus petites.

Bourgeon axillaire — Pétiole



également confiner dans une seule foliole certains agents pathogènes qui envahissent la feuille, au lieu de les laisser s'étendre à toute la feuille.

Les composants morphologiques des feuilles sont souvent les produits de programmes génétiques qui sont modifiés par les conditions environnementales. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous interpréterez des données pour examiner quelques-uns des facteurs génétiques et environnementaux qui déterminent la morphologie des feuilles de l'érable rouge (*Acer rubrum*).

Presque toutes les feuilles sont spécialisées dans la photosynthèse. Cependant, les feuilles de certaines espèces se sont adaptées pour remplir d'autres fonctions, comme le soutien, la protection, le stockage ou la reproduction (figure 35.7).

Les tissus de revêtement, les tissus conducteurs et les tissus fondamentaux

Les trois principaux organes (feuilles, tiges et racines) des plantes vasculaires se composent de trois types de tissus: les tissus de

revêtement, les tissus conducteurs (ou vasculaires) et les tissus fondamentaux. Chacun de ces trois types forme un **système tissulaire** qui parcourt l'ensemble de la plante de manière continue et qui relie tous ses organes. Un système tissulaire comprend des *tissus simples*, composés d'un seul type cellulaire, et des *tissus complexes*, composés de plusieurs types cellulaires. Toutefois, les caractéristiques de chaque type de tissus et leur position relative varient d'un organe à l'autre (figure 35.8).

Les **tissus de revêtement** constituent la couche protectrice externe de la plante. Tout comme notre peau, cette couche est la première ligne de défense contre les agressions physiques et les agents pathogènes. Chez les plantes non ligneuses, les tissus de revêtement se composent normalement d'une seule couche de cellules étroitement serrées, appelée **épiderme**. L'épiderme des feuilles et de la plupart des tiges sécrète une couche de substance cireuse appelée **cuticule**, qui empêche la perte d'eau. Chez les plantes ligneuses, une couche protectrice appelée **périoderme** remplace l'épiderme dans les plus vieilles régions des tiges et des racines. En plus de ses principales fonctions de protection contre la perte d'eau et la maladie, l'épiderme possède

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE HABILETÉS SCIENTIFIQUES

Utiliser des diagrammes à bandes pour interpréter des données

■ DIFFÉRENCES INNÉES OU ACQUISES : POURQUOI LES FEUILLES DES ÉRABLES ROUGES DES RÉGIONS NORDIQUES SONT-ELLES PLUS DENTELÉES QUE LES FEUILLES DES ÉRABLES ROUGES DES RÉGIONS DU SUD ? ■

Les feuilles des érables rouges (*Acer rubrum*) ne se ressemblent pas toutes. La taille et le nombre de dents qu'elles portent varient selon que l'arbre pousse dans une région nordique ou dans une région du Sud. (La feuille montrée ici a une apparence intermédiaire.) Ces différences morphologiques sont-elles dues à des différences génétiques entre les populations d'*Acer rubrum* du Sud et du Nord, ou à des différences environnementales entre les régions du Sud et du Nord (comme la température moyenne), lesquelles influeraient sur l'expression génique ?

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont prélevé des graines d'*Acer rubrum* dans quatre sites de latitudes différentes : en Ontario (au Canada), et en Pennsylvanie, en Caroline du Sud et en Floride (aux États-Unis). Ils ont ensuite semé les graines provenant des quatre sites dans une région du Nord (Rhode Island) et dans une région du Sud (Floride). Après quelques années de croissance, les chercheurs ont recueilli des feuilles des quatre ensembles de plants de chacune des deux régions. Ils ont alors déterminé la superficie moyenne de dents mesurées individuellement, ainsi que le nombre moyen de dents par superficie de feuille.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Construisez un diagramme à bandes pour la taille des dents et un diagramme à bandes pour le nombre de dents. (Pour plus d'information sur les diagrammes à bandes, consultez la section de l'appendice F.) En allant du Nord au Sud, quelle tendance générale se dégage des données relativement à la taille des dents et au nombre de dents des feuilles chez *Acer rubrum* ?

■ RÉSULTATS ■

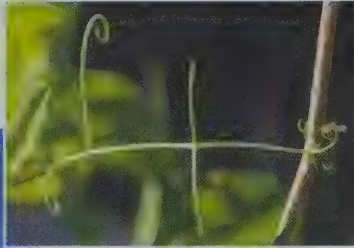
Lieu de prélèvement des graines	Superficie moyenne d'une dent (cm ²)		Nombre moyen de dents par cm ² de superficie de feuille	
	Planté dans le Rhode Island	Planté en Floride	Planté dans le Rhode Island	Planté en Floride
Ontario (43,32° N)	0,017	0,017	3,9	3,2
Pennsylvanie (42,12° N)	0,020	0,014	3,0	3,5
Caroline du Sud (33,45° N)	0,024	0,028	2,3	1,9
Floride (30,65° N)	0,027	0,047	2,1	0,9

Source des données : D. L. Royer et coll., Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*, *PLoS ONE* 4(10) : e7653 (2009).

- À partir des données du tableau, concluriez-vous que les caractères qui déterminent la morphologie des feuilles de l'érable rouge découlent en grande partie des gènes transmis (génotype), de la capacité des individus d'un génotype de répondre aux changements environnementaux (plasticité phénotypique) ou de ces deux catégories de facteurs ? Dans votre réponse, précisez les données qui appuient votre affirmation.
- Des paléoclimatologues ont estimé les températures passées d'une région à partir des dents de feuilles fossilisées dont l'âge est connu. Si une feuille d'érable rouge fossilisée datant de 10 000 ans et provenant de la Caroline du Sud a en moyenne 4,2 dents par centimètre carré de feuille, que pouvez-vous en déduire au sujet de la température de la Caroline du Sud il y a 10 000 ans comparativement à sa température aujourd'hui ? Expliquez votre raisonnement.

▼ **Figure 35.7** Des adaptations des feuilles au cours de l'évolution.

► **Vrilles.** Ce plant de pois (*Pisum sativum*) produit une vrille pour s'entortiller autour d'un support. Une fois accrochée, la vrille forme une spirale qui maintient la plante proche de celui-ci. Les vrilles sont habituellement des feuilles modifiées, mais certaines sont des tiges modifiées (sur les vignes, par exemple).



◀ **Épines.** Les épines des cactus, comme ce figuier de Barbarie (*Opuntia ficus-indica*) sont en fait des feuilles. La photosynthèse s'effectue dans les tiges vertes charnues.

◀ **Feuilles de stockage.**

Les bulbes, comme cet oignon, possèdent une tige souterraine courte et des feuilles modifiées dans lesquelles sont stockées des matières nutritives.



Feuilles de stockage
Tige

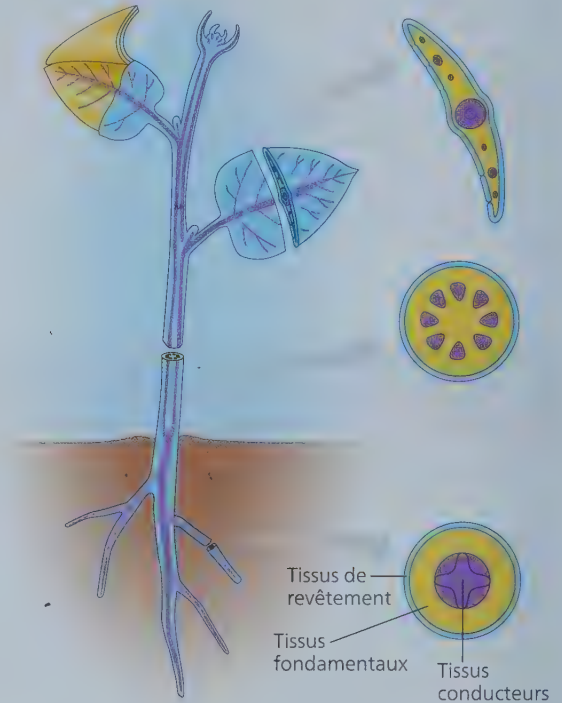
◀ **Feuilles reproductrices.**

Les feuilles de certaines plantes grasses, comme le *Kalanchoe daigremontiana*, produisent des plantules adventives qui tombent des feuilles et s'enracinent au sol.



▼ **Figure 35.8** Les trois types de tissus des organes végétaux.

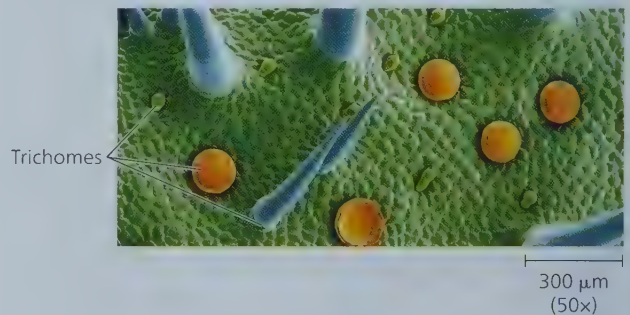
Les tissus de revêtement (en bleu) recouvrent et protègent la surface entière d'une plante. Les tissus conducteurs (en violet), qui transportent les substances entre les racines et les tiges, parcourent également toute la plante, mais sont organisés différemment dans les divers organes. Les tissus fondamentaux (en jaune), responsables de la plupart des fonctions métaboliques, sont situés entre les deux autres types de tissus dans chaque organe.



Tissus de revêtement
Tissus fondamentaux
Tissus conducteurs

▼ **Figure 35.9** La diversité des trichomes à la surface d'une feuille.

On observe trois types de trichomes à la surface des feuilles de marjolaine (*Origanum majorana*). Les trichomes en forme de harpon aident à faire obstacle aux insectes rampants, tandis que les deux autres types de trichomes sécrètent des huiles et d'autres substances chimiques contribuant à la défense (MEB colorée).



feuilles en développement et les fruits). L'ensemble des tissus conducteurs d'une racine ou d'une tige s'appelle la **stèle** (d'un mot grec signifiant « pilier »). La structure d'une stèle varie d'une espèce à l'autre et d'un organe à l'autre. Chez les angiospermes,

certaines caractéristiques spécialisées pour chaque organe qu'il recouvre. Dans les racines, l'eau et les minéraux du sol pénètrent dans l'épiderme, en particulier dans les poils absorbants des racines. Dans les pousses, des cellules épidermiques spécialisées appelées **cellules stomatiques** (cellules de garde) participent aux échanges gazeux. Les pousses contiennent aussi de très fines excroissances appelées **trichomes**, qui appartiennent à une autre classe de cellules épidermiques hautement spécialisées. Chez plusieurs espèces désertiques, les trichomes réduisent la perte d'eau et réfléchissent l'excès de lumière. Certains trichomes fournissent une défense contre les insectes en formant une barrière ou en sécrétant des liquides visqueux ou des composés toxiques (**figure 35.9**).

Les principales fonctions des **tissus conducteurs** sont d'assurer le transport des substances des racines jusqu'aux tiges, et inversement, et de fournir un soutien mécanique. Le xylème et le phloème sont les deux types de tissus conducteurs. Le **xylème** fait monter dans les tiges la sève brute, contenant l'eau et les minéraux dissous absorbés par les racines. Le **phloème** transporte les glucides produits par la photosynthèse, depuis l'endroit où ils sont élaborés (habituellement les feuilles) jusqu'aux régions qui en ont besoin ou qui le stockent (généralement les racines et les zones de croissance, comme les

par exemple, la stèle de la racine est un **cylindre vasculaire** plein formé de xylème et de phloème, situé au centre de la racine. Par contre, la stèle des tiges et des feuilles est constituée de *faîsseaux libéroligneux*, qui sont des tubes séparés contenant le xylème et le phloème (voir la figure 35.8). Divers types de cellules composent le xylème et le phloème, dont des cellules hautement spécialisées dans le transport ou le soutien.

Les tissus qui ne sont ni des tissus de revêtement ni des tissus conducteurs sont des **tissus fondamentaux**. Ceux qui sont situés à l'intérieur du cylindre formé par les tissus conducteurs forment la **moelle**, et ceux qui se trouvent à l'extérieur composent le **cortex** (terme servant à désigner l'écorce primaire). Les tissus fondamentaux ne sont pas uniquement des tissus de remplissage. Ils renferment des cellules spécialisées dans diverses fonctions, dont le stockage de substances, la photosynthèse, le soutien et le transport sur de courtes distances.

Les principaux types de cellules végétales

Dans une plante comme dans tout organisme multicellulaire, les cellules subissent une *différenciation*, c'est-à-dire qu'elles se spécialisent sur le plan de la structure et de la fonction au cours de leur développement. La différenciation des cellules végétales peut occasionner des modifications du cytoplasme et de ses organites ainsi que de la paroi cellulaire. La **figure 35.10** présente les principaux types de cellules végétales. Remarquez les adaptations structurales qui permettent à chaque type de cellules de remplir des fonctions précises. Vous pouvez au besoin revoir la structure générale des cellules végétales (voir les figures 6.8 et 6.28).

RETOUR SUR LE CONCEPT 35.1

1. Comment les tissus conducteurs permettent-ils aux feuilles et aux racines de combiner des fonctions qui favorisent la croissance et le développement de la plante entière ?
2. **ET SI ?** ► Si nous, en tant qu'humains, étions des photoautotrophes produisant des matières nutritives par photosynthèse en captant l'énergie lumineuse, en quoi notre anatomie serait-elle différente ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Expliquez comment les vacuoles centrales et les parois cellulaires de cellulose contribuent à la croissance des plantes (voir les concepts 6.4 et 6.7).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 35.2

Les méristèmes apicaux et latéraux engendrent les cellules nécessaires à la croissance primaire et à la croissance secondaire

Contrairement à la plupart des animaux, les végétaux ont une croissance qui ne se limite pas aux périodes embryonnaire et juvénile et qui peut durer toute la vie; ce phénomène est appelé **croissance indéfinie** (ou indéterminée). Les végétaux

croissent de façon indéfinie parce qu'ils produisent des tissus indifférenciés, les **méristèmes**, dont les cellules se divisent quand les conditions le permettent afin de produire de nouvelles cellules capables de s'allonger et de se différencier (**figure 35.11**). Sauf en période de dormance, la plupart des végétaux croissent de façon continue. Par contre, la plupart des animaux et certains organes végétaux, comme les feuilles, les épines et les fleurs, ont une **croissance définie** (ou déterminée), c'est-à-dire qu'ils cessent de croître lorsqu'ils atteignent une certaine taille.

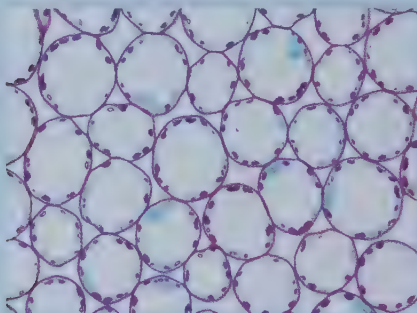
Il existe deux principaux types de méristèmes : les méristèmes apicaux et les méristèmes latéraux. Les **méristèmes apicaux**, situés à l'apex des racines et des pousses, fournissent les cellules nécessaires à la **croissance primaire**, c'est-à-dire à la croissance en longueur. La croissance primaire permet aux racines d'étendre leurs ramifications dans le sol et aux pousses d'accroître leur exposition à la lumière. La structure des plantes herbacées (non ligneuses) est presque entièrement produite par la croissance primaire. Chez les plantes ligneuses, les parties des tiges et des racines où la croissance en longueur a cessé augmentent en circonférence (et donc en diamètre). Cet épaississement, appelé **croissance secondaire**, s'effectue grâce aux **méristèmes latéraux**, plus précisément le cambium (du latin *cambiare*, « changer ») et le phellogène (du grec *phellos*, « liège »). Ces structures cylindriques constituées de cellules en division s'étendent le long des racines et des tiges. Le **cambium** produit des couches de tissus conducteurs supplémentaires appelées xylème secondaire (bois) et phloème secondaire (liber). La majeure partie de cet épaississement est constituée de xylème secondaire. Le **phellogène** produit le suber (liège) et le phelloderme, et remplace l'épiderme par le périderme, plus épais et plus solide.

Les cellules des méristèmes apicaux et latéraux se divisent fréquemment durant la saison de croissance, donnant naissance à de nouvelles cellules. Certaines d'entre elles resteront dans les méristèmes et produiront d'autres cellules encore, tandis que d'autres se spécialiseront et s'incorporeront aux tissus et aux organes. Les cellules qui sont demeurées dans les méristèmes et qui produisent d'autres cellules ont traditionnellement été appelées *cellules initiales*, mais on les appelle de plus en plus *cellules souches*, afin d'établir un parallèle avec les cellules souches animales qui elles aussi se divisent et demeurent indifférenciées.

Les nouvelles cellules qui ont quitté les méristèmes, appelées *dérivées*, peuvent continuer de se diviser à plusieurs reprises au cours du processus de différenciation qui les amènera à maturité. Durant la croissance primaire, ces cellules donnent naissance à trois tissus appelés **méristèmes primaires** : le *protoderme*, le *méristème fondamental* et le *procambium*. Ces trois méristèmes produiront les trois tissus matures d'une racine ou d'une tige, soit les tissus de revêtement, les tissus fondamentaux et les tissus conducteurs, respectivement. Les méristèmes latéraux des plantes ligneuses possèdent également des cellules souches, responsables de toute la croissance secondaire.

La relation entre la croissance primaire et la croissance secondaire est visible sur les rameaux des arbres décidus en hiver. À l'apex des tiges se situe le bourgeon apical en dormance, enfermé dans des écailles qui protègent son méristème apical (**figure 35.12**). Au printemps, le bourgeon perd ses écailles et commence une nouvelle poussée de croissance primaire, pour produire une série de nœuds et d'entrenœuds. Sur chaque segment de croissance, les nœuds sont marqués de cicatrices

Les cellules parenchymateuses

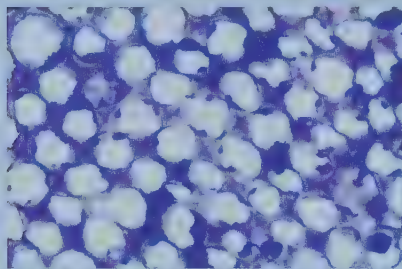


Cellules parenchymateuses d'une feuille de troène (*Ligustrum sp.*) (MP)

25 µm (400x)

Les **cellules parenchymateuses** (ou cellules du parenchyme, du grec *parenchein*, « remplissage ») matures ont une paroi primaire relativement mince et flexible. La plupart d'entre elles n'ont aucune paroi secondaire (voir la figure 6.27 pour revoir les parois cellulaires primaire et secondaire). Une grande vacuole occupe généralement le centre des cellules matures. Les cellules parenchymateuses assurent la majeure partie du métabolisme des plantes. Elles synthétisent et emmagasinent diverses substances organiques. Par exemple, la photosynthèse s'effectue à l'intérieur des chloroplastes, dans les cellules parenchymateuses des feuilles. Le parenchyme photosynthétique porte aussi le nom de *chlrenchyme*. Certaines cellules parenchymateuses situées dans les tiges et les racines possèdent des plastes incolores qui emmagasinent l'amidon (amyloplast). De plus, les cellules parenchymateuses constituent le principal composant de la pulpe de beaucoup de fruits. La plupart des cellules parenchymateuses ont la capacité de se diviser et de se différencier en d'autres types de cellules végétales dans des conditions particulières (la réparation d'une blessure, par exemple). Il est même possible de procéder, en laboratoire, à la croissance d'une plante complète à partir d'une seule cellule parenchymateuse.

Les cellules collenchymateuses

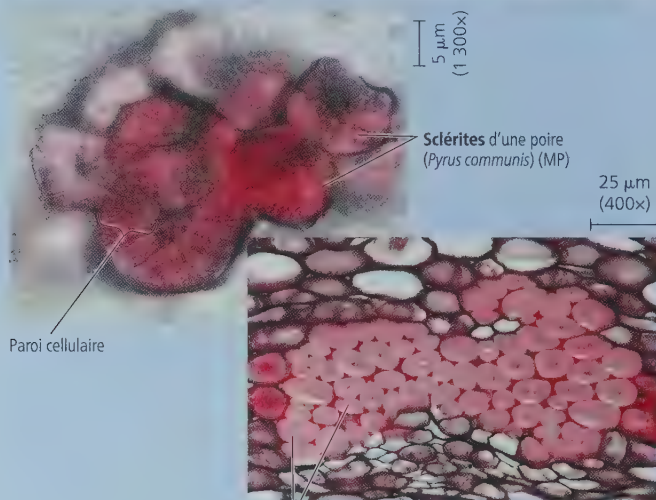


Cellules collenchymateuses dans une tige de tournesol (*Helianthus sp.*) (MP)

5 µm (1 900x)

Groupées en faisceaux, les **cellules collenchymateuses**, ou cellules du collenchyme (illustrées ici en coupe transversale), soutiennent les plus jeunes parties des pousses. Elles sont en général de forme allongée et ont une paroi primaire d'épaisseur inégale, mais plus épaisse que celle des cellules parenchymateuses. Les tiges et les pétioles en début de croissance sont donc souvent constitués de faisceaux de cellules collenchymateuses sous leur épiderme. Ces cellules assurent un soutien flexible à la plante tout en permettant sa croissance. Lorsqu'elles sont matures, ces cellules sont vivantes et flexibles. Elles s'allongent en même temps que les tiges et les feuilles qu'elles soutiennent, contrairement aux cellules sclérénchymateuses, que nous décrivons ci-dessous.

Les cellules sclérénchymateuses



Paroi cellulaire

Sclérites d'une poire (*Pyrus communis*) (MP)

25 µm (400x)

Cellules fibreuses (coupe transversale, d'un frêne [*Fraxinus sp.*]) (MP)

Les **cellules sclérénchymateuses** (ou cellules du sclérénchyme) ont aussi une fonction de soutien, mais sont beaucoup plus rigides que les cellules collenchymateuses. Leurs parois secondaires, qui se forment après l'allongement de la cellule, sont épaisses et contiennent une grande quantité de **lignine**. Ce polymère de renforcement peu digestible compte pour plus du quart de la masse sèche du bois. La lignine est présente dans toutes les plantes vasculaires, mais pas dans les bryophytes (mousses, sphaignes). Les cellules sclérénchymateuses se trouvent dans les régions de la plante où la croissance en longueur a cessé, car elles ne peuvent s'allonger après leur maturité. Leur spécialisation dans le soutien de la plante est telle qu'un grand nombre d'entre elles meurent quand elles arrivent à maturité. Toutefois, avant que leur protoplaste (la partie vivante de la cellule) meure, elles produisent une paroi secondaire. Cette paroi rigide fait office de « squelette » soutenant la plante, dans certains cas durant des centaines d'années.

Il existe deux types de cellules sclérénchymateuses : les **sclérites** et les **cellules fibreuses**, qui se spécialisent uniquement dans le soutien et le renforcement. Les sclérites, plus courtes et plus larges que les cellules fibreuses et de forme irrégulière, possèdent des parois secondaires lignifiées et très épaisses. Ce sont elles qui donnent une certaine dureté à la coquille d'une noix et à l'enveloppe d'une graine, et une texture graveleuse à la chair d'une poire. Habituellement organisées en faisceaux, les cellules fibreuses sont longues, minces et fusiformes. On utilise les fibres végétales du chanvre (*Cannabis sativa*) dans la fabrication de la corde et celles du lin (*Linum usitatissimum*) dans le tissage de la toile.

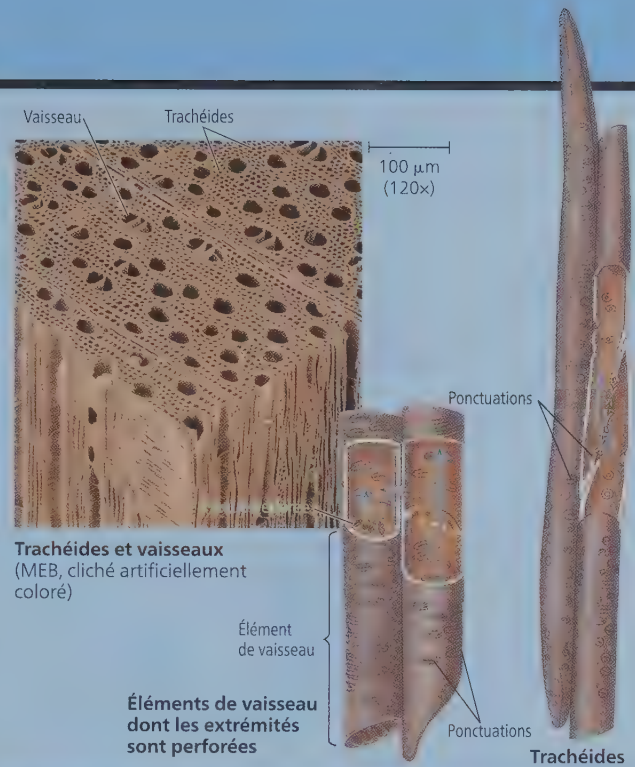
Les cellules conductrices de sève brute du xylème

Les deux types de cellules conductrices de sève brute du xylème, les **trachéïdes** et les **éléments de vaisseau**, sont des cellules allongées tubulaires qui sont mortes et lignifiées lorsqu'elles arrivent à maturité. Les trachéïdes se trouvent dans le xylème de presque toutes les plantes vasculaires. En plus des trachéïdes, la plupart des angiospermes ainsi que quelques gymnospermes et quelques plantes vasculaires sans graines sont constituées d'éléments de vaisseau. Quand la partie interne vivante d'une trachéïde ou d'un élément de vaisseau se désintègre, la paroi secondaire épaisse subsiste, formant un conduit inerte dans lequel la sève peut circuler. La paroi secondaire est souvent interrompue par des **punctuations**, qui sont des régions moins épaisses où seule la paroi primaire est présente (voir la figure 6.27 pour une révision des parois primaire et secondaire). La sève brute peut circuler latéralement entre les cellules voisines en passant par les punctuations.

Les trachéïdes sont de longues cellules minces aux extrémités en pointe. La sève brute circule d'une cellule à l'autre en passant par les punctuations, où elle n'a pas à traverser l'épaisse paroi secondaire.

Quant aux éléments de vaisseau, ils sont généralement plus larges et plus courts que les trachéïdes. Ils ont par ailleurs une paroi plus mince et des extrémités moins effilées. Alignés bout à bout, ils forment de longs tubes microscopiques, les vaisseaux, qui sont parfois visibles à l'œil nu. Les extrémités des éléments de vaisseau possèdent des **plaques perforées**. Ainsi, la sève brute peut circuler librement dans les vaisseaux du xylème.

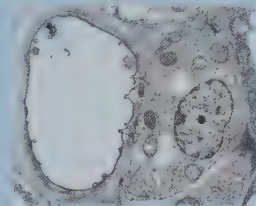
Les trachéïdes et les éléments de vaisseau possèdent une paroi secondaire durcie par la lignine, ce qui assure le soutien de la plante et l'empêche de s'affaisser sous la pression exercée par la sève brute en circulation.



Les cellules conductrices de sève élaborée du phloème

Contrairement aux cellules conductrices de sève brute du xylème, les cellules conductrices de sève élaborée du phloème sont vivantes à maturité. Dans les plantes vasculaires sans graines et les gymnospermes, les glucides et les autres nutriments organiques circulent dans des cellules allongées et étroites appelées cellules criblées. Dans le phloème des angiospermes, ce sont des tubes criblés qui assurent le transport de ces nutriments. Les tubes criblés sont constitués de chaînes de cellules qui portent le nom d'**éléments de tube criblé**.

Les éléments de tube criblé sont vivants, bien qu'ils soient dépourvus de noyau, de ribosomes, de vacuole et d'éléments de cytosquelette. Le petit nombre d'organites permet aux nutriments de circuler plus facilement dans la cellule. Les **plaques criblées**, parois poreuses, qui joignent les extrémités de deux cellules d'un tube criblé facilitent la circulation du liquide d'une cellule à l'autre. Le long de chaque élément de tube criblé se trouve une **cellule compagne**. C'est une cellule non conductrice de sève qui est reliée à l'élément de tube criblé par de nombreux canaux appelés plasmodesmes (voir la figure 6.27). La cellule compagne possède un noyau et des ribosomes qui servent également à l'élément de tube criblé adjacent. Chez certains végétaux, les cellules compagnes contribuent aussi au transfert des glucides produits dans la feuille vers les éléments de tube criblé, qui transportent ensuite les glucides vers les autres parties de la plante.

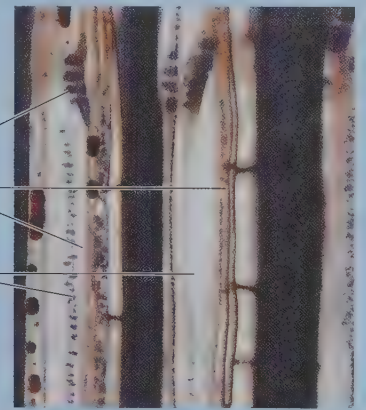


Élément de tube criblé (à gauche) et cellule compagne: coupe transversale (MET)



Éléments de tube criblé: coupe longitudinale

Éléments de tube criblé: coupe longitudinale (MP)



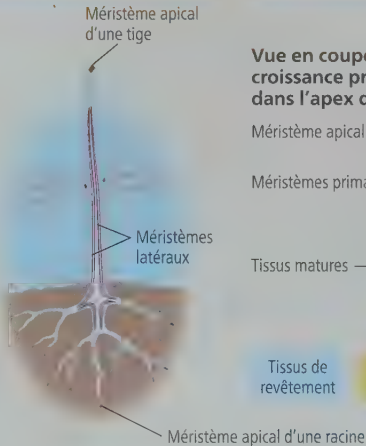
Plaque criblée dotée de pores (MP)

Toutes les plantes vasculaires ont une croissance primaire, c'est-à-dire une croissance en longueur. Les plantes ligneuses ont également une croissance secondaire, c'est-à-dire qu'elles croissent en diamètre. En étudiant les schémas ci-dessous, visualisez comment les tiges et les racines croissent en longueur et en diamètre.

Vue d'ensemble

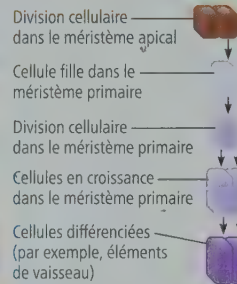
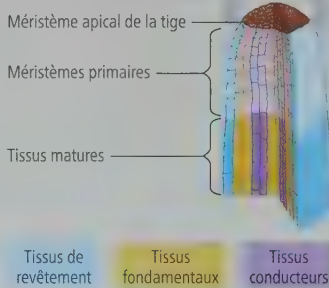
La croissance primaire (croissance en longueur) s'effectue à partir des méristèmes apicaux situés à l'apex des tiges et des racines.

La croissance secondaire (croissance en diamètre) s'effectue à partir des deux méristèmes latéraux qui longent une tige ou une racine aux endroits où la croissance primaire a cessé.



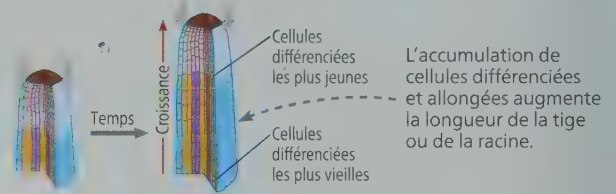
Croissance primaire (croissance en longueur)

Vue en coupe de la croissance primaire dans l'apex d'une tige



Les cellules du méristème apical de l'apex d'une tige ou d'une racine sont indifférenciées. Lorsqu'elles se divisent, certaines cellules filles demeurent dans le méristème apical, assurant ainsi une population continue de cellules indifférenciées. D'autres cellules filles quittent le méristème apical, se différencient partiellement et deviennent des cellules de méristème primaire. Après division et croissance en longueur, elles se différencient complètement et s'incorporent aux tissus matures.

? 1. Le méristème apical d'une racine est protégé par une coiffe semblable à un dé à coudre. Dessinez un schéma simplifié qui représente une racine divisée en quatre segments: la coiffe (au bas), le méristème apical, les méristèmes primaires et les tissus matures, et indiquez le nom de chaque segment sur votre schéma.



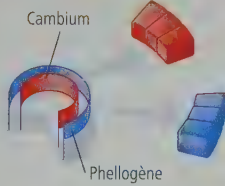
laissées par la chute des feuilles. Ces cicatrices foliaires sont visibles sur beaucoup de rameaux. Au-dessus de chaque cicatrice foliaire se trouve un bourgeon axillaire ou une branche formée par un bourgeon axillaire. En bas du rameau s'observent des cicatrices de bourgeons laissées par les verticilles des écailles qui enfermaient le bourgeon apical au cours de l'hiver précédent. Chaque année, la croissance primaire produit l'allongement des tiges, et la croissance secondaire augmente le diamètre des parties qui se sont formées au cours des années précédentes.

Les méristèmes permettent aux végétaux de croître durant toute leur vie, mais ceux-ci, évidemment, finissent par mourir. Selon la durée de leur cycle de développement (ou cycle de croissance), les plantes à fleurs sont annuelles, bisannuelles ou vivaces. Les *plantes annuelles* ont un cycle de développement – de la germination à la production de graines, en passant par

la floraison, et se terminant par la mort – qui dure un an ou moins. Un grand nombre de plantes indigènes et de plantes alimentaires de base, comme les légumineuses et les céréales, par exemple le blé (*Triticum sp.*) et le riz (*Oryza sativa*), sont annuelles. Le fait de mourir après avoir produit ses graines et ses fruits est une stratégie qui permet à la plante de consacrer le plus d'énergie possible à cette production. Les *plantes bisannuelles*, comme le navet (*Brassica rapa* L. subsp. *rapa*), nécessitent généralement deux saisons de croissance pour compléter leur cycle de développement; elles fleurissent et donnent des fruits à la deuxième année seulement. Les *plantes vivaces*, tels les arbres, les arbustes et certaines graminées, peuvent vivre de nombreuses années. Certaines plantes herbacées des prairies de l'Amérique du Nord vivaient depuis 10 000 ans; elles auraient germé à la fin de la dernière glaciation.

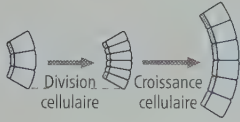
Croissance secondaire (croissance en diamètre)

Les méristèmes latéraux, appelés cambium et phellogène, sont des cylindres d'une seule couche de cellules en division.



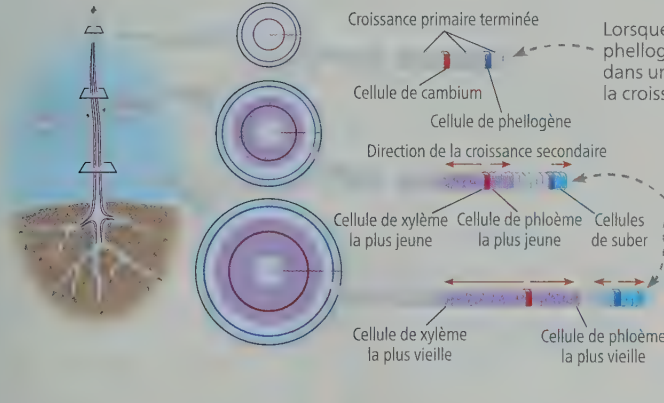
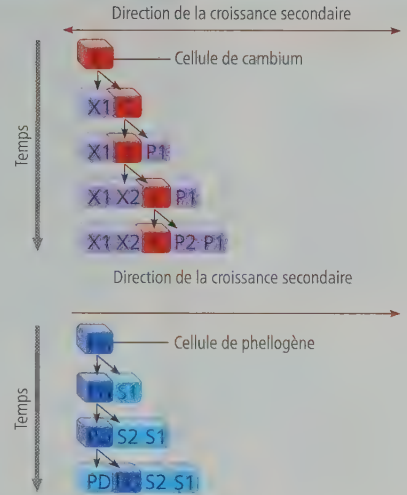
Augmentation de la circonférence.

Lorsqu'une cellule de méristème latéral se divise, il arrive que les deux cellules filles demeurent dans le méristème et y croissent, augmentant la circonférence du méristème.



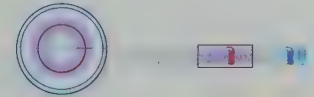
Ajout de xylème secondaire (bois) et de phloème secondaire (liber). Lorsqu'une cellule de cambium (C) se divise, il arrive qu'une des deux cellules filles devienne une cellule de xylème secondaire (X) sur la face intérieure du cambium ou une cellule de phloème secondaire (P) sur la face extérieure du cambium. Même si le schéma ci-contre montre que les cellules de xylème et les cellules de phloème s'ajoutent dans des proportions équivalentes, les cellules de xylème sont habituellement produites en plus grand nombre.

Ajout de cellules de suber et de cellules de pheloderme. Lorsqu'une cellule de phellogène (PG) se divise, il arrive qu'une des deux cellules filles devienne une cellule de suber (S) sur la face extérieure du phellogène. La division d'une cellule de phellogène peut également produire une cellule de pheloderme (PD) sur la face intérieure du phellogène.



Le diamètre d'une tige ou d'une racine augmente à mesure que s'ajoutent le xylème secondaire, le phloème secondaire, les cellules de suber et les cellules de pheloderme. La majeure partie de cet épaississement est constitué de xylème secondaire (bois).

2. Montrez la séquence de la croissance en dessinant la rangée de cellules encadrée ci-dessous. Puis, sur votre dessin, indiquez la cellule de cambium (C), 5 cellules de xylème (de la plus vieille [X1] à la plus jeune [X5]) et 3 cellules de phloème (P1 à P3). Ensuite, pour montrer ce qui se produit après que la croissance se poursuit, dessinez une rangée contenant deux fois plus de cellules de xylème et de phloème, et indiquez-les sur votre dessin. De quelle manière le cambium se déplace-t-il ?



RETOUR SUR LE CONCEPT 35.2

- La croissance primaire et la croissance secondaire peuvent-elles avoir lieu simultanément dans une même plante ?
- La croissance des racines et des tiges est indéfinie, mais celle des feuilles ne l'est pas. Comment cela peut-il être un avantage pour les végétaux ?
- ET SI ?** ▶ Après avoir fait pousser des carottes pendant toute une saison, un jardinier s'aperçoit qu'elles sont trop petites. Les carottes étant des plantes bisannuelles, le jardinier décide de laisser le reste des plantes dans le sol, en pensant que leurs racines grossiront au cours de la deuxième année. Est-ce une bonne idée ? Expliquez votre réponse.

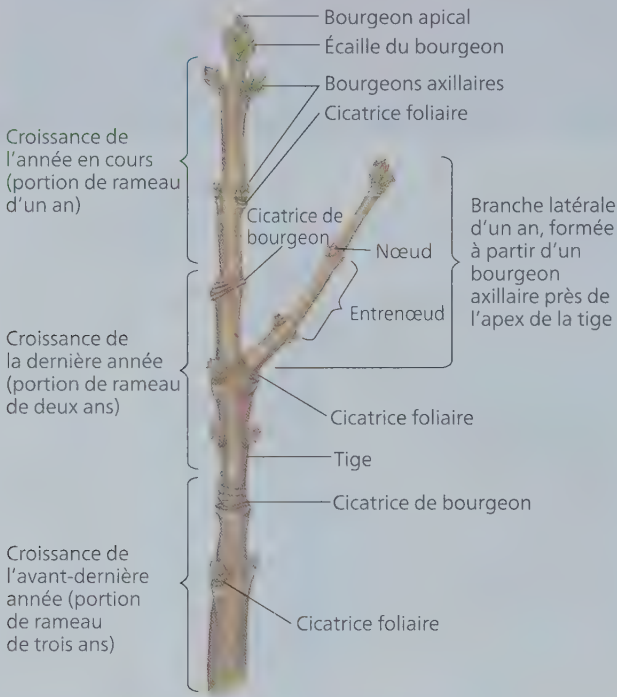
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 35.3

La croissance primaire produit l'allongement des racines et des pousses

La croissance primaire est l'effet direct des cellules produites par les méristèmes apicaux. Chez les plantes herbacées, presque toute la plante est produite par la croissance primaire. Chez les plantes ligneuses, la croissance primaire produit seulement les nouvelles parties qui ne sont pas encore lignifiées. Bien que les cellules provenant des méristèmes apicaux soient à l'origine de l'allongement à la fois des racines et des pousses, la croissance primaire des premières est très différente de celle des secondes.

▼ **Figure 35.12** Trois années de croissance d'un rameau en hiver.



La croissance primaire des racines

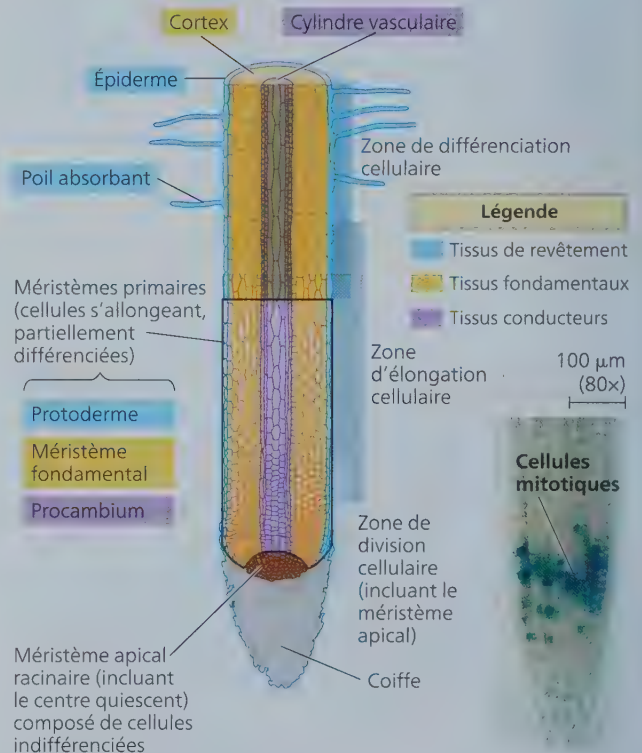
L'entière biomasse d'une racine primaire vient du méristème apical de cette racine. Le délicat méristème apical racinaire produit également une **coiffe**, semblable à un dé à coudre, qui protège ce tissu contre la rugosité du sol dans lequel la racine s'enfonce. Cette coiffe sécrète un polysaccharide visqueux qui lubrifie le sol autour de l'apex de la racine. Les cellules initiales du méristème apical racinaire se situent dans une petite zone sphérique appelée *centre quiescent*. La croissance s'effectue près de l'apex de la racine, où l'on trouve, à des stades successifs de la croissance primaire, trois zones de cellules qui se chevauchent. Ce sont la zone de division cellulaire, la zone d'élongation cellulaire et la zone de différenciation cellulaire (**figure 35.13**).

La *zone de division cellulaire* comprend les cellules souches du méristème apical de la racine et leurs produits immédiats. De nouvelles cellules sont produites dans cette région, dont les cellules de la coiffe de la racine. Généralement, à quelques millimètres de l'apex de la racine, on trouve la *zone d'élongation cellulaire*, où s'effectue la majeure partie de la croissance par l'allongement des cellules de la racine; elles deviennent parfois jusqu'à 10 fois plus longues, et même davantage. C'est grâce à l'allongement des cellules dans cette zone que l'apex de la racine s'enfonce dans le sol. Entre-temps, le méristème apical racinaire maintient la croissance en produisant continuellement des cellules à l'extrémité la plus jeune de la zone d'élongation. Avant même de terminer leur allongement, plusieurs cellules de la racine commencent à se différencier sur le plan de la structure et de la fonction. Au cours de ce processus, les trois méristèmes primaires (le protoderme, le méristème fondamental et le procambium) deviennent visibles. Dans la *zone de différenciation cellulaire*, ou zone de maturation, les cellules effectuent leur différenciation et deviennent des types de cellules distincts.

Le protoderme, couche externe du méristème primaire, produit l'épiderme, une couche simple de cellules sans cuticule qui enveloppe la racine. Les poils absorbants constituent la caractéristique la plus évidente de l'épiderme de la racine. Il s'agit de cellules épidermiques modifiées dont la fonction consiste à absorber l'eau et les minéraux. Bien que les poils absorbants ne vivent généralement que quelques semaines, ils constituent de 70 à 90% de la superficie totale d'une racine. On estime qu'un plant de seigle âgé de 4 mois possède environ 14 milliards de poils absorbants. Mis bout à bout, les poils absorbants d'un seul plant de seigle feraient 10 000 km de longueur, soit le quart de la circonférence de la Terre à l'équateur.

Pris en sandwich entre le protoderme et le procambium, le méristème fondamental produit les tissus fondamentaux matures. Les tissus fondamentaux des racines, constitués principalement de cellules parenchymateuses, se trouvent dans le cortex (ou écorce primaire), qui est la région de la racine située entre le cylindre vasculaire et l'épiderme. En plus de stocker des glucides, les cellules du cortex transportent vers le centre de la racine l'eau et les minéraux que les poils absorbants ont puisés. L'important espacement entre les cellules du cortex facilite également la diffusion *extracellulaire* de l'eau, des minéraux et des molécules d'oxygène (O₂) entre les poils absorbants et l'intérieur de la racine. La couche la plus interne du cortex est l'**endoderme**, un cylindre composé d'une seule couche de cellules entre le cortex et le cylindre vasculaire. Nous verrons que l'endoderme forme une barrière sélective qui assure la

▼ **Figure 35.13** La croissance primaire d'une racine d'eudicotylédone. Dans cette micrographie, les cellules qui effectuent la mitose dans le méristème apical sont révélées par coloration de la cycline, une protéine participant à la division cellulaire (MP).



régulation du passage des substances du sol vers le cylindre vasculaire (voir la figure 36.8).

Le procambium donne naissance au cylindre vasculaire, qui consiste en un noyau de xylème et de phloème entouré d'une couche de cellules appelée **péricycle**. Une coupe transversale réalisée chez la plupart des eudicotylédones permet de voir que le xylème est en forme d'étoile et que le phloème occupe les creux entre les branches de cette « étoile » (figure 35.14a). Chez beaucoup de monocotylédones, les tissus conducteurs des racines consistent en un noyau de cellules parenchymateuses qu'entoure un anneau de tissus composé en alternance de xylème et de phloème (figure 35.14b).

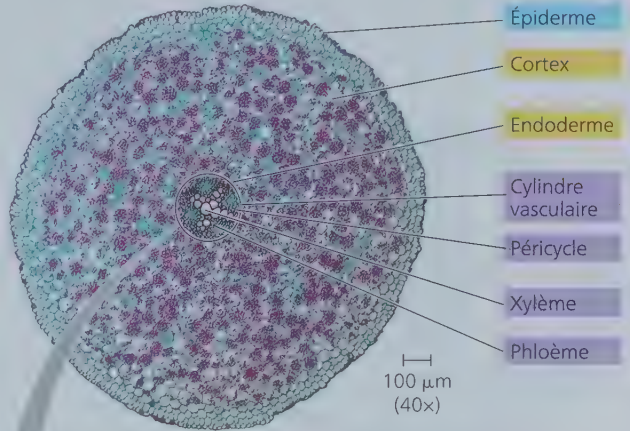
La croissance primaire allonge les racines, facilitant ainsi leur pénétration et leur exploration dans le sol. Ces racines peuvent également se ramifier lorsqu'elles rencontrent une zone de sol riche en nutriments. La ramification est elle aussi une forme de croissance primaire. Les racines latérales (ramifications) prennent naissance dans les méristèmes actifs du péricycle, qui forme la couche cellulaire la plus externe du cylindre vasculaire, lui-même situé immédiatement sous l'endoderme (voir la figure 35.14). À mesure qu'elles croissent, les racines latérales pressent sur les tissus externes et les transpercent jusqu'à émerger de la racine mère (figure 35.15).

La croissance primaire des pousses

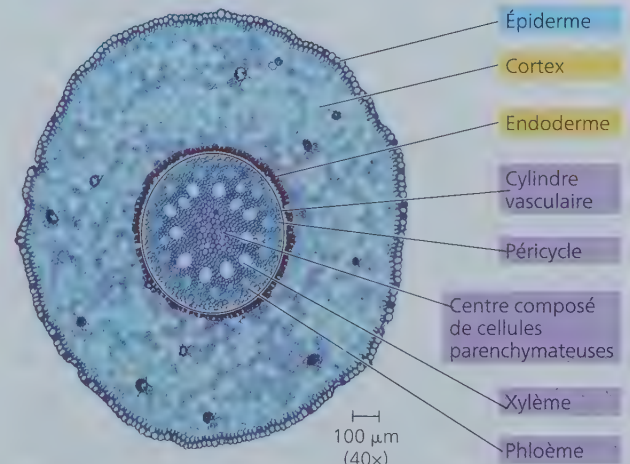
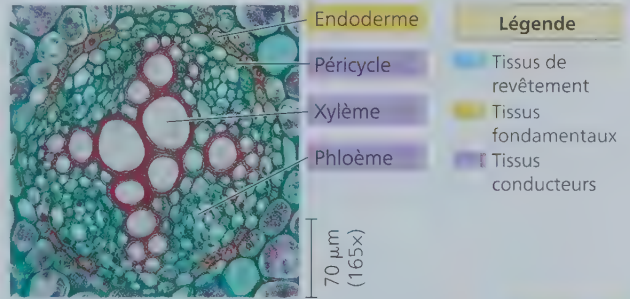
L'entière biomasse d'une pousse primaire (comprenant l'ensemble de ses tiges et de ses feuilles) provient de son méristème apical, une masse bombée de cellules en division à l'apex de la tige (figure 35.16). Le méristème apical d'une pousse (caulinaire) est une structure délicate que protègent les feuilles du bourgeon apical. Dans ce bourgeon, les jeunes feuilles sont serrées les unes contre les autres, car les entrenœuds sont très courts. L'allongement d'une pousse est le résultat de la croissance en longueur des cellules situées à l'intérieur des entrenœuds, près de l'apex de la tige. Comme dans le cas du méristème apical d'une racine, le méristème apical d'une pousse donne naissance à trois types de méristèmes : le protoderme, le méristème fondamental et le procambium. Ces trois méristèmes primaires donnent à leur tour naissance aux tissus primaires matures de la pousse.

La ramification des pousses, qui fait également partie de la croissance primaire, est l'effet de l'activation des bourgeons axillaires, qui possèdent chacun un méristème apical. La communication chimique effectuée par les régulateurs de croissance végétaux fait en sorte que plus un bourgeon axillaire est près d'un bourgeon apical actif, plus sa croissance est inhibée ; ce phénomène est appelé **dominance apicale**. (Les changements hormonaux spécifiques de la dominance apicale sont décrits au concept 39.2.) Si un animal mange l'apex d'une pousse ou si l'ombre est telle que la lumière est plus intense sur un des côtés de la pousse, la communication chimique relevant de la dominance apicale s'interrompt. Les bourgeons axillaires sortent alors de leur dormance et commencent à croître. Une fois la dormance levée, un bourgeon axillaire vient à produire une pousse latérale complète, c'est-à-dire dotée de son propre bourgeon apical et de ses propres feuilles et bourgeons axillaires. Lorsqu'un jardinier taille un arbuste ou pince l'extrémité des tiges d'une plante verte, c'est qu'il veut réduire le nombre de bourgeons apicaux afin de permettre aux branches latérales de s'allonger et de rendre la plante plus fournie.

▼ **Figure 35.14** L'organisation des tissus primaires de jeunes racines. Les parties (a) et (b) montrent des coupes transversales d'une racine de bouton d'or (*Ranunculus acris*) et d'une racine de maïs (*Zea mays*), respectivement. Ces deux principaux modèles d'organisation racinaire donnent lieu à plusieurs variations, selon l'espèce (MP).

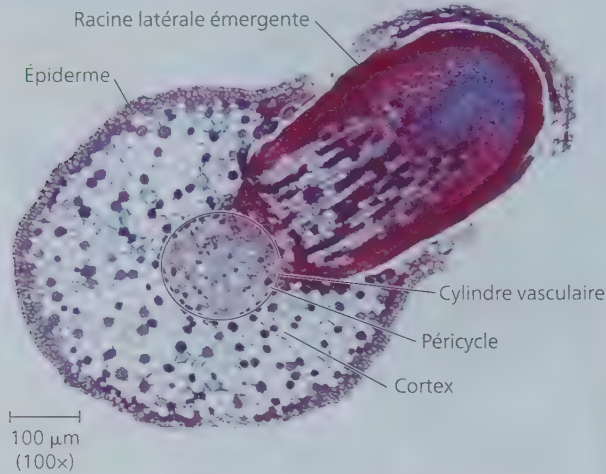


(a) Une racine dont le centre est composé de xylème et de phloème (typique des eudicotylédones). Dans les racines de gymnospermes et d'eudicotylédones typiques, ainsi que dans les racines de certaines monocotylédones, la stèle est un cylindre vasculaire apparaissant dans la coupe transversale sous forme de lobes de xylème, entre lesquels se trouve le phloème.



(b) Une racine dont le centre est composé de cellules parenchymateuses (typique des monocotylédones). Dans les racines de nombreuses monocotylédones, la stèle est un cylindre vasculaire dont le centre se compose d'un parenchyme entouré d'un anneau de xylème et d'un anneau de phloème.

▼ **Figure 35.15** La formation d'une racine latérale. Une racine latérale prend naissance dans le péricycle, la couche externe du cylindre vasculaire d'une racine. Pour émerger, la racine latérale pousse sur les tissus externes et les transperce. Dans cette micrographie photonique, la racine initiale apparaît en coupe transversale, mais la racine latérale est montrée en coupe longitudinale (une vue sur la longueur).



FAITES UN DESSIN ► Dessinez la racine primaire et la racine latérale telles qu'elles apparaîtraient si on les observait en vue de côté. Identifiez les deux racines.

POUR APPROFONDIR ■ Chez certaines monocotylédones, notamment les graminées, l'activité méristématique se produit à la base des tiges et des feuilles. Ces régions, appelées méristèmes intercalaires, permettent aux feuilles endommagées de croître de nouveau. C'est pourquoi le gazon continue de croître après avoir été tondu. La capacité des graminées de faire croître de nouveau les feuilles grâce aux méristèmes intercalaires permet aux végétaux de récupérer de façon plus efficace à la suite de dommages causés par les herbivores lors du broutage. ■

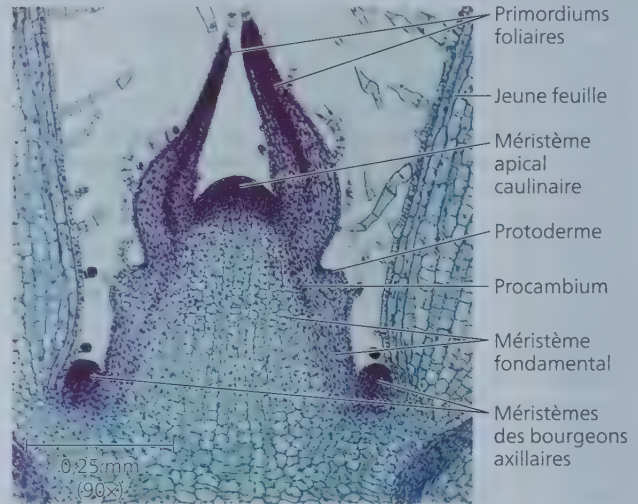
La croissance et l'anatomie de la tige

La tige est recouverte d'un épiderme habituellement formé d'une seule couche de cellules et enduit d'une cuticule cireuse qui prévient les pertes d'eau par la plante. Les cellules stomatiques et les trichomes sont des exemples de cellules épidermiques spécialisées présentes sur la tige.

Le parenchyme est le principal constituant des tissus fondamentaux, mais le collenchyme, situé juste sous l'épiderme, renforce de nombreuses tiges durant la croissance primaire. Le sclérenchyme, en particulier ses cellules fibreuses, participe également au soutien dans les parties des tiges qui ont terminé leur allongement.

Les tissus conducteurs parcourent toute la tige en formant des faisceaux libéroligneux. Contrairement aux racines latérales qui se forment dans le tissu conducteur profond de la racine et rompent le cylindre vasculaire, le cortex et l'épiderme en émergeant (voir la figure 35.15), les tiges latérales naissent des méristèmes des bourgeons axillaires sur la surface d'une tige et ne rompent aucun autre tissu (voir la figure 35.16). Près de la surface du sol, dans la zone de transition qui sépare la pousse et la racine, les faisceaux libéroligneux de la tige convergent avec le cylindre vasculaire de la racine.

▼ **Figure 35.16** L'apex d'une pousse. Les primordiums foliaires proviennent des côtés du méristème apical bombé. Cette micrographie montre une coupe longitudinale de l'apex d'une pousse de coléus (*Coleus sp.*) (MP).



Chez la plupart des eudicotylédones, le tissu conducteur est composé de faisceaux libéroligneux disposés en anneau (**figure 35.17a**). Le xylème de chaque faisceau libéroligneux est adjacent à la moelle, et le phloème de chaque faisceau est adjacent au cortex. Dans la tige de la plupart des monocotylédones, les faisceaux libéroligneux sont dispersés dans les tissus fondamentaux au lieu de former un anneau (**figure 35.17b**).

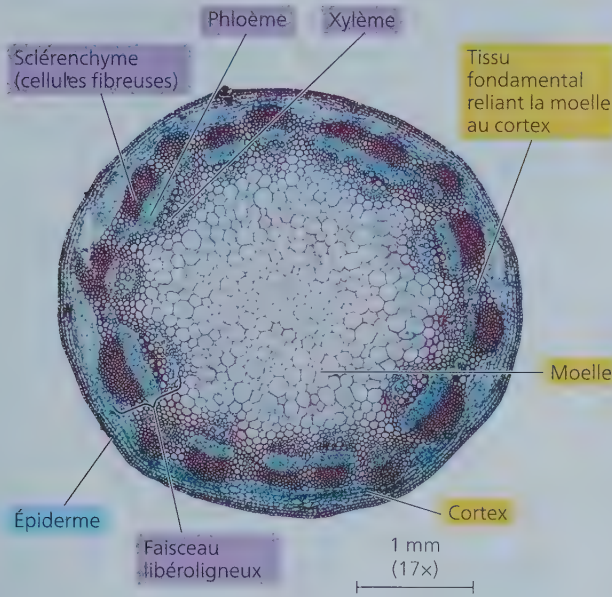
La croissance et l'anatomie de la feuille

La **figure 35.18** montre l'anatomie générale d'une feuille. Les feuilles se forment à partir des **primordiums foliaires**, des prolongements en forme de cornes de vache qui font saillie de part et d'autre du méristème apical de la tige caulinnaire (voir la figure 35.16). Contrairement aux racines et aux tiges, les feuilles ont une croissance secondaire assez faible, voire nulle. À l'instar des racines et des tiges, cependant, ce sont les trois méristèmes primaires qui donnent naissance aux tissus de l'organe mature.

L'épiderme de la feuille est recouvert d'une cuticule cireuse, sauf aux endroits portant des structures appelées **stomates**, qui permettent les échanges de CO₂ et d'O₂ entre l'air ambiant et les cellules photosynthétiques de la feuille. En plus de réguler l'absorption de CO₂ pour la photosynthèse, les stomates ouvrent un passage pour l'évaporation de l'eau de la plante. Les stomates sont composés d'un pore appelé **ostiole** entouré de deux cellules épidermiques spécialisées appelées cellules stomatiques (ou cellules de garde) qui régissent l'ouverture et la fermeture de l'ostiole. (Nous étudierons les stomates en détail au concept 36.4.)

Les tissus fondamentaux de la feuille, une région appelée **mésophylle** (du grec *mesos*, « au milieu », et *phyllon*, « feuille »), prennent place entre l'épiderme supérieur et l'épiderme inférieur. Le mésophylle se compose principalement de cellules parenchymateuses spécialisées dans la photosynthèse. Dans les feuilles d'un grand nombre d'eudicotylédones, le mésophylle possède deux zones distinctes : le parenchyme palissadique (ou mésophylle palissadique) et le parenchyme lacuneux (ou

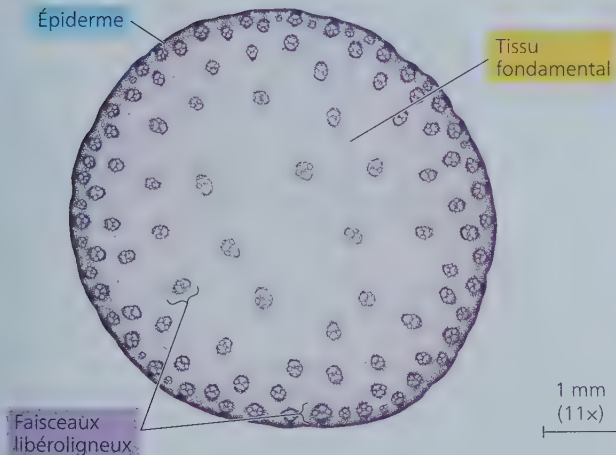
▼ **Figure 35.17** L'organisation des tissus primaires de jeunes tiges.



(a) Coupe transversale de faisceaux libéroligneux disposés en anneau dans une tige (typique des eudicotylédones). Le tissu fondamental à l'intérieur forme la moelle, et le tissu fondamental à l'extérieur forme le cortex (MP).

Légende

- Tissus de revêtement
- Tissus fondamentaux
- Tissus conducteurs



(b) Coupe transversale de faisceaux libéroligneux dispersés dans les tissus fondamentaux d'une tige (typique des monocotylédones). Dans une telle disposition, les tissus fondamentaux ne sont pas divisés en moelle et en cortex (MP).

HABILÉTÉS VISUELLES ► Comparez l'emplacement des faisceaux libéroligneux des eudicotylédones avec celui des faisceaux libéroligneux des monocotylédones. Ensuite, tentez d'expliquer pourquoi les termes *moelle* et *cortex* ne sont pas utilisés pour décrire les tissus fondamentaux des tiges de monocotylédones.

mésophylle lacuneux). Dans la partie supérieure de la feuille se trouve une ou plusieurs couches de *parenchyme palissadique* constituées de cellules parenchymateuses allongées. Dans la partie inférieure de la feuille, sous le parenchyme palissadique, se trouve le *parenchyme lacuneux*, dont les cellules sont moins serrées les unes contre les autres et qui doit son nom aux lacunes (espaces d'air) qui forment un labyrinthe dans les tissus. Les lacunes permettent au CO₂ et à l'O₂ de circuler autour des cellules et de monter vers la région palissadique. Elles sont particulièrement volumineuses à proximité des stomates, là où la plante absorbe le CO₂ de l'air ambiant et libère l'O₂.

Les tissus conducteurs de la feuille sont reliés aux tissus conducteurs de la tige. Les nervures se subdivisent de manière répétée et se ramifient dans tout le mésophylle. Le xylème et le phloème se trouvent ainsi en contact direct avec les tissus photosynthétiques. Le xylème amène l'eau et les minéraux aux tissus photosynthétiques, tandis que le phloème y puise les glucides et les autres substances organiques, puis les achemine vers les autres parties de la plante. Les tissus conducteurs jouent aussi le rôle de squelette en offrant un soutien à la structure de la feuille. Chaque nervure est entourée d'une *gaine périfasciculaire*, une couche de cellules qui régule le mouvement des substances entre les tissus conducteurs et le mésophylle. Les cellules de la gaine périfasciculaire sont très importantes dans les feuilles des espèces végétales qui effectuent la photosynthèse en C₄ (voir le concept 10.4).

RETOUR SUR LE CONCEPT **35.3**

1. Comparez la croissance primaire des racines avec celle des tiges.
2. **ET SI ?** ► Si une espèce végétale possède des feuilles orientées verticalement, doit-on s'attendre à ce que son mésophylle soit divisé en couches de parenchyme lacuneux et de parenchyme palissadique ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► En quoi les microvillosités et les poils absorbants sont-ils des structures analogues ? (Voir la figure 6.8 et l'explication sur l'analogie au concept 26.2.)

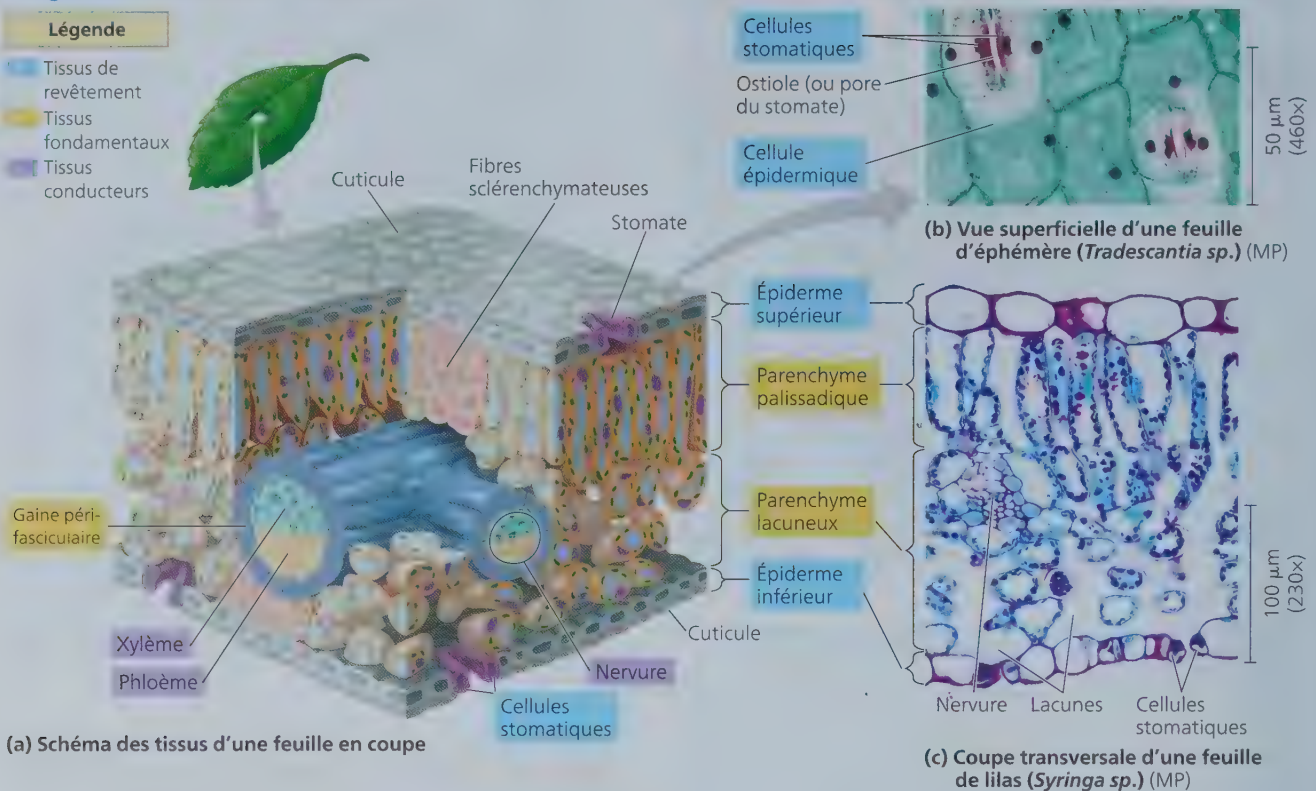
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **35.4**

La croissance secondaire fait augmenter le diamètre des tiges et des racines des plantes ligneuses

Nombre de plantes terrestres ont une croissance secondaire marquée par un épaissement produit par les méristèmes latéraux. C'est d'ailleurs grâce à l'apparition d'une croissance secondaire au cours de l'évolution que de nouvelles formes végétales ont pu apparaître, depuis les immenses arbres des forêts jusqu'aux vignes ligneuses. La croissance secondaire a lieu chez toutes les gymnospermes et chez de nombreuses eudicotylédones, mais elle est rare chez les monocotylédones. Elle survient dans les tiges et les racines, mais exceptionnellement dans les feuilles.

▼ **Figure 35.18** L'anatomie d'une feuille.



La croissance secondaire comprend tous les tissus fabriqués par le cambium et le phellogène. Le cambium ajoute le xylème secondaire et le phloème secondaire, augmentant ainsi l'écoulement vasculaire et le soutien des tiges. Le phellogène produit une couche épaisse et résistante composée principalement de cellules imprégnées de cire qui protègent la tige contre la perte d'eau et contre l'invasion des insectes, des bactéries et des eumycètes.

Chez les plantes ligneuses, les croissances primaire et secondaire se produisent simultanément. Alors que la croissance primaire ajoute des feuilles et allonge les tiges et les racines dans les régions plus jeunes d'une plante, la croissance secondaire augmente le diamètre des tiges et des racines dans les plus vieilles régions, là où la croissance primaire est terminée. Le processus est semblable dans les tiges et les racines. La **figure 35.19** schématise la croissance d'une tige ligneuse.

Le cambium et les tissus conducteurs secondaires

Le cambium, un cylindre de cellules méristématiques souvent disposées en une seule couche, est entièrement responsable de la production des tissus conducteurs secondaires. Dans une tige ligneuse typique, le cambium est situé à l'extérieur de la moelle et du xylème primaire, et à l'intérieur du cortex et du phloème primaire. Dans une racine ligneuse, le cambium se forme à l'extérieur du xylème primaire, et à l'intérieur du phloème primaire et du périycle.

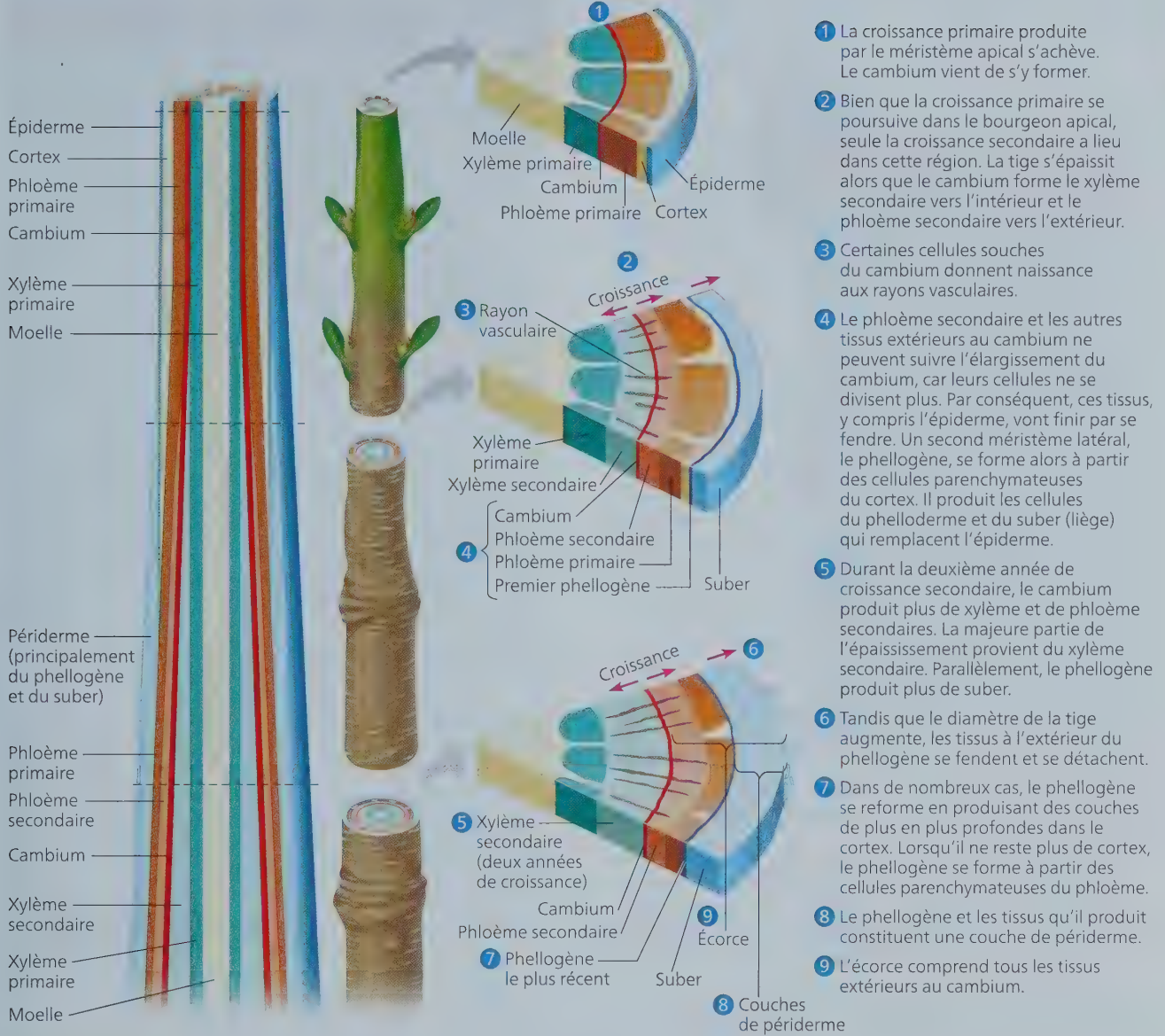
En coupe transversale, le cambium ressemble à un anneau de cellules méristématiques (voir l'étape 4 de la figure 35.19).

À mesure que ces cellules se divisent, elles font augmenter la circonférence du cambium ; elles ajoutent du xylème secondaire sur la face intérieure du cambium et du phloème secondaire sur sa face extérieure. Chaque anneau est plus grand que l'anneau précédent, ce qui accroît le diamètre des racines et des tiges.

Certaines cellules souches du cambium sont allongées, et leur grand axe est orienté parallèlement à l'axe de la tige ou de la racine. Les cellules qu'elles produisent donnent naissance à des cellules matures telles que les trachéides, les éléments de tube criblé, les cellules compagnes, le parenchyme orienté parallèlement à l'axe et les fibres du phloème. Les autres cellules souches du cambium sont plus courtes et orientées perpendiculairement à l'axe de la tige ou de la racine : elles produisent des *rayons vasculaires*, c'est-à-dire des rayons en majeure partie constitués de cellules parenchymateuses qui relient le xylème et le phloème secondaires (voir l'étape 3 de la figure 35.19). Ces cellules déplacent l'eau et les nutriments entre le xylème et le phloème secondaires, stockent des glucides et autres nutriments et aident à réparer les blessures.

Au fil de la croissance secondaire, les couches de xylème secondaire (bois) s'accumulent, principalement composées de trachéides, d'éléments de vaisseau et de fibres (voir la figure 35.10). La plupart des gymnospermes n'ont que des trachéides comme cellules conductrices d'eau, tandis que la plupart des angiospermes ont à la fois des trachéides et des éléments de vaisseau. Les parois des cellules de xylème secondaire sont fortement lignifiées, ce qui confère au bois sa dureté et sa résistance.

▼ **Figure 35.19** Les croissances primaire et secondaire d'une tige ligneuse.



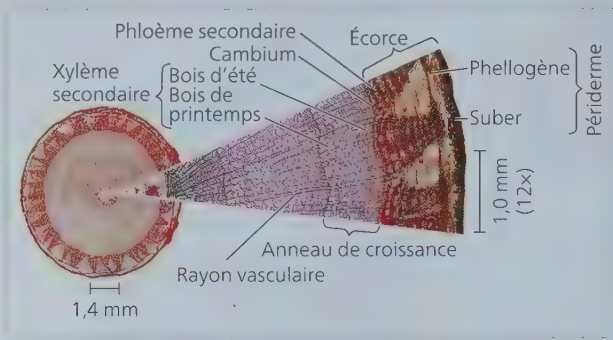
- 1 La croissance primaire produite par le méristème apical s'achève. Le cambium vient de s'y former.
- 2 Bien que la croissance primaire se poursuive dans le bourgeon apical, seule la croissance secondaire a lieu dans cette région. La tige s'épaissit alors que le cambium forme le xylème secondaire vers l'intérieur et le phloème secondaire vers l'extérieur.
- 3 Certaines cellules souches du cambium donnent naissance aux rayons vasculaires.
- 4 Le phloème secondaire et les autres tissus extérieurs au cambium ne peuvent suivre l'élargissement du cambium, car leurs cellules ne se divisent plus. Par conséquent, ces tissus, y compris l'épiderme, vont finir par se fendre. Un second méristème latéral, le phellogène, se forme alors à partir des cellules parenchymateuses du cortex. Il produit les cellules du phellogème et du suber (liège) qui remplacent l'épiderme.
- 5 Durant la deuxième année de croissance secondaire, le cambium produit plus de xylème et de phloème secondaires. La majeure partie de l'épaississement provient du xylème secondaire. Parallèlement, le phellogène produit plus de suber.
- 6 Tandis que le diamètre de la tige augmente, les tissus à l'extérieur du phellogène se fendent et se détachent.
- 7 Dans de nombreux cas, le phellogène se reforme en produisant des couches de plus en plus profondes dans le cortex. Lorsqu'il ne reste plus de cortex, le phellogène se forme à partir des cellules parenchymateuses du phloème.
- 8 Le phellogène et les tissus qu'il produit constituent une couche de périderme.
- 9 L'écorce comprend tous les tissus extérieurs au cambium.

HABILETÉS VISUELLES ► En vous basant sur le schéma, expliquez de quelle façon le cambium provoque la rupture de certains tissus.

Dans les régions tempérées, le bois qui apparaît au début du printemps est appelé bois de printemps (ou bois initial) ; il est habituellement composé de cellules de xylème secondaire ayant généralement un grand diamètre et une paroi mince (**figure 35.20**). La structure du bois de printemps optimise l'apport d'eau aux nouvelles feuilles. Le bois produit plus tard en saison de croissance est appelé bois d'été (ou bois final). Il est composé de cellules à paroi épaisse qui ne transportent pas aussi bien l'eau que celles du bois de printemps, mais qui assurent un meilleur soutien à l'arbre. Comme il y a un contraste marqué entre les grosses cellules du nouveau bois de printemps et les petites cellules du bois d'été produites au cours de la saison de croissance précédente, on peut distinguer la croissance d'une

année lorsqu'on observe la coupe transversale d'une racine ou du tronc d'un arbre, car elle prend la forme d'un anneau (*anneau de croissance*). C'est pourquoi les chercheurs peuvent évaluer l'âge d'un arbre en comptant ses anneaux. La *dendrochronologie* (du grec *dendron*, « arbre ») est la science de l'analyse des schémas de croissance des anneaux des arbres. L'épaisseur des anneaux varie selon l'importance de la croissance saisonnière. Les arbres croissent bien au cours des années humides et chaudes, mais ils croissent à peine au cours des années froides ou sèches. Comme un anneau épais indique une année chaude et un anneau mince indique une année froide ou sèche, les scientifiques peuvent étudier les changements climatiques à partir des formes des anneaux (**figure 35.21**).

▼ **Figure 35.20** Coupe transversale d'une tige de tilleul (*Tilia sp.*) de trois ans (MP).



Lorsqu'un arbre ou un arbuste ligneux avance en âge, les plus vieilles couches de xylème secondaire ne transportent plus l'eau et les minéraux (une solution appelée sève brute). Situées au cœur de la tige ou de la racine, ces couches forment le *duramen*, également appelé cœur ou bois parfait (figure 35.22). Ce sont les couches extérieures de xylème secondaire les plus récemment formées qui assurent le transport de la sève brute; on appelle ces couches *aubier*, ou bois imparfait. C'est la présence de l'aubier qui explique pourquoi un vieil arbre peut survivre même si le centre de son tronc est vide (figure 35.23). Comme chaque nouvelle couche de xylème secondaire a une circonférence plus grande que la précédente, la croissance secondaire permet au xylème de transporter une plus grande quantité de sève brute d'année en année, afin de fournir aux feuilles de plus en plus nombreuses l'eau et les minéraux dont elles ont besoin. Le duramen est habituellement plus foncé que l'aubier en raison de la résine et d'autres substances qui pénètrent dans les cavités cellulaires et qui contribuent à protéger le noyau de l'arbre des eumycètes et des insectes xylophages (du grec *xylon*, « bois », et *phagos*, « glouton »).

Du fait de sa proximité avec le cambium, seul le phloème secondaire le plus récent joue un rôle dans le transport des glucides. Au fur et à mesure que la circonférence de la tige ou de la racine augmente, le phloème secondaire plus vieux se détache; ainsi, il ne s'accumule pas autant que le xylème secondaire.

Le phellogène et la production de périoderme

Au cours des premières étapes de la croissance secondaire, l'épiderme, poussé vers l'extérieur, se fend, sèche et se détache de la tige ou de la racine. Il est remplacé par des tissus produits par le premier phellogène, un cylindre de cellules en division qui se développe dans le cortex externe de la tige (voir la figure 35.19) et dans le péricycle de la racine. Le phellogène produit les *cellules du pheloderme*, qui s'accumulent sur la face intérieure du phellogène, ainsi que les *cellules du suber*, qui s'accumulent sur la face extérieure du phellogène. À maturité, avant de mourir, les cellules du suber sécrètent une substance cireuse hydrophobe, la *subérine*, qui se dépose sur le côté interne de la paroi cellulaire. Comme les cellules du suber contiennent de la subérine et qu'elles sont généralement tassées les unes contre les autres, la majeure partie du périoderme est imperméable à l'eau et aux gaz, contrairement à l'épiderme. Le suber devient donc une barrière protectrice contre les pertes d'eau, les agressions du milieu et les

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

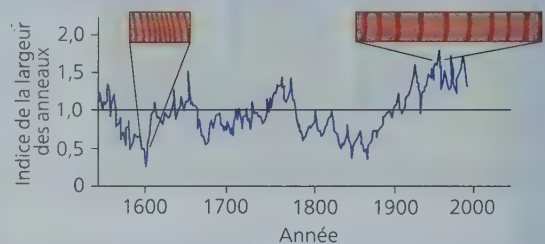
MÉTHODE DE RECHERCHE

L'étude du climat à l'aide de la dendrochronologie

■ **APPLICATION** ■ La dendrochronologie, la science de l'analyse des anneaux de croissance, est utile dans l'étude du changement climatique. La plupart des scientifiques attribuent le récent réchauffement climatique à la combustion des combustibles fossiles et à l'émission de CO₂ et d'autres gaz à effet de serre, alors qu'une petite minorité pense qu'il s'agit de variations naturelles. L'étude des modèles climatiques exige de comparer les températures passées et présentes, mais les relevés instrumentaux du climat ne couvrent que les deux derniers siècles et ne s'appliquent qu'à quelques régions. En examinant les anneaux de croissance des conifères de Mongolie datant du milieu du 16^e siècle, Gordon C. Jacoby, Rosanne D'Arrigo et leurs collaborateurs, du Lamont-Doherty Earth Observatory, ont cherché à savoir si la Mongolie a connu des périodes chaudes semblables par le passé.

■ **TECHNIQUE** ■ Les chercheurs peuvent analyser les schémas des anneaux dans des arbres vivants et morts. Ils peuvent même étudier le bois utilisé dans d'anciennes constructions en comparant des échantillons avec des spécimens naturels d'époques différentes, mais se recoupant. Des carottes, chacune ayant environ le diamètre d'un crayon, sont prélevées dans le centre d'un tronc. Chaque échantillon est séché et poncé pour révéler les anneaux. En comparant, en alignant et en faisant la moyenne de nombreux échantillons de conifères de Mongolie, les chercheurs ont créé une chronologie de référence. Les arbres sont ainsi devenus des témoins des changements environnementaux.

■ **RÉSULTATS** ■ Ce graphique résume un couplage des enregistrements des indices de la largeur des anneaux des conifères de Mongolie de 1550 jusqu'à 1993. Les indices plus élevés indiquent des anneaux plus larges et des températures plus élevées.

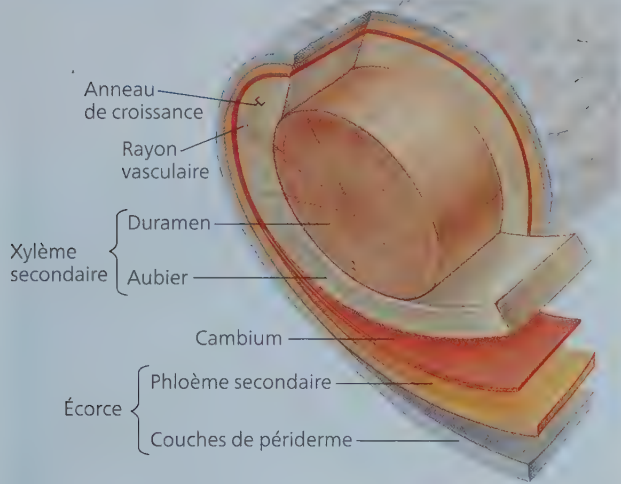


Source des données: G. C. Jacoby et coll., Mongolian tree rings and 20th-century warming, *Science* 273: 771-773 (1996).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Que nous indique le diagramme au sujet des changements environnementaux survenus entre 1550 et 1993 ?

agents pathogènes. On confond souvent à tort le suber (ou liège) à l'écorce et on s'imagine que celle-ci n'est qu'un revêtement protecteur qui recouvre une tige ligneuse ou une racine. En fait, en biologie végétale, l'**écorce** désigne l'ensemble des tissus

▼ **Figure 35.22** L'anatomie d'un tronc d'arbre.



situés à l'extérieur du cambium. Elle comprend donc, de l'intérieur vers l'extérieur, le phloème secondaire (produit par le cambium), le plus récent périderme et toutes les anciennes couches de périderme (voir la figure 35.22). L'écorce interne comprend le phloème secondaire et le phelloderme, deux tissus vivants, alors que l'écorce externe comprend le phloème secondaire mort et l'ancien périderme sur la face extérieure du phellogène actif. À mesure que ce processus se poursuit, les vieilles couches de périderme se détachent peu à peu; l'écorce de nombreux troncs d'arbres qui se fend et s'exfolie témoigne de ce phénomène.

Comment les cellules vivantes des tissus internes des organes ligneux arrivent-elles à absorber de l'O₂ et à respirer, alors qu'elles sont entourées d'un périderme cireux? En fait, le périderme est parsemé de petits canaux surélevés appelés **lenticelles**, dans lesquels les cellules du suber sont moins tassées, ce qui permet aux cellules vivantes d'une tige ligneuse ou d'une racine d'effectuer des échanges gazeux avec l'air ambiant. Les

▼ **Figure 35.23** Cet arbre est-il vivant ou mort? Le tunnel de séquoia de Wawona dans le parc national de Yosemite, en Californie, a été creusé en 1881 comme attraction touristique. Ce séquoia géant (*Sequoiadendron giganteum*) a vécu encore durant 88 ans avant de tomber au cours d'un hiver rigoureux. Il atteignait 71,3 m et avait environ 2 100 ans. Aujourd'hui, des politiques de conservation empêcheraient la mutilation d'un spécimen aussi important, mais le séquoia de Wawona a enseigné une précieuse leçon de botanique: les arbres peuvent survivre à l'excision de grandes parties de leur duramen.

HABILETÉS VISUELLES ►

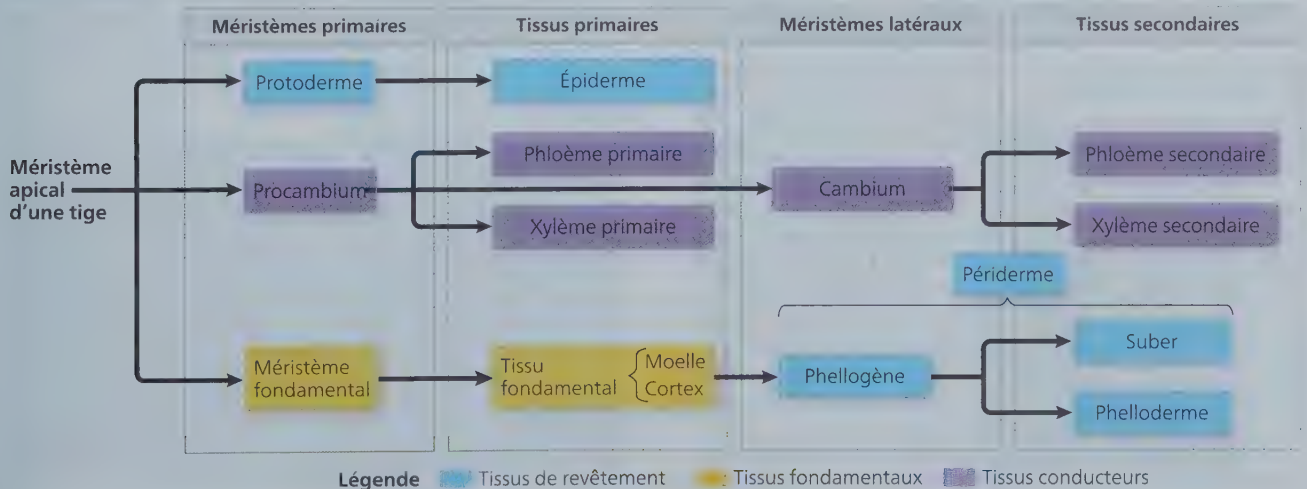
Nommez, dans l'ordre, les tissus qui ont été successivement détruits lorsque les bûcherons ont foré la base de cet arbre jusqu'à son centre. Aidez-vous de la figure 35.19.



lenticelles apparaissent souvent sous forme de fentes horizontales, comme il est illustré sur la tige à la figure 35.19.

La **figure 35.24** résume la relation entre les tissus primaires et secondaires d'une tige ligneuse.

▼ **Figure 35.24** Résumé des croissances primaire et secondaire d'une pousse ligneuse. Les racines ligneuses contiennent les mêmes méristèmes et les mêmes tissus, mais les tissus fondamentaux d'une racine ne sont pas divisés en moelle et en cortex, et le phellogène prend plutôt naissance dans le péricycle, la couche la plus externe du cylindre vasculaire.



L'évolution de la croissance secondaire

ÉVOLUTION Curieusement, l'étude de la plante herbacée *Arabidopsis thaliana* (arabette des dames) a permis de comprendre l'évolution de la croissance secondaire. Les chercheurs ont découvert qu'ils peuvent stimuler la croissance secondaire dans les tiges d'*Arabidopsis* en ajoutant des poids à la plante. Ces découvertes indiquent que le poids porté par la tige active un programme de développement qui produit la formation de bois. De plus, ils ont trouvé que plusieurs gènes du développement qui assurent la régulation des méristèmes apicaux des tiges chez *Arabidopsis* assurent la régulation de l'activité du cambium chez le peuplier (*Populus*). Cela porte à croire que les mécanismes de la croissance primaire et de la croissance secondaire ont évolué de façon plus similaire qu'on le croyait auparavant.

RETOUR SUR LE CONCEPT 35.4

1. On cloue une pancarte sur un tronc d'arbre, à 2 m de sa base. Si l'arbre mesure 10 m de hauteur et s'allonge de 1 m par année, à quelle hauteur la pancarte se trouvera-t-elle après 10 ans ?
2. Les stomates et les lenticelles interviennent tous les deux dans l'échange de CO_2 et d' O_2 . Pourquoi les stomates doivent-ils pouvoir se fermer, mais pas les lenticelles ?
3. Doit-on s'attendre à ce qu'un arbre tropical possède des anneaux de croissance distincts ? Pourquoi ?
4. **ET SI ?** ► Si on enlève un anneau complet d'écorce autour d'un tronc d'arbre (par une technique appelée annélation), l'arbre mourra-t-il lentement (après plusieurs semaines) ou rapidement (en quelques jours) ? Expliquez pourquoi.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 35.5

La croissance, la morphogenèse et la différenciation cellulaire façonnent la structure des végétaux

La série de changements par lesquels les cellules forment des tissus, des organes et des organismes s'appelle le **développement**. Celui-ci se déroule selon les informations génétiques qu'un organisme hérite de ses parents, mais il est également influencé par l'environnement extérieur. Un seul génotype peut produire différents phénotypes dans différents environnements. Par exemple, la plante aquatique appelée cabomba (*Cabomba caroliniana*) forme deux types différents de feuilles, selon que le méristème apical caulinaire est submergé ou non (**figure 35.25**). Cette capacité d'un organisme de modifier sa forme en réaction aux conditions de son environnement immédiat est appelée **plasticité développementale**. Des exemples spectaculaires de plasticité, comme chez *Cabomba*, sont beaucoup plus répandus chez les végétaux que chez les animaux, peut-être pour compenser le manque de mobilité des végétaux qui les empêche d'échapper aux conditions défavorables.

Les trois mécanismes qui se chevauchent au cours du développement d'un organisme multicellulaire sont : la croissance,

▼ **Figure 35.25** La plasticité développementale chez la plante aquatique *Cabomba caroliniana*. Les feuilles submergées de *Cabomba* ont un aspect plumeux, une adaptation qui les protège des dommages en diminuant leur résistance à l'eau en mouvement, tandis que les feuilles de surface ont des coussinets qui favorisent la flottaison. Les cellules des deux types de feuilles sont génétiquement identiques, mais les conditions environnementales différentes font en sorte que les gènes responsables de la formation des feuilles s'expriment ou pas.



la morphogenèse et la différenciation cellulaire. La **croissance** est une augmentation irréversible de la taille. La **morphogenèse** (du grec *morphê*, « forme », et *genesis*, « création ») est le processus qui donne à un tissu, à un organe ou à un organisme sa forme et détermine les positions des différents types de cellules. La **différenciation cellulaire** est le processus par lequel les cellules ayant les mêmes gènes deviennent différentes les unes des autres. Nous étudierons ces trois mécanismes plus loin, mais examinons d'abord comment l'application des techniques de la biologie moléculaire moderne aux organismes modèles, notamment *Arabidopsis thaliana*, a révolutionné l'étude du développement des végétaux.

Les organismes modèles: une révolution dans l'étude des végétaux

Comme dans les autres domaines de la biologie, les techniques de la biologie moléculaire et une attention particulière aux organismes modèles comme *A. thaliana* ont catalysé un foisonnement de la recherche au cours des dernières décennies. Cette plante délicate de la famille des crucifères (dont fait partie la moutarde), n'a aucune valeur agricole caractéristique, mais elle constitue un organisme modèle qui intéresse les généticiens et les biologistes moléculaires pour de nombreuses raisons. La petite taille d'*A. thaliana* permet aux chercheurs de cultiver des milliers de plants dans quelques mètres carrés, en laboratoire. Son temps de génération est court : il suffit d'environ six semaines pour qu'une graine devienne une plante mature qui produit d'autres graines. Cette rapide maturation permet aux biologistes d'effectuer des expériences de croisement génétique dans un court laps de temps. De plus, un plant peut produire plus de 5 000 graines, une autre propriété qui rend *A. thaliana* utile pour l'analyse génétique.

En plus de ces caractères de base, le génome de la plante se prête particulièrement bien à l'analyse par des méthodes de génétique moléculaire. Le génome d'*A. thaliana*, qui comporte environ 27 000 gènes codant pour des protéines, est parmi les

plus petits génomes de végétaux connus. De plus, la plante n'a que cinq paires de chromosomes, ce qui facilite la tâche des généticiens pour localiser des gènes particuliers. La petitesse de son génome a fait en sorte qu'*A. thaliana* a été la première plante dont on a complètement déterminé la séquence. Le territoire naturel de cette espèce inclut une grande variété de climats et d'élévations et s'étend des massifs montagneux de l'Asie centrale à la côte Atlantique européenne, et de l'Afrique du Nord au cercle arctique. Aussi, l'apparence de cette plante peut-elle être très différente selon la région où elle pousse (**figure 35.26**). Les scientifiques s'affairent aujourd'hui à séquencer le génome de centaines de populations d'*A. thaliana* de tous ses territoires naturels en Eurasie. L'information contenue dans les génomes de ces populations renseigne sur les adaptations évolutives qui ont permis à cette espèce de coloniser de nouveaux territoires après la dernière période glaciaire. Grâce à cette information, les sélectionneurs de végétaux pourront peut-être parvenir à améliorer les récoltes.

Une autre propriété qui rend *A. thaliana* attrayante pour les biologistes moléculaires est la facilité avec laquelle on peut transformer ses cellules avec des *transgènes*. Un transgène est un gène qu'on introduit dans le génome d'un organisme autre que celui dont il provient. La technologie CRISPR (voir la figure 20.14) est en train de devenir la technique de choix pour créer des plantes dotées de certaines mutations, et les chercheurs l'ont utilisée avec succès chez *A. thaliana*. En perturbant ou en rendant inactif un gène donné, les scientifiques peuvent recueillir des informations clés sur la fonction normale de ce gène.

Des projets à grande échelle sont en marche en vue de déterminer la fonction de chaque gène d'*A. thaliana*. En définissant ces fonctions et en suivant chaque voie métabolique, les chercheurs espèrent établir le plan de développement des végétaux, un des principaux objectifs de la biologie des systèmes. On prévoit la création prochaine d'une « plante virtuelle » à l'aide de l'informatique. Cela permettrait de visualiser les gènes qui sont activés dans les différentes parties de la plante tout au long de son développement.

La recherche fondamentale qui s'appuie sur des organismes modèles comme *A. thaliana* a accéléré le rythme des découvertes en botanique, dont l'identification des voies génétiques

▼ **Figure 35.26** Variations dans la disposition et la forme des feuilles ainsi que dans la croissance des pousses chez différentes populations d'*Arabidopsis thaliana*. L'information que recèlent les génomes de ces populations permettra peut-être d'améliorer les stratégies utilisées pour obtenir des récoltes dans de nouveaux environnements.



complexes qui régissent la structure des végétaux. En lisant plus sur ce sujet, vous serez en mesure d'apprécier non seulement le pouvoir de l'étude des organismes modèles, mais aussi la riche histoire de la recherche sous-jacente à toute la recherche moderne sur les végétaux.

La croissance: la division et l'expansion cellulaires

En augmentant le nombre de cellules, la division cellulaire qui se déroule dans les méristèmes augmente également le potentiel de croissance. Mais c'est l'expansion cellulaire qui est responsable de la croissance de la plante comme telle. Nous avons décrit en détail la division cellulaire au chapitre 12 (voir la figure 12.10), et nous verrons l'allongement cellulaire au chapitre 39 (voir la figure 39.7). Nous nous attardons donc ici sur la façon dont la division et l'expansion cellulaires contribuent à donner une forme à la plante.

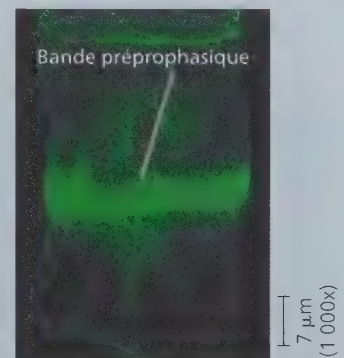
Le plan et la symétrie de la division cellulaire

Les nouvelles parois cellulaires qui divisent en deux parties les cellules végétales durant la cytoténèse se développent à partir de la plaque cellulaire (voir la figure 12.10). Le plan précis de la division cellulaire, déterminé à la fin de l'interphase, correspond habituellement au chemin le plus court qui coupe de moitié le volume de la cellule mère. Le réarrangement du cytosquelette constitue le premier signe de cette orientation spatiale. Les microtubules du cytoplasme forment un anneau appelé *bande préprophasique* (**figure 35.27**). Cette bande disparaît avant la métaphase, mais elle détermine le plan que suivra la division cellulaire.

On a longtemps cru que le plan de la division cellulaire déterminait les formes des organes des plantes, mais des études sur un maïs mutant ayant subi une désorganisation interne, appelé *tangled-1*, indiquent aujourd'hui qu'il n'en est rien. Chez les plants de maïs de type sauvage, les cellules des feuilles se divisent de façon soit transversale, soit longitudinale par rapport à l'axe de la cellule mère. Les divisions transversales précèdent l'allongement des feuilles, tandis que les divisions longitudinales précèdent leur élargissement. Dans les feuilles de *tangled-1*, les divisions transversales sont normales, mais la majorité des divisions longitudinales sont orientées anormalement, aboutissant à des cellules tordues et courbées (**figure 35.28**). Cependant, ces divisions cellulaires anormales n'influencent pas sur la forme de la feuille. Les feuilles du mutant croissent plus lentement que celles de type sauvage, mais leur forme générale reste normale, ce qui

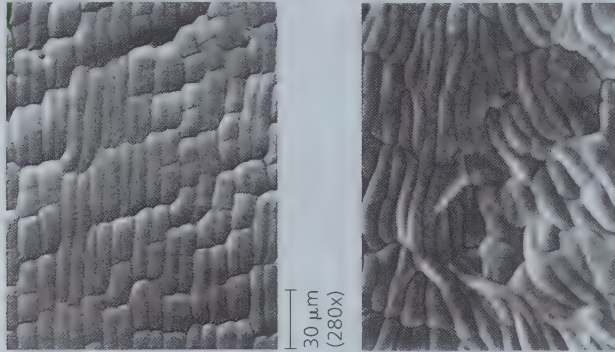
► **Figure 35.27** La bande préprophasique et le plan de la division cellulaire.

L'emplacement de la bande préprophasique indique le plan que suivra la division cellulaire. Dans cette micrographie photonique, la bande préprophasique a été colorée avec une protéine fluorescente verte qui se lie à une protéine associée aux microtubules.



▼ **Figure 35.28** Comparaison des schémas de division cellulaire dans les plants de maïs de type sauvage et les plants mutants.

Comparées aux cellules épidermiques des plants de maïs de type sauvage (à gauche), les cellules épidermiques du mutant *tangled-1* (à droite) sont très désordonnées. Néanmoins, les plants de maïs *tangled-1* produisent des feuilles d'aspect normal.



Cellules épidermiques des feuilles du maïs de type sauvage (MEB)

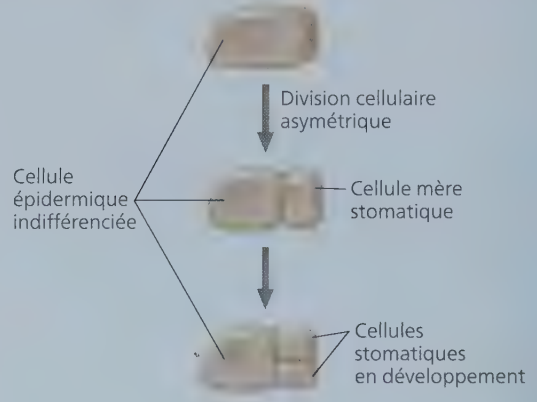
Cellules épidermiques des feuilles du maïs mutant *tangled-1* (MEB)

indique que la forme des feuilles ne dépend pas seulement d'un contrôle spatial précis de la division cellulaire. De plus, des découvertes récentes semblent indiquer que la forme de l'apex des tiges chez *A. thaliana* ne dépend pas du plan de la division cellulaire, mais des stress mécaniques liés aux microtubules et provenant du « tassement » associé à la prolifération et à la croissance des cellules.

La *symétrie* de la division, c'est-à-dire la distribution du cytoplasme entre les cellules filles, est un des aspects de la division cellulaire qui, lui, influe sur le développement d'une plante. Même si les chromosomes sont distribués en parts égales aux cellules filles durant la mitose, il peut arriver que le cytoplasme se divise de manière asymétrique. La *division cellulaire asymétrique*, qui fait en sorte que l'une des cellules filles reçoit plus de cytoplasme que l'autre au cours de la mitose, est habituellement le signe d'un événement clé du développement. Par exemple, la formation des cellules stomatiques nécessite généralement une division asymétrique et une modification du plan de la division. Une cellule épidermique se divise de manière asymétrique pour donner une cellule volumineuse, qui restera une cellule épidermique indifférenciée, et une petite cellule, qui deviendra une cellule mère stomatique. Les cellules stomatiques se forment quand cette petite cellule mère se divise perpendiculairement à la première (figure 35.29). Par conséquent, la division cellulaire asymétrique génère des cellules dont les destinées sont différentes, c'est-à-dire des cellules qui deviennent de différents types à maturité.

Les divisions cellulaires asymétriques jouent également un rôle dans l'établissement de la **polarité**, à savoir la présence de différences structurales ou chimiques aux extrémités opposées d'un organisme. Chez les végétaux, il existe habituellement un axe bien développé dont les deux extrémités sont différentes : l'une est une racine (partie souterraine), l'autre, une pousse (partie aérienne). Cette polarité est surtout évidente dans les différences morphologiques. Mais elle se manifeste également dans plusieurs propriétés physiologiques telles que le mouvement unidirectionnel de l'auxine (régulateur de croissance végétal)

▼ **Figure 35.29** La division cellulaire asymétrique et le développement stomatique. Une division cellulaire asymétrique précède le développement des cellules stomatiques de l'épiderme, c'est-à-dire des cellules qui bordent l'ostiole (voir la figure 35.18).

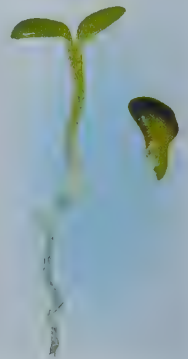


et l'apparition de racines et de tiges adventives aux extrémités appropriées des « boutures ». Dans une bouture de tige, des racines adventives se forment à l'extrémité qui était la plus près de la racine ; dans une bouture de racine, des tiges adventives se forment à l'extrémité qui était la plus près de la tige.

La première division d'un zygote végétal est normalement asymétrique et polarise la structure de la plante en une pousse et une racine. Cette polarité est difficile à renverser de façon expérimentale. Ainsi, la détermination adéquate de la polarité axiale est une étape clé de la morphogenèse d'une plante. Chez le mutant *gnome* (d'un mot allemand désignant un nain ou une personne difforme) d'*Arabidopsis thaliana*, la polarité ne s'installe pas. La première division du zygote est en effet anormalement symétrique, et le semis en forme de boule qui en résulte ne possède ni racines ni feuilles (figure 35.30).

L'orientation de l'expansion cellulaire

Avant d'aborder la contribution de l'expansion cellulaire à la formation de la plante, soulignons une différence entre les végétaux et les animaux. La croissance des cellules animales repose principalement sur la synthèse de cytoplasme riche en protéines, processus coûteux au point de vue métabolique. La croissance des cellules végétales nécessite aussi la fabrication de nouvelles substances riches en protéines dans le cytoplasme. Mais l'absorption d'eau représente généralement 90 % de l'expansion cellulaire. La majeure partie de cette eau est emmagasinée dans la grande vacuole centrale. La solution de la vacuole, ou *sève cellulaire*, est très diluée et presque dépourvue des macromolécules coûteuses en énergie qui sont présentes en grandes quantités dans le

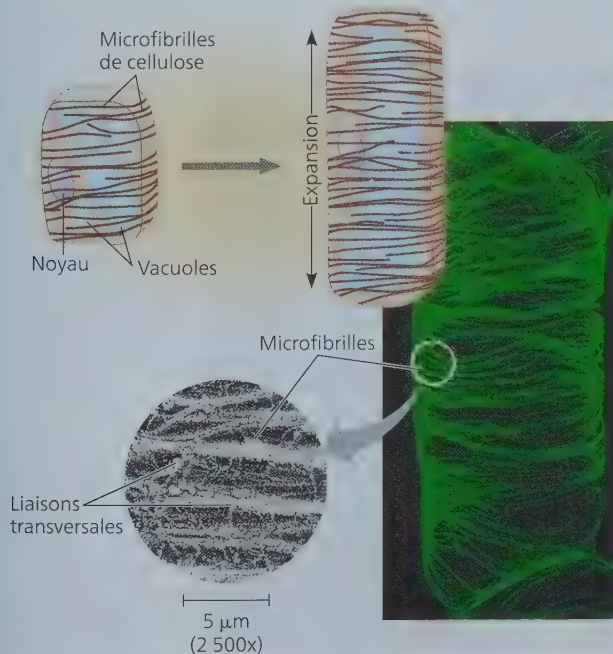


► **Figure 35.30** L'importance de la polarité axiale. Le semis normal d'*Arabidopsis thaliana* (à gauche) possède une racine et une tige. Chez le mutant *gnome* (à droite), la première division du zygote n'a pas été asymétrique ; le semis qui en résulte présente une forme de boule et ne possède ni feuilles ni racines. Cette anomalie du mutant *gnome* est causée par son incapacité de transporter l'auxine de façon polaire.

reste du cytoplasme. Les grandes vacuoles sont donc un moyen «économique» de remplir l'espace, ce qui permet à une plante de croître rapidement et à peu de frais. Par exemple, les pousses de bambou s'allongent de plus de 2 m par semaine. Au cours de l'évolution, l'allongement rapide et efficace des racines et des pousses a été une importante adaptation des végétaux, qui a favorisé l'exposition à la lumière et augmenté la surface d'absorption en contact avec le sol.

Les cellules végétales croissent rarement de façon uniforme dans toutes les directions. Leur grande expansion est habituellement orientée selon l'axe principal de la plante. Ainsi, les cellules situées près de l'apex de la racine peuvent multiplier par 20 leur longueur initiale, mais s'élargissent peu. On attribue cela à l'orientation des microfibrilles de cellulose dans les couches profondes de la paroi cellulaire. Les microfibrilles ne s'étirent pas; la croissance cellulaire se fait donc perpendiculairement à leur orientation principale, comme l'illustre la **figure 35.31**. Selon une des hypothèses avancées, les microtubules situés immédiatement sous la membrane plasmique structurent les complexes enzymatiques producteurs de cellulose et orientent leurs mouvements à travers la membrane plasmique lorsqu'ils produisent les microfibrilles de cellulose qui formeront une grande partie de la paroi cellulaire.

▼ **Figure 35.31** L'orientation de l'expansion des cellules végétales. C'est principalement l'absorption d'eau qui permet l'expansion des cellules végétales. Dans une cellule en croissance, les enzymes affaiblissent les liaisons transversales de la paroi, qui peut ainsi prendre de l'expansion à mesure que l'eau y pénètre par osmose; en même temps, plus de microfibrilles sont produites. L'orientation de l'expansion de la cellule se fait surtout perpendiculairement aux microfibrilles de cellulose présentes dans la paroi. L'orientation des microtubules dans le cytoplasme périphérique de la cellule détermine l'orientation des microfibrilles de cellulose (MP à fluorescence). Ces microfibrilles sont enchâssées dans une matrice comportant d'autres polysaccharides (non cellulosiques), dont quelques-uns forment les liaisons transversales visibles sur cette micrographie (MET).



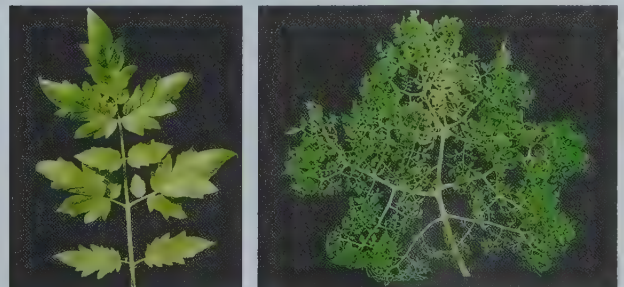
La morphogenèse et le plan d'organisation

La structure des plantes est plus qu'un ensemble de cellules en division et en expansion. Au cours de la morphogenèse, les cellules acquièrent différentes identités dans une organisation spatiale ordonnée. Par exemple, le tissu de revêtement se forme à l'extérieur, et le tissu conducteur, à l'intérieur (jamais dans le sens inverse). La formation de structures précises en des endroits précis se nomme **plan d'organisation**.

Deux types d'hypothèses ont été mis de l'avant pour expliquer comment le sort des cellules végétales est déterminé au cours de la formation du plan d'organisation. L'hypothèse fondée sur les *mécanismes liés à la lignée* propose que le sort des cellules soit déterminé au début du développement et que les cellules transmettent ce sort à leur descendance. Selon cette théorie, le plan de base de la différenciation cellulaire est cartographié selon les directions dans lesquelles les cellules méristématiques se divisent et prennent de l'expansion. D'autre part, l'hypothèse fondée sur les *mécanismes liés à la position* propose que ce soit plutôt sa position finale dans un organe en développement qui détermine le type de cellule que deviendra la cellule en question. Des expériences consistant à détruire au laser des cellules voisines ont montré que le sort d'une cellule végétale est établi vers la fin du développement et dépend en grande partie de stimulus envoyés par les cellules voisines, ce qui vient appuyer ce point de vue.

En revanche, le sort des cellules chez les animaux est en grande partie déterminé par les mécanismes dépendants de la lignée qui mettent en jeu des facteurs de transcription. Les gènes homéotiques (*Hox*) qui codent pour ces facteurs de transcription sont essentiels pour le nombre et le positionnement appropriés des structures embryonnaires, comme les pattes et les antennes, chez *Drosophila melanogaster* (voir la figure 18.19). Chose intéressante, le maïs possède un homologue des gènes *Hox* appelé *KNOTTED-1*, mais contrairement à son équivalent dans le monde animal, *KNOTTED-1* n'influe pas sur le nombre ou le positionnement des organes d'une plante. Comme nous le verrons, une classe sans lien de facteurs de transcription appelés protéines *MADS-box* joue un rôle dans les plantes. *KNOTTED-1* joue cependant un rôle important dans la morphogenèse des feuilles, y compris des feuilles composées. Si l'expression du gène *KNOTTED-1* est excessive par rapport à la normale chez la tomate (*Lycopersicon esculentum*), les feuilles normalement composées deviennent alors «supercomposées» (**figure 35.32**).

▼ **Figure 35.32** L'expression excessive d'un gène homologue des gènes *Hox* pendant la formation d'une feuille. *KNOTTED-1* est un gène qui participe à la formation des feuilles et des folioles. Son expression excessive chez la tomate (*Lycopersicon esculentum*) donne des feuilles «supercomposées» (à droite) par rapport aux feuilles normales (à gauche).

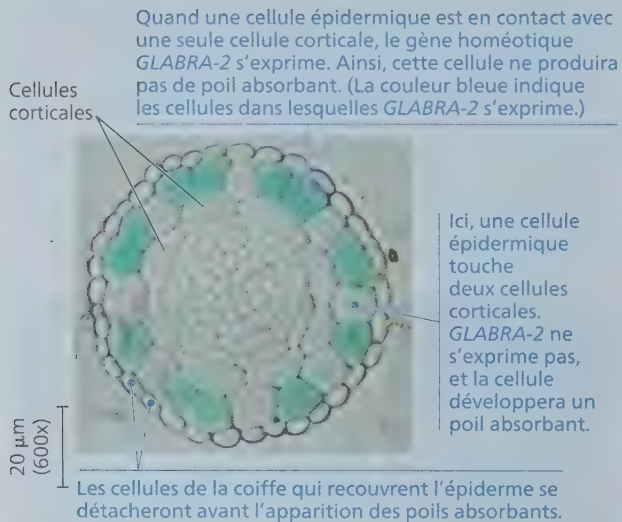


L'expression génique et la régulation de la différenciation cellulaire

Les cellules d'un organisme en développement synthétisent différentes protéines et ont diverses structures et fonctions, même si elles ont le même génome. Si, dans un milieu de culture, une cellule mature provenant d'une racine ou d'une feuille se différencie et donne naissance aux divers types de cellules végétales, c'est qu'elle possède tous les gènes nécessaires à l'élaboration de tous les types de cellules dans la plante. Il s'ensuit que la différenciation cellulaire dépend dans une large mesure de la régulation de l'expression génique, autrement dit de la régulation de la transcription et de la traduction qui entraîne la production de protéines particulières.

Des données probantes portent à croire que l'activation ou l'inactivation de gènes précis intervenant dans la différenciation cellulaire relève en grande partie de la communication de cellule à cellule. C'est l'information reçue de leurs voisines qui indique aux cellules de quelle façon elles doivent se différencier. Par exemple, deux types de cellules se forment dans l'épiderme de la racine d'*A. thaliana* : les cellules qui produisent des poils absorbants et celles qui n'en produisent pas. Le sort des cellules est lié à leur position dans l'épiderme. Les cellules épidermiques immatures qui sont en contact avec deux cellules sous-jacentes du cortex de la racine produisent des poils absorbants, tandis que les cellules épidermiques immatures qui sont en contact avec une seule cellule du cortex deviennent des cellules matures sans poil absorbant. L'expression différentielle du gène homéotique appelé *GLABRA-2* (du latin *glaber*, « chauve ») est responsable de la distribution adéquate des poils absorbants (figure 35.33). Les chercheurs ont démontré ce phénomène en couplant le gène *GLABRA-2* à un « gène rapporteur », qui provoque la coloration bleue de chaque cellule de la racine où le gène *GLABRA-2* s'exprime après un protocole particulier. Ce gène ne s'exprime normalement que dans les cellules épidermiques qui ne développeront pas de poil absorbant.

▼ Figure 35.33 La régulation de la différenciation cellulaire par un gène homéotique (MP).



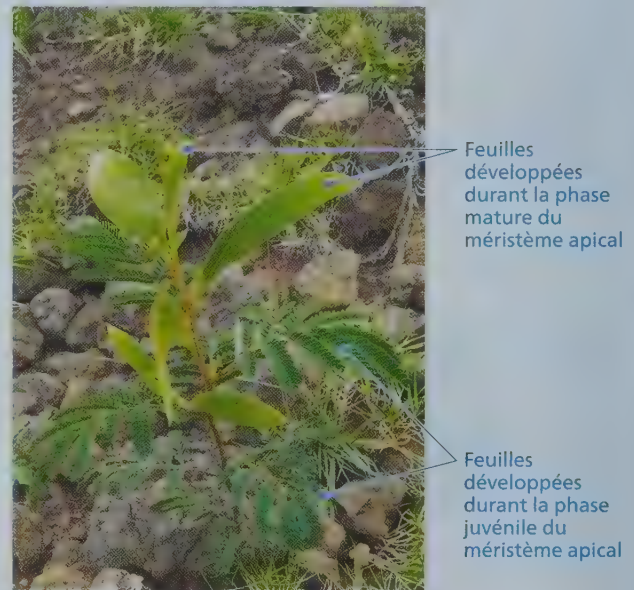
ET SI ? ▶ À quoi ressembleraient les racines si une mutation inhibait l'expression du gène *GLABRA-2* ?

Les changements de phase

Les organismes multicellulaires doivent passer par différents stades de développement. Ainsi, les humains passent par la petite enfance, l'enfance, l'adolescence et l'âge adulte, la puberté étant la ligne de démarcation entre la phase non reproductrice et la phase reproductrice. Les végétaux, eux, passent du stade végétatif juvénile au stade végétatif mature, puis au stade reproducteur mature. Chez les animaux, les changements développementaux s'effectuent dans l'organisme tout entier, et une larve d'insecte, par exemple, deviendra un insecte adulte. Chez les végétaux, en revanche, les stades de développement, appelés *phases*, touchent une seule région : le méristème apical caulinaire. Les changements morphologiques qui se produisent lors des transformations du méristème apical sont appelés **changements de phase**. Durant la transition progressive de la phase juvénile à la phase mature, la morphologie foliaire de certaines espèces présente des changements frappants (figure 35.34). Les nœuds et les entrenœuds juvéniles conservent leur état juvénile même si la pousse continue de s'allonger et même si, plus tard, le méristème apical caulinaire passe à la phase mature. Par conséquent, toutes les *nouvelles* feuilles qui se développent sur les branches émergeant des bourgeons axillaires des nœuds juvéniles seront elles aussi juvéniles, même si le méristème apical de l'axe principal de la tige produit des nœuds matures depuis des années.

Si les conditions environnementales sont favorables, une plante adulte s'engage dans la phase de floraison. Les biologistes ont accompli d'énormes progrès pour expliquer la régulation génétique du développement floral, le sujet de la prochaine section.

▼ **Figure 35.34 Le changement de phase dans le système caulinaire d'*Acacia koa*.** Cette plante originaire d'Hawaï a des feuilles juvéniles composées, qui sont constituées de nombreuses petites folioles, et des feuilles matures simples. Ces deux sortes de feuillages reflètent un changement de phase dans le développement du méristème apical de chaque tige. Une fois qu'un nœud est formé, la phase de développement – juvénile ou mature – est fixe ; les feuilles composées ne deviennent pas des feuilles simples à maturité.



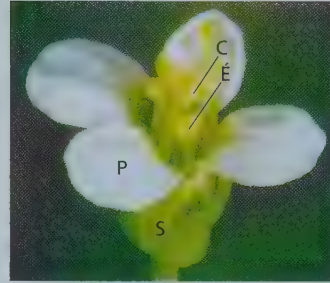
La régulation génétique de la floraison

La formation de fleurs comporte un changement de phase qui fait passer de la croissance végétative à la croissance reproductrice. Cette transition est provoquée par une combinaison de stimulus environnementaux, comme la longueur du jour, et de signaux internes, tels les régulateurs de croissance végétaux. (Le concept 39.3 aborde plus en détail les stimulus liés à la floraison.) Contrairement à la croissance végétative, qui est indéfinie, la croissance liée à la floraison est habituellement définie: la production d'une fleur par le méristème apical d'une pousse met généralement un terme à la croissance primaire de cette pousse. Le passage de la croissance végétative à la floraison est associé à l'activation des **gènes d'identité du méristème floral**. Les protéines produites par ces gènes sont des facteurs de transcription qui régulent les gènes nécessaires à la conversion des méristèmes végétatifs indéfinis en méristèmes floraux définis.

Lorsque le méristème apical d'une pousse s'est engagé dans la phase de floraison, l'ordre de l'émergence de chaque primordium en détermine le développement en un organe floral précis: un sépale, un pétale, une étamine ou un carpelle (voir la figure 30.8 pour une révision de l'anatomie de la fleur). Ces organes floraux forment quatre verticilles qui peuvent être décrits comme des cercles concentriques lorsqu'ils sont vus du dessus. Les sépales forment le premier verticille (celui le plus à l'extérieur), les pétales, le deuxième, les étamines, le troisième, et les carpelles, le quatrième (celui le plus au centre). Les botanistes ont identifié plusieurs **gènes d'identité des organes** appartenant à la famille des *MADS-box*; ils codent pour des facteurs de transcription qui déterminent cette organisation florale caractéristique. C'est l'information de positionnement qui détermine les gènes qui s'expriment dans un primordium floral particulier. Il en résulte le développement d'un primordium floral en un organe floral précis. Une mutation dans un gène d'identité des organes d'une plante peut causer une anomalie dans le développement de la fleur; par exemple, des pétales pousseront à la place des étamines (figure 35.35). Certains mutants homéotiques possédant un plus grand nombre de pétales produisent des fleurs spectaculaires qui font la joie des jardiniers.

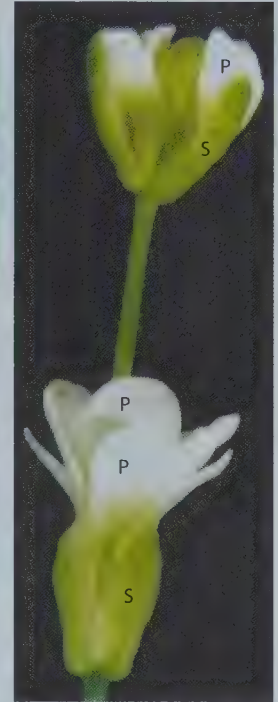
En étudiant des mutants dotés de fleurs anormales, les chercheurs ont identifié et cloné trois classes de gènes d'identité des organes floraux. Leurs études commencent à révéler le fonctionnement de ces gènes. La figure 35.36a montre une version simplifiée de l'hypothèse ABC sur le développement floral selon laquelle trois classes de gènes dirigent la formation des quatre types d'organes floraux. D'après cette hypothèse, chaque classe de gènes d'identité des organes s'exprime dans deux verticilles précis du méristème floral. Normalement, les gènes A s'expriment dans les deux verticilles externes (sépales et pétales), les gènes B, dans les deux verticilles médians (pétales et étamines), et les gènes C, dans les deux verticilles internes (étamines et carpelles). Les sépales se développent dans la région du méristème où seuls les gènes A sont actifs. Les pétales se forment dans la région où les gènes A et B sont actifs. Les étamines se développent dans les régions où les gènes B et C sont actifs. Enfin, les carpelles proviennent des régions où seuls les gènes C sont actifs. L'hypothèse ABC explique les phénotypes des mutants dépourvus de gènes A, B ou C, avec la particularité suivante: dans les régions où le gène A est actif, il inhibe le gène C, et vice versa. Si le gène A est inactif, le gène C prend sa place, et si le

▼ **Figure 35.35** Les gènes d'identité des organes et le plan d'organisation de la fleur.



▲ **Fleur normale d'Arabidopsis.**

Chaque fleur normale d'*Arabidopsis thaliana* possède quatre verticilles: les sépales (S), les pétales (P), les étamines (É) et les carpelles (C).



► **Fleur anormale d'Arabidopsis.**

Les chercheurs ont relevé plusieurs mutations des gènes d'identité des organes qui sont à l'origine de la formation de fleurs anormales. Ainsi, cette fleur possède un verticille supplémentaire de pétales à la place des étamines et une fleur interne à la place des carpelles.

FAITES DES LIENS ► Donnez un autre exemple de mutation d'un gène homéotique entraînant la formation d'organes à un endroit inhabituel (voir le concept 18.4).

gène C est inactif, le gène A le remplace. La figure 35.36b montre l'organisation florale chez les mutants dépourvus d'une des trois classes de gènes d'identité des organes et décrit l'explication de l'hypothèse ABC pour ces phénotypes floraux. C'est grâce à ce genre d'hypothèses et aux expériences qu'ils conçoivent pour les vérifier que les chercheurs définissent peu à peu le plan génétique du développement des végétaux.

Lorsqu'on dissèque une plante pour en examiner les composants, comme on vient de le faire dans ce chapitre, on doit bien se rappeler que cette plante est un organisme dont les parties forment un tout. L'anatomie des végétaux reflète largement les adaptations évolutives aux défis posés par la vie photoautotrophe terrestre.

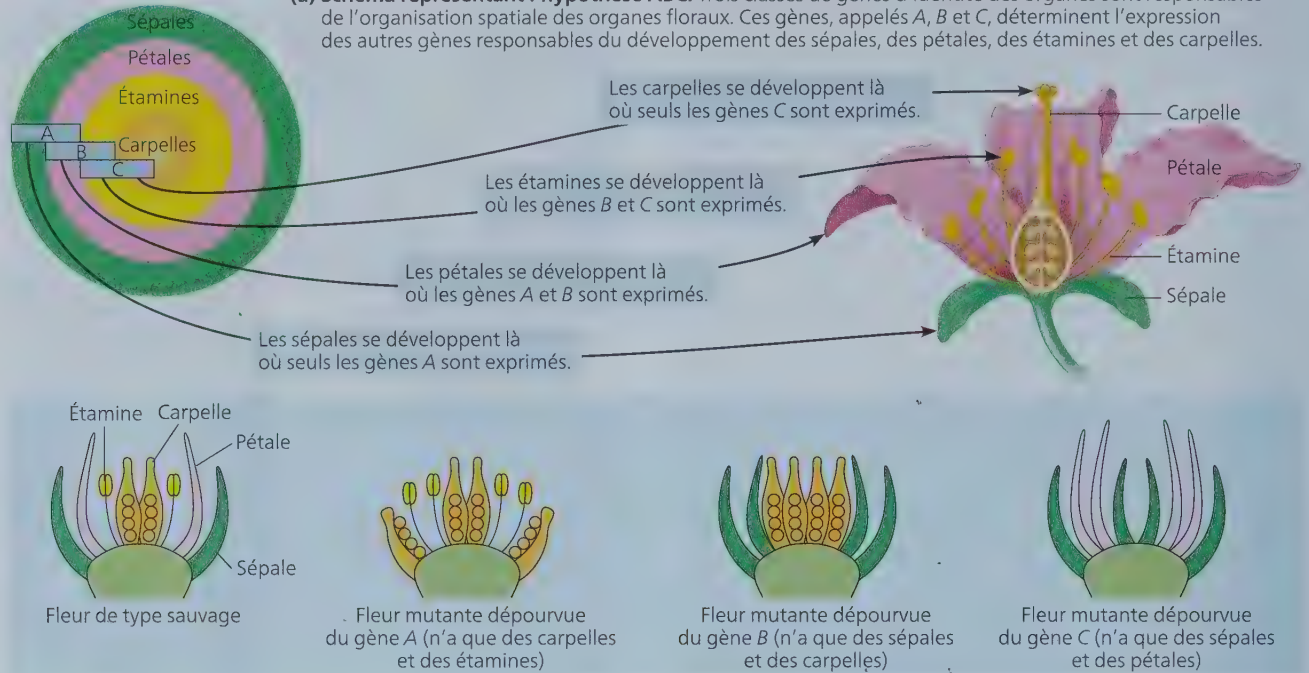
RETOUR SUR LE CONCEPT 35.5

1. Comment deux cellules végétales peuvent-elles avoir des structures très différentes alors qu'elles possèdent le même génome ?
2. Donnez trois différences entre le développement animal et le développement végétal.
3. **ET SI ?** ► Chez certaines espèces, les sépales ressemblent à des pétales, et, ensemble, ils sont appelés «tépales». Proposez un ajout à l'hypothèse ABC qui pourrait expliquer l'origine des tépales.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 35.36** L'hypothèse ABC sur le fonctionnement des gènes d'identité des organes dans le développement floral.

(a) **Schéma représentant l'hypothèse ABC.** Trois classes de gènes d'identité des organes sont responsables de l'organisation spatiale des organes floraux. Ces gènes, appelés A, B et C, déterminent l'expression des autres gènes responsables du développement des sépales, des pétales, des étamines et des carpelles.



(b) **Vue latérale d'une fleur de type sauvage et de fleurs mutantes.** Pour expliquer le phénotype des mutantes dépourvues d'un gène d'identité des organes A, B ou C, on peut utiliser le modèle montré à la partie (a) ainsi que l'observation suivante: si le gène A ou le gène C est inactif, c'est celui des deux gènes qui n'est pas inactif qui s'exprimera dans ce verticille. Par exemple, si le gène A est inactif dans une fleur mutante, c'est le gène C qui s'exprimera là où le gène A se serait normalement exprimé. Par conséquent, des carpelles (expression du gène C) se développeront dans le verticille le plus externe, tandis que des étamines (expression des gènes B et C) se développeront dans le verticille suivant.

FAITES UN DESSIN ► Pour chaque fleur mutante, dessinez un diagramme concentrique comme celui du schéma (a) et indiquez-y les organes et les gènes exprimés dans chaque verticille. Ensuite, dessinez un diagramme concentrique qui représente une fleur mutante dans laquelle les gènes A et B sont inactifs, et indiquez-en les différentes parties.

RÉVISION DU CHAPITRE 35



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 35.1

Les végétaux possèdent une organisation hiérarchique constituée d'organes, de tissus et de cellules (p. 830 à 835)

- Les plantes vasculaires sont constituées de **tiges**, de **feuilles** et, chez les angiospermes, de fleurs. Les **racines** ancrent la plante dans le sol, absorbent l'eau et les minéraux qu'elles transportent, et emmagasinent les matières nutritives. Les feuilles sont reliées aux **nœuds** de la tige et sont les principaux **organes** de la photosynthèse. Les **bourgeons axillaires**, situés aux aisselles des feuilles et des tiges, donnent naissance aux branches. Les organes des végétaux peuvent être adaptés pour des fonctions spécialisées.
- Les plantes vasculaires possèdent trois **systèmes tissulaires** qui parcourent toute la plante: les tissus de revêtement, les tissus conducteurs et les tissus fondamentaux. Les **tissus de revêtement** recouvrent la plante d'une couche protectrice. Les **tissus conducteurs**

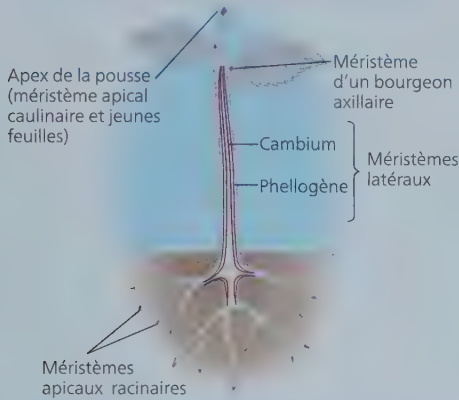
(**xylème** et **phloème**) assurent le transport à grande distance des substances. Les **tissus fondamentaux** remplissent des fonctions de stockage, de métabolisme et de régénération.

- Les **cellules parenchymateuses** sont des cellules indifférenciées aux parois minces qui gardent toujours la capacité de se diviser; elles remplissent la plupart des fonctions métaboliques de synthèse et de stockage. Les **cellules collenchymateuses**, qui ont une paroi d'épaisseur variable, soutiennent les jeunes parties de la plante en développement. Enfin, les **cellules sclérenchymateuses (cellules fibreuses et sclérites)** ont une paroi épaisse et lignifiée qui fournit un support aux parties matures de la plante, qui ont terminé leur croissance. Les **trachéides** et les **éléments de vaisseau**, les cellules de transport du xylème, ont une paroi épaisse et sont morts lorsqu'ils atteignent la maturité. Les **éléments de tube criblé** sont des cellules vivantes, mais très modifiées, très dépourvues d'organites internes; ce sont les cellules qui effectuent le transport des glucides dans le phloème chez les angiospermes.

? Décrivez aux moins trois spécialisations des organes végétaux et des cellules végétales qui sont des adaptations à la vie terrestre.

CONCEPT 35.2

Les méristèmes apicaux et latéraux engendrent les cellules nécessaires à la croissance primaire et à la croissance secondaire (p. 835 à 839)

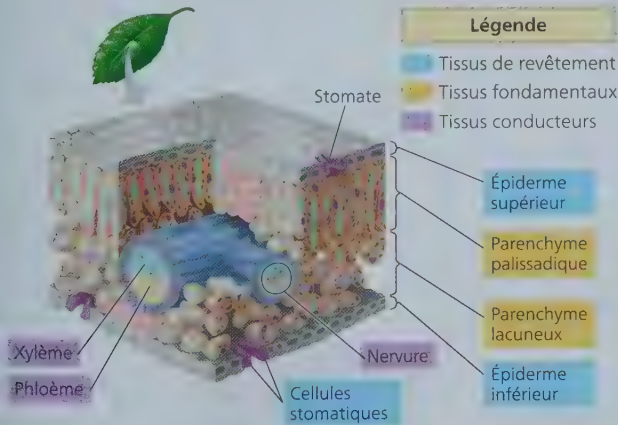


? Quelle est la différence entre la croissance primaire et la croissance secondaire?

CONCEPT 35.3

La croissance primaire produit l'allongement des racines et des pousses (p. 839 à 843)

- Dans les racines, le **méristème apical** se trouve près de l'apex de la racine, où il génère les cellules pour la racine en croissance et la **coiffe**.
- Dans les pousses, le méristème apical se trouve dans le **bourgeon apical**, où il produit plusieurs **entre-nœuds** et nœuds porteurs de feuilles.
- Chez les eudicotylédones, les faisceaux libéroligneux des tiges sont disposés en anneau. Chez les monocotylédones, ils sont répartis dans tous les tissus fondamentaux.
- Les cellules du **mésophylle** sont spécialisées dans la photosynthèse. Les **stomates** sont des pores de l'épiderme bordés par des paires de **cellules stomatiques** (cellules de garde); ils permettent les échanges gazeux et servent également de passage pour l'évaporation de l'eau.

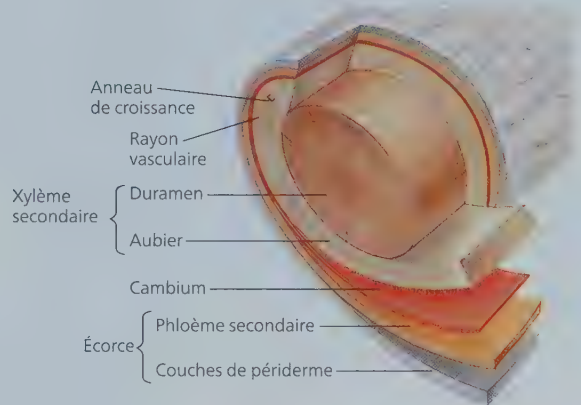


? Quelle est la différence entre la ramification des racines et celle des tiges?

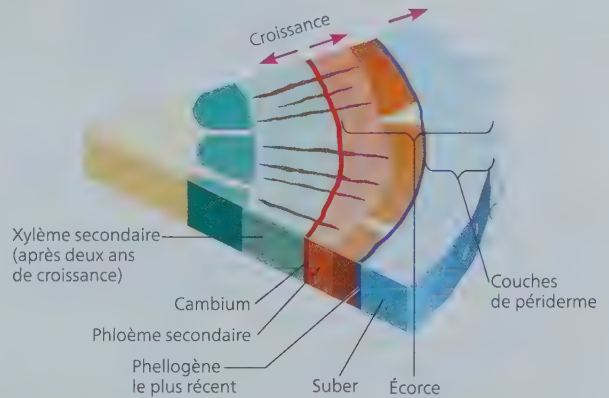
CONCEPT 35.4

La croissance secondaire fait augmenter le diamètre des tiges et des racines des plantes ligneuses (p. 843 à 848)

- Le **cambium** est un cylindre méristématique qui produit le xylème secondaire et le phloème secondaire durant la **croissance secondaire**. Les plus vieilles couches de xylème secondaire (**duramen**) deviennent inactives, tandis que les plus jeunes couches (**aubier**) continuent de transporter l'eau.



- Le **phellogène** donne naissance à un tissu de revêtement épais, ou **périderme**, qui protège la structure de la plante. Ce tissu comprend le phellogène et les couches de cellules du phellocorme (non illustré) et de suber qu'il produit.



? Quels avantages les végétaux ont-ils retirés de l'évolution de la croissance secondaire?

CONCEPT 35.5

La croissance, la morphogenèse et la différenciation cellulaire façonnent la structure des végétaux (p. 848 à 854)

- La division et l'expansion cellulaires sont les principaux mécanismes qui déterminent la croissance. Une bande préprophasique de microtubules établit l'endroit où se formera la plaque cellulaire dans la cellule en division. L'orientation des microtubules détermine également la direction de l'expansion cellulaire en régissant l'orientation des microfibrilles de cellulose qui se trouvent dans la paroi.

- La morphogenèse, c'est-à-dire le développement de la morphologie et de l'organisation, dépend des cellules qui reçoivent l'information de positionnement de leurs voisines et y répondent.
- La différenciation cellulaire, le résultat de l'activation génique différentielle, permet aux cellules d'une plante d'assumer différentes fonctions malgré leurs génomes identiques. La position d'une cellule dans une plante en développement détermine sa voie de différenciation.
- Des stimulus internes ou environnementaux peuvent provoquer chez une plante le passage d'un stade de développement à l'autre, par exemple, de la production de feuilles juvéniles à la production de feuilles matures. Ces changements morphologiques sont appelés **changements de phase**.
- La recherche effectuée sur les **gènes d'identité des organes** des fleurs en développement fournit un modèle pour l'étude des **plans d'organisation**. L'**hypothèse ABC** explique comment trois classes de gènes d'identité des organes régissent la formation des sépales, des pétales, des étamines et des carpelles.

? Par quel mécanisme les cellules végétales ont-elles tendance à s'allonger le long d'un axe au lieu de prendre de l'expansion dans toutes les directions comme un ballon ?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. La majeure partie de la croissance de la morphologie des végétaux est le résultat de :
 - a) la différenciation cellulaire.
 - b) la morphogenèse.
 - c) la division cellulaire.
 - d) l'allongement cellulaire.
2. La couche la plus interne de l'écorce des racines est :
 - a) le centre.
 - b) le péricycle.
 - c) l'endoderme.
 - d) la moelle.
3. Le duramen et l'aubier sont constitués :
 - a) d'écorce.
 - b) de péricycle.
 - c) de xylème secondaire.
 - d) de phloème secondaire.
4. Le passage d'un méristème apical de la phase végétative juvénile à la phase végétative mature se manifeste souvent par :
 - a) une modification dans la morphologie des feuilles produites.
 - b) le début de la croissance secondaire.
 - c) la formation des racines latérales.
 - d) l'activation des gènes d'identité du méristème floral.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

5. Supposons une fleur dont les gènes A et C s'expriment normalement et dont le gène B s'exprime dans les quatre verticilles. En vous appuyant sur l'hypothèse ABC, quelle serait la structure de cette fleur, en commençant par le verticille le plus à l'extérieur ?
 - a) Carpelle, pétale, pétale, carpelle.
 - b) Pétale, pétale, étamine, étamine.
 - c) Sépale, carpelle, carpelle, sépale.
 - d) Sépale, sépale, carpelle, carpelle.
6. Lequel des éléments suivants est issu, directement ou indirectement, de l'activité méristématique ?
 - a) Le xylème secondaire.
 - b) La feuille.
 - c) Le tissu de revêtement.
 - d) Tous ces éléments.
7. Lequel des éléments suivants n'est pas visible dans une coupe transversale de la partie ligneuse d'une racine ?
 - a) Les cellules sclérenchymateuses.
 - b) Les cellules parenchymateuses.
 - c) Les éléments de tube criblé.
 - d) Les poils absorbants.
8. **FAITES UN DESSIN** ► Sur cette coupe transversale d'une eudicotylédone ligneuse, indiquez un anneau de croissance, le bois d'été, le bois de printemps et un élément de vaisseau. Ensuite, dessinez une flèche dans le sens de la moelle vers le suber.



Voir les réponses proposées à l'appendice A.