

Racines, tiges et feuilles : le corps primaire de la plante



Rencontrée en Amérique centrale, Gunnera insignis est aussi appelée sombrilla del pobre ou ombrelle du pauvre.

Racines

Les systèmes racinaires pivotants pénètrent généralement plus profondément dans le sol que les systèmes fasciculés

La croissance racinaire s'effectue près de l'extrémité

La coiffe protège le méristème apical racinaire et facilite la pénétration de la racine dans le sol

L'absorption de l'eau et des sels minéraux s'effectue principalement au niveau des poils absorbants

La structure primaire des racines est en relation avec l'absorption de l'eau et des sels minéraux dissous

Certaines racines assurent d'autres fonctions que l'ancre simple de la plante dans le sol et l'absorption d'eau et des sels minéraux

Les racines peuvent établir des interactions avec d'autres organismes

Tiges

Les botanistes ont proposé des modèles d'organisation du méristème apical caulinaire afin d'expliquer la croissance de la tige

Lors de la croissance de la majorité des tiges, les tissus conducteurs forment des faisceaux séparés

Une zone de transition assure la continuité vasculaire entre la racine et la tige

Les primordiums foliaires se mettent en place de manière spécifique sur les flancs du méristème apical caulinaire

Les variations de structure des tiges reflètent différentes voies évolutives

Certaines tiges ont des fonctions spécialisées, autres que le support et la conduction

Feuilles

Un primordium foliaire se transforme en feuille par divisions cellulaires, croissance et différenciation L'épiderme de la feuille assure sa protection et régule les échanges d'eau et de gaz

Le mésophylle, tissu fondamental des feuilles, effectue la photosynthèse

Dans les feuilles, les tissus conducteurs sont organisés en nervures

La morphologie et la disposition des feuilles ont une signification environnementale

Les zones d'abscission se forment à la base des pétioles chez les plantes à feuilles caduques

Certaines feuilles assurent des fonctions spécialisées, autres que la photosynthèse et la transpiration

Le corps primaire de la plante résulte de la croissance réalisée au niveau des méristèmes apicaux, situés aux extrémités des tiges et des racines (voir chapitre 3). Les racines, les tiges, les feuilles et les structures reproductrices dérivent des méristèmes apicaux. Même les méristèmes secondaires, qui permettent la croissance en épaisseur des troncs et des racines, ont pour origine les méristèmes apicaux. Dans ce chapitre, nous nous concentrerons sur la croissance primaire des racines, des tiges et des feuilles, en recherchant comment, chez les plantes vasculaires, tous ces organes se développent et fonctionnent ensemble.

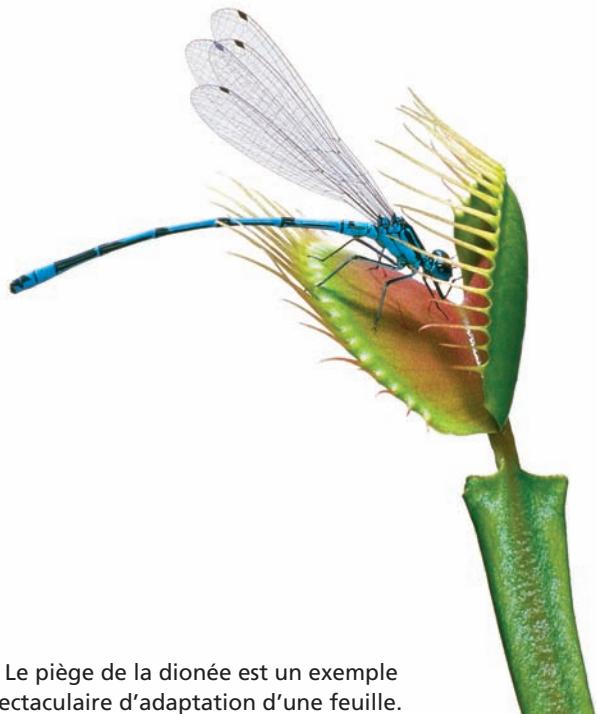
Les plantes vasculaires qui vivent une ou deux années, appelées *annuelles* ou *bisannuelles*, ne montrent souvent qu'une croissance primaire. Celles qui vivent plus longtemps, c'est-à-dire les plantes *pérennes*, sont le siège, chaque année, d'une nouvelle croissance primaire permettant l'elongation des tiges et des racines et le remplacement des tissus endommagés ou morts. Bien que de nombreuses plantes pérennes, comme les arbres et les arbustes, aient une croissance secondaire, quelques arbres comme les palmiers ne présentent qu'une croissance primaire. Ainsi, ils ne possèdent pas de méristème secondaire.

Dans un sens, la croissance primaire permet à une plante d'aller d'un endroit à un autre. Les plantes ne peuvent pas se déplacer dans leur environnement comme les animaux mais elles peuvent explorer les alentours immédiats pour obtenir ce dont elles ont besoin. Les racines absorbent l'eau et les sels minéraux à partir de nouvelles régions du sol encore riches en ressources. Dans le même temps, les tiges chlorophylliennes et les feuilles captent l'énergie solaire nécessaire à la photosynthèse en se développant vers des zones où l'illumination est plus intense.

La croissance des racines, des tiges et des feuilles est interdépendante. Par exemple, les jeunes plants possèdent plus de racines que de tiges car les graines en cours de germination contiennent d'importantes réserves alors qu'elles ont besoin d'eau pour permettre l'allongement de la jeune pousse aérienne afin d'effectuer la photosynthèse. Dès que la photosynthèse devient la principale source de nourriture pour la plante, le rapport racine sur tige diminue. Durant toute la vie d'une plante, le rapport entre tiges et racines change dès que cela devient nécessaire afin que la lumière et le CO₂, collectés par les feuilles, entrent dans la plante dans des proportions en harmonie avec l'eau et les sels minéraux absorbés par les racines.

Des changements évolutifs ont abouti à des modifications des racines, des tiges et des feuilles grâce auxquelles la plante a pu survivre dans différents environnements. Chez certaines plantes, par exemple, des racines et des tiges plus volumineuses ont permis de stocker de l'eau, aidant ainsi les plantes à survivre lors de périodes de sécheresse et sous des climats arides. Les racines et les tiges peuvent également stocker de la nourriture sous forme de réserves, qui peuvent être utilisées quand la photosynthèse diminue à cause de l'ombre ou de la détérioration des feuilles par le vent, le froid, les maladies ou la prédation. Parfois, des feuilles modifiées assurent des rôles inhabituels comme dans le cas des dionées (ou attrape-mouches), qui « mangent » des insectes afin de compenser le déficit en azote du sol.

En résumé, les racines, les tiges et les feuilles ne fonctionnent pas isolément mais, au contraire, travaillent ensemble, non seulement en produisant des nutriments, mais également en les transportant et en les stockant. Elles fournissent également un support structural et une protection pour la plante. En examinant ce qui rend ces organes uniques, nous explorerons comment ils interagissent et comment ils dépendent les uns des autres.



■ Le piège de la dionée est un exemple spectaculaire d'adaptation d'une feuille.

4.1 Racines

Les principales fonctions des racines sont l'ancrage de la plante dans le sol et l'absorption puis la conduction de l'eau et des sels minéraux. Elles doivent transporter l'eau et les sels minéraux vers les tiges et les feuilles, mais également importer les molécules organiques provenant des tiges et des feuilles. En plus de l'absorption et de la conduction, les racines produisent des hormones et d'autres substances qui régulent le développement et la structuration de la plante. Dans ce chapitre, nous verrons plus particulièrement comment les racines assurent ces fonctions.

Les systèmes racinaires pivotants pénètrent généralement plus profondément dans le sol que les systèmes fasciculés

Il existe deux types principaux de systèmes racinaires : le système pivotant et le système fasciculé. La plupart des dicotylédones et des gymnospermes possèdent un **système racinaire pivotant**, avec une volumineuse racine principale, ou pivot, dont la fonction est d'aller chercher l'eau profondément [voir figure 4.1(a)]. Le pivot se développe directement à partir de la radicule, ou racine embryonnaire, et produit des ramifications appelées **racines latérales** ou **racines secondaires**. Les racines latérales peuvent développer à leur tour leurs propres

racines, permettant une augmentation du volume racinaire. Les pivots pénètrent généralement très profondément dans le sol et conviennent bien aux plantes qui deviennent plus volumineuses chaque année, comme les arbres. Cependant, tous les pivots ne sont pas profonds. Certains grands arbres, comme les conifères, ont des pivots peu profonds. Cet aspect est typique en montagne où les sols sont superficiels et reposent sur les rochers. Les plantes herbacées n'ont pas non plus forcément des pivots volumineux. De nombreuses petites plantes possèdent un système racinaire pivotant, particulièrement lorsqu'elles doivent survivre durant de longues périodes de sécheresse. Par exemple, le pissenlit possède un seul pivot qui peut mesurer 30 centimètres de longueur, voire plus.

Les plantes vasculaires sans fleurs et la majorité des monocotylédones, comme les graminées, possèdent un **système racinaire fasciculé** [voir figure 4.1(b)]. À la place d'une seule racine principale développée à partir de la radicule, qui meurt rapidement, de nombreuses racines se développent à la base de la tige. Ces racines sont appelées **racines adventives** car elles ne se mettent pas en place à l'endroit habituel. Elles ne proviennent pas d'autres racines. Dans un système racinaire fasciculé, aucune racine ne se développe plus que les autres. Chaque racine adventive forme des racines latérales, produisant ainsi un système racinaire plus superficiel et plus horizontal que le système pivotant. Cette structure superficielle permet aux racines d'absorber de l'eau avant qu'elle ne s'évapore. Les systèmes fasciculés sont plutôt fréquents dans les régions sèches, où les



(a)



(b)

FIGURE 4.1 Systèmes de racines pivotants et fasciculés. (a) Dans le système racinaire pivotant, comme chez ce pissenlit, les racines latérales se forment à partir d'une racine plus importante appelée *pivot*. Les racines pivotantes sont typiques de la majorité des dicotylédones et des gymnospermes. (b) Le système de racines fasciculé n'a pas de racine principale ; il est généralement plus superficiel. Il caractérise la plupart des monocotylédones et des plantes vasculaires sans graines.

couches de sol profondes sont peu humides. Ils sont également courants chez les plantes qui ne se développent pas au-delà d'une année, comme le maïs. Les systèmes racinaires pivotant et fasciculé représentent deux stratégies différentes visant à obtenir de l'eau dans des zones où elle est rare.

Typiquement, 50 % à 90 % des racines des plantes sont localisées dans les 30 premiers centimètres du sol. Cependant, quel que soit le système racinaire, elles peuvent descendre beaucoup plus profondément. Parmi les plantes cultivées, les racines des pommes de terre atteignent souvent une profondeur de 90 centimètres, tandis que le système fasciculé du blé, de l'avoine et de l'orge peut atteindre de 0,90 à 1,8 mètre de profondeur. Lors de forages de puits ou de fouilles réalisés dans des déserts, des racines ont été observées jusqu'à environ 60 mètres de profondeur. Les racines d'une plante herbacée, même de petite taille, peuvent s'étendre sur un rayon de 0,9 mètre autour de la tige. À vrai dire, la plupart des plantes de désert ont un système racinaire superficiel plutôt qu'un pivot extrêmement long. Avec toutes ses ramifications, la longueur totale du système racinaire d'une plante est très importante, en comparaison avec la partie aérienne. Par exemple, la longueur totale des racines d'un seul pied de maïs peut atteindre 457 mètres. Parfois, le système racinaire d'une plante peut peser autant que l'ensemble du système aérien (tiges + feuilles).

La croissance racinaire s'effectue près de l'extrémité

La figure 4.2 montre la structure basique d'une racine. Qu'une racine soit longue ou courte, sa croissance, comme celle de la tige, commence par des divisions dans le méristème apical, situé à son extrémité. Le méristème est une « fontaine de jeunesse » grâce à un petit groupe de cellules capables de se diviser, appelées *initiales*. Les initiales du méristème apical racinaire sont localisées dans une petite zone sphérique du méristème, d'environ 0,1 millimètre de diamètre, et se divisent très lentement [voir figure 4.2(c)]. Cette zone est appelée **centre quiescent** (du mot latin *quiescere*, se reposer).

Quand une initiale se divise, une cellule fille reste dans le méristème apical, à l'état d'initiale, tandis que l'autre devient une dérivée qui est prête pour la croissance et la différenciation cellulaires. Si le méristème apical est endommagé ou détruit, quelques initiales et leurs dérivées sont capables d'en reconstruire un autre. Une expérimentation a montré qu'un vingtième du méristème apical racinaire d'un plant de pomme de terre est capable de régénérer l'ensemble du méristème. Chaque cellule du méristème apical racinaire semble avoir une « carte du développement » lui permettant de reconstruire l'ensemble de la structure.

De part et d'autre du centre quiescent, on distingue deux zones méristématiques aux devenirs totalement différents. Au-dessous du centre quiescent, la **zone d'entretien de la coiffe** [voir figure 4.2(c)] est constituée de cellules aplatis, au cycle cellulaire très court, qui sont à l'origine de l'ensemble de la coiffe. Au-dessus du centre quiescent, le **méristème apical** est constitué de cellules se divisant très fréquemment et dont les dérivées sont à l'origine du protoderme, du méristème fondamental et du procambium. Les mitoses qui ont lieu dans ces trois zones produisent des cellules qui se différencieront en tissus (voir chapitre 3). Le protoderme, qui donne naissance

au rhizoderme, se développe à partir des cellules externes du méristème apical. Le méristème fondamental, qui produit les tissus fondamentaux, est localisé au-dessous du protoderme. Le procambium, à l'origine des tissus conducteurs primaires, est interne par rapport au méristème fondamental. Les dérivées de ces zones méristématiques se divisent plus rapidement que les initiales du méristème apical. Certaines études ont montré que les cellules du protoderme, du méristème fondamental et du procambium se divisent toutes les 12 heures alors que les initiales ne se divisent que toutes les 180 heures.

Dans une racine, la division, l'élongation et la différenciation cellulaires peuvent être suivies linéairement dans trois zones qui se recouvrent : la *zone de division cellulaire*, la *zone d'élongation* et la *zone de différenciation* [voir figure 4.2(c)]. La **zone de division cellulaire** comprend le méristème apical racinaire et les trois zones méristématiques qui en dérivent. La **zone d'élongation** correspond à l'endroit où les cellules ne se divisent plus et commencent à s'allonger. Cette zone et la précédente se chevauchent légèrement car certaines cellules sont encore en train de se diviser alors que d'autres ont cessé et commencent à s'allonger. La zone d'élongation est l'endroit où s'effectue la majeure partie de la croissance racinaire, permettant à la racine de s'enfoncer plus profondément dans le sol. La zone d'élongation recouvre un peu la **zone de différenciation** où les cellules commencent à se spécialiser en différentes catégories cellulaires, comme les cellules du rhizoderme ou les cellules conductrices. La zone de différenciation correspond également au niveau où certaines cellules rhizodermiques se différencient en poils absorbants. Au-dessus de la zone de différenciation, se trouve la zone d'émergence des racines latérales [voir figure 4.2(a)].

La coiffe protège le méristème apical racinaire et facilite la pénétration de la racine dans le sol

Comme on vient de le voir, la zone d'entretien de la coiffe est à l'origine d'une **coiffe** comprenant plusieurs assises cellulaires [voir figures 4.2(b) et (c)]. La coiffe protège les cellules du méristème apical racinaire durant la progression de la racine entre les particules du sol. Au fur et à mesure que la racine croît, les cellules périphériques de la coiffe sont endommagées et meurent, ce qui rend indispensable leur renouvellement *via* la zone d'entretien. Les cellules externes de la coiffe produisent une gaine de mucilage polysaccharidique [voir figure 4.2(a)], qui joue le rôle d'un lubrifiant, facilitant la progression de la racine dans le sol. Toutes les cellules des plantes possèdent l'information génétique permettant de sécréter le mucilage, mais seules les cellules externes de la coiffe expriment cette capacité. À l'intérieur de chaque cellule externe de la coiffe, le mucilage est contenu dans des vésicules golgiennes qui migrent vers la membrane plasmique, fusionnent avec celle-ci et libèrent leur contenu entre la membrane plasmique et la paroi.

L'absorption de l'eau et des sels minéraux s'effectue principalement au niveau des poils absorbants

C'est dans la zone de différenciation, située au-dessus de la zone d'élongation, que la racine produit des cellules du rhizoderme qui sont à l'origine des *poils absorbants* [voir figures 4.2(a) et (c)].

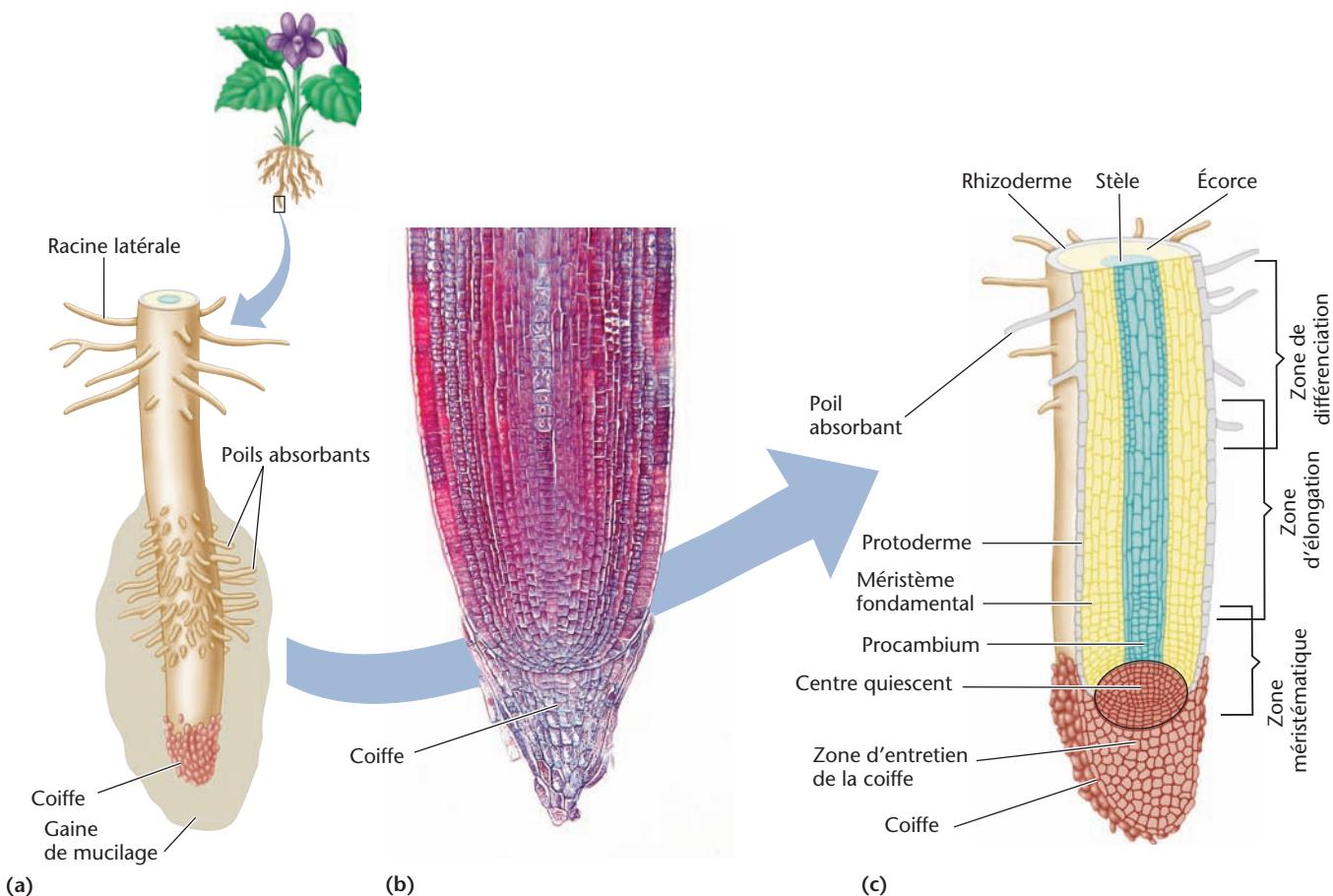


FIGURE 4.2 Le méristème apical racinaire. (a) Ce schéma qui représente les premiers millimètres de l’extrémité d’une racine montre la présence de poils absorbants dans la zone de différenciation. Les racines latérales, ou secondaires, se forment plus haut. (b) Sur cette section longitudinale de l’extrémité d’une racine de monocotylédone, la coiffe est bien identifiable. (c) Le méristème apical racinaire est à l’origine de trois zones méristématiques : le protoderme, le procambium et le méristème fondamental. Au-dessus, on rencontre les zones d’élargissement et de différenciation cellulaires. Le passage d’une zone à la suivante se fait de façon progressive. La coiffe possède son propre méristème, appelé zone d’entretien de la coiffe. Entre ces deux méristèmes se situe le centre quiescent au niveau duquel les cellules se divisent peu souvent.

Spécialisés dans l’absorption de l’eau et des sels minéraux, les poils absorbants se situent dans le dernier ou les deux derniers centimètres de la racine. Au fur et à mesure que la racine s’allonge, les anciens poils absorbants meurent tandis que de nouveaux se mettent en place dans la zone de différenciation.

L’essentiel de l’absorption de l’eau et des sels minéraux se fait *via* les poils absorbants, y compris pour les racines les plus volumineuses. Chez les plantes possédant un pivot, les poils absorbants se développent à une grande profondeur. Chez les systèmes racinaires fasciculés, les racines ne sont pas très profondes mais elles sont très étalées ; les poils absorbants ne sont donc pas très près de la base de la tige. C’est pour ces raisons qu’un arrosage court, effectué au niveau où la plante pénètre dans le sol, est généralement inefficace, l’eau n’arrivant pas à pénétrer dans la plante.

La structure primaire des racines est en relation avec l’absorption de l’eau et des sels minéraux dissous

Les botanistes étudient la structure des organes des végétaux en effectuant des coupes de ces organes selon différents plans

et en les examinant au microscope. Une coupe effectuée perpendiculairement à l’axe le plus long de l’organe est appelée **coupe transversale**. L’étude par les botanistes des tissus constituant l’organisme végétal, ou anatomie, a permis de préciser la disposition typique des tissus conducteurs et des tissus fondamentaux chez de nombreuses plantes vasculaires. Comme vous le verrez ultérieurement, les tiges ont généralement une disposition des tissus fondamentaux et conducteurs plus complexe que les racines.

Dans une reconstitution tridimensionnelle, les tissus forment des cylindres. Le cylindre central d’une racine ou d’une tige, qui est entouré par l’écorce, est connu sous le nom de **stèle** (du grec *stèle*, pilier ou colonne). La plupart des racines présentent le type de stèle le plus simple et le premier observé au cours de l’évolution, appelé **protostèle** (du grec *proto*, avant). Dans toutes les protostèles, les tissus conducteurs forment un cylindre central entouré par l’écorce, mais la disposition de ces tissus conducteurs peut varier. Une section transversale de la protostèle des racines de la majorité des dicotylédones et des conifères révèle d’importants massifs de xylème alternant avec le phloème [voir figure 4.3(a)]. Dans les racines de la

plupart des monocotylédones, la stèle possède un parenchyme central, entouré par un anneau de xylème puis un anneau de phloème [voir figure 4.3(b)]. Les paléobotanistes qui étudient les racines des plantes fossiles ont émis l'hypothèse que, chez les monocotylédones, le tissu occupant le centre de la stèle demeure du parenchyme, sans jamais se transformer en tissu conducteur. Même si cette zone est appelée *moelle* à cause de sa localisation, elle ne fait pas partie des tissus fondamentaux. Elle a été mise en place par le procambium et non par le méristème fondamental.

Dans les racines de la plupart des plantes à fleurs, deux assises importantes entourent la stèle : le *péricycle* et l'*endoderme*. Le *péricycle* correspond à l'assise la plus externe du cylindre central. Il est formé de cellules qui, après dédifférenciation, donnent des racines latérales (voir figure 4.4). Comme ces racines latérales proviennent du péricycle, on dit qu'elles ont une origine profonde. Elles doivent traverser l'écorce et le rhizoderme avant d'émerger à l'extérieur, désorganisant ainsi localement les tissus traversés. Le xylème et le phloème de chaque racine latérale sont en continuité avec les tissus conducteurs de la racine d'origine et ont la même organisation anatomique.

Tandis que le rôle majeur du péricycle est de produire des racines latérales, la fonction de l'*endoderme* est de réguler le flux de substances entre l'écorce et les tissus conducteurs [voir

figure 4.5(a)]. L'*endoderme* est l'assise la plus interne de l'écorce et constitue une seule assise formée de cellules étroitement jointives entourant le péricycle. Les parois tangentielles externes et internes de ces cellules sont cellulosiques, tandis que les autres possèdent une bande imprégnée de subérine, voire de lignine, appelée **cadre de Caspary**, totalement imperméable [voir figure 4.5(b)]. Ainsi, le cadre de Caspary oblige l'eau et les sels minéraux qui, jusqu'alors se déplaçaient par l'apoplaste, à traverser la membrane plasmique et à se déplacer au sein du cytoplasme des cellules endodermiques (symplaste). Dans cette optique, les parois des cellules endodermiques contrôlent les éléments minéraux qui se déplacent dans le sens radial, de l'écorce vers les tissus conducteurs. Dans une jeune racine en pleine croissance, les premières cellules endodermiques, avec leur cadre de Caspary, peuvent être observées dans la zone des poils absorbants, où l'absorption de l'eau et des sels minéraux est importante.

Certaines racines assurent d'autres fonctions que l'ancre simple de la plante dans le sol et l'absorption d'eau et des sels minéraux

Comme nous l'avons vu dans les sections précédentes, les principales fonctions des racines sont l'ancre simple de la plante dans le sol et l'absorption de l'eau et des sels minéraux.

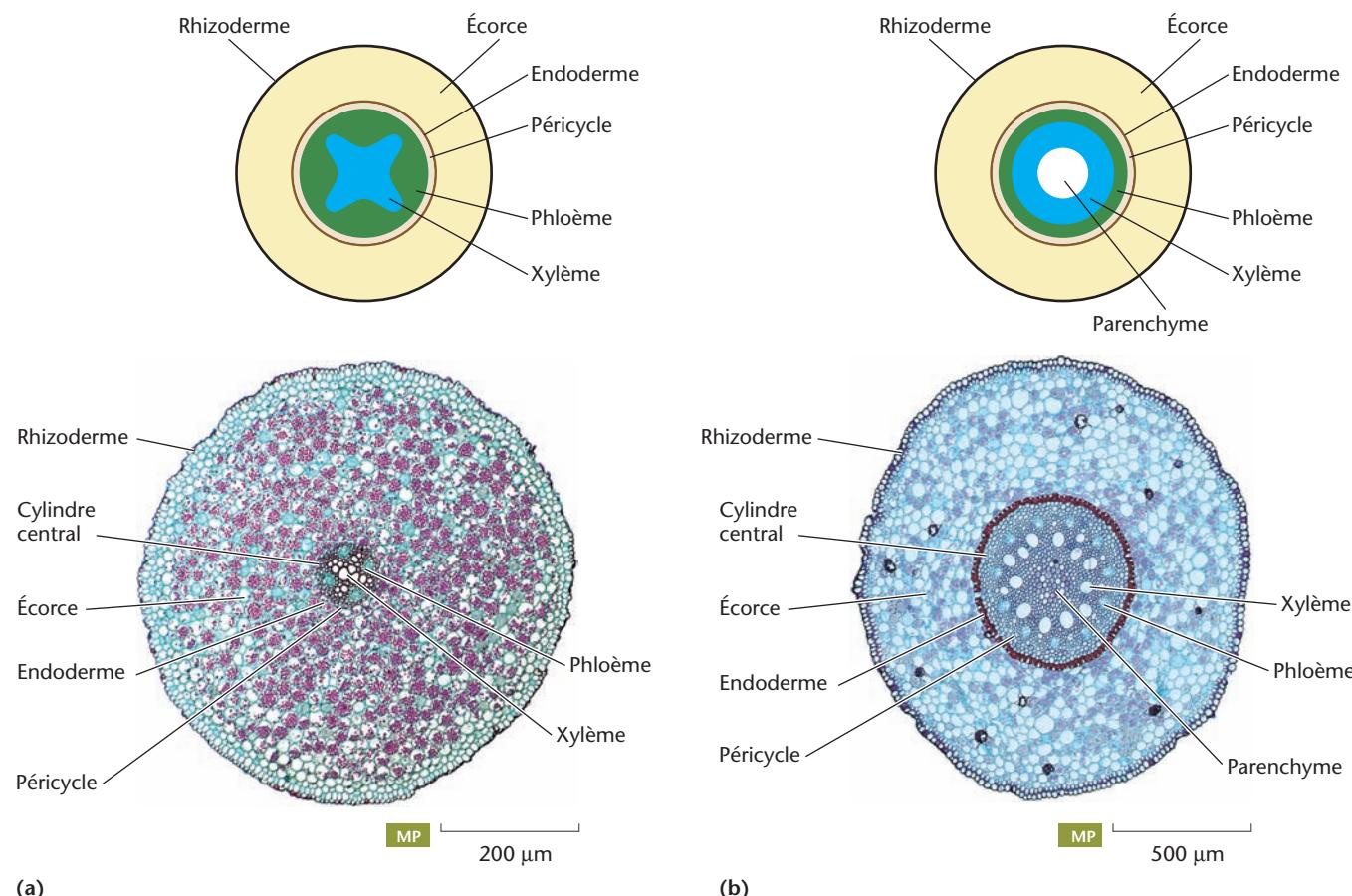


FIGURE 4.3 Structure primaire des racines. (a) La plupart des racines possèdent une protostèle composée d'un cylindre central de tissus conducteurs. Chez toutes les racines primaires, les tissus conducteurs sont entourés d'une assise, le péricycle, puis, à l'extérieur, de l'endoderme. (b) Les racines des monocotylédones possèdent une stèle constituée d'anneaux de xylème et de phloème, entourant un parenchyme médullaire.

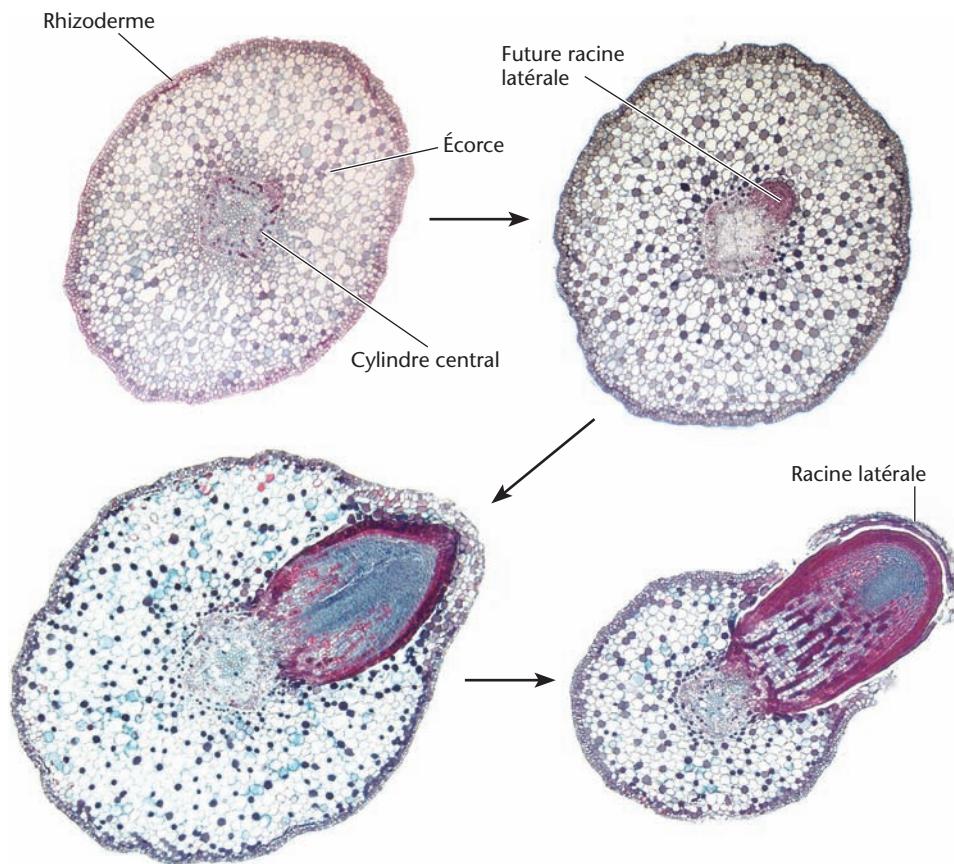


FIGURE 4.4 Formation d'une racine latérale. Également nommées *racines secondaires*, les racines latérales prennent naissance dans le péricycle et croissent vers l'extérieur en traversant l'écorce puis le rhizoderme. Cette série de coupes transversales montre le développement d'une racine latérale chez le saule. La racine principale est coupée transversalement tandis que la racine latérale est sectionnée longitudinalement.

Cependant, chez de nombreuses plantes, les racines se sont modifiées et ont évolué dans des directions leur permettant de répondre aux besoins de la plante, comme la reproduction, le stockage d'eau et de nutriments (voir figure 4.6).

Certaines racines modifiées permettent un ancrage ou un support supplémentaire pour la plante. Parmi elles, les **racines aériennes**, des racines adventives qui se développent à partir de tiges. Elles se rencontrent souvent chez les plantes **épiphytes**

(du grec *epi*, dessus, et *phyton*, plante) qui se servent d'autres plantes comme support, sans y puiser d'éléments nutritifs [voir figure 4.6(a)]. Chez les orchidées, qui se développent en épiphytes sur les arbres, les racines aériennes assurent leur fixation mais, surtout, elles absorbent l'eau et les sels minéraux contenus dans les eaux de pluie qui ruissentent à travers la canopée, située au-dessus d'elles. Les racines aériennes peuvent également se former chez d'autres plantes comme le maïs ; elles sont

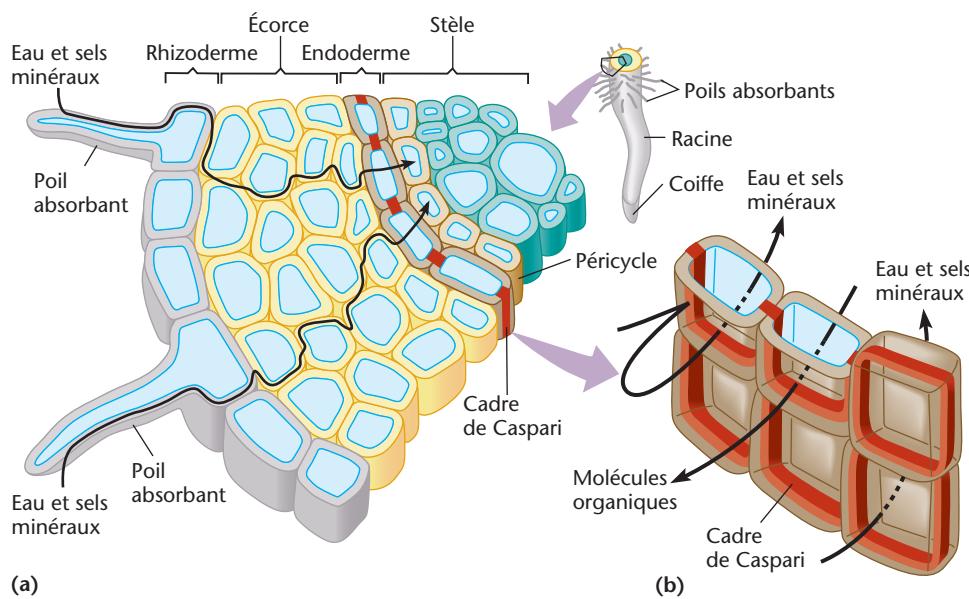


FIGURE 4.5 L'endoderme. (a) L'eau et les sels minéraux peuvent progresser entre les cellules du rhizoderme et de l'écorce mais ils doivent passer à l'intérieur des cellules de l'endoderme à cause de la présence du cadre de Caspary. (b) Cette vue de deux assises du cylindre formant l'endoderme montre comment le cadre de Caspary oblige l'eau et les minéraux dissous provenant du sol à progresser dans les cellules de l'endoderme au lieu de passer entre elles.



(a) Racine aérienne d'une orchidée épiphyte. Chez les orchidées épiphytes, les racines aériennes absorbent l'eau de l'atmosphère.



(b) Racines aériennes adventives du maïs (racines étançons). Chez le maïs, les racines adventives viennent renforcer l'ancrage de la plante dans le sol.



(c) Racines-crampons aériennes. Les racines-crampons aériennes, qui se développent sur les tiges du lierre, assurent l'accrochage de la plante sur des surfaces verticales.



(d) Racines contreforts. Excroissances latérales, situées à la base de certains arbres tropicaux, qui permettent de stabiliser la plante dans les sols légers en apportant un support additionnel au tronc.



(e) Pneumatophores (ou racines aérières). Racine spécialisée, telle que celles rencontrées chez les plantes de la mangrove, dont le rôle est respiratoire. Les pneumatophores alimentent en oxygène les plantes qui se développent dans les marécages où l'eau est très peu oxygénée.



(f) Racines de réserves. Chez certaines plantes, telles que la carotte, les racines sont transformées en organes de réserves hypertrophiés qui stockent de l'eau et des substances nutritives.

alors appelées *racines étançons* [voir figure 4.6(b)]. Elles naissent à la base de la tige et s'enfoncent dans le sol, renforçant ainsi l'ancrage de la plante dans le sol. De nombreuses plantes grimpantes, comme le lierre, utilisent des racines crampons, aériennes, pour s'accrocher aux surfaces verticales [voir figure 4.6(c)]. Les **racines contreforts** [voir figure 4.6(d)] sont des racines évasées qui se développent à la base des troncs, contribuant ainsi au support de l'arbre, à la manière des contreforts soutenant les murs des cathédrales médiévales. Certains arbres tropicaux développent d'énormes contreforts qui aident à stabiliser leur ancrage dans les sols légers, courants sous les tropiques. Les **racines contractiles**, observées chez le lys, par exemple, et chez d'autres plantes, assurent une meilleure pénétration de la plante dans le sol en se contractant à un certain moment de son développement.

Certaines racines modifiées ont évolué dans le sens d'une meilleure reproduction asexuée, ou multiplication végétative, en produisant directement, chaque année, des bourgeons ou *drageons* qui sortent du sol pour produire de nouvelles pousses chez les plantes vivaces. La production de bourgeons par les plantes est assez fréquente. Par exemple, l'asclépiade (*Asclepias syriaca*) se propage également via les bourgeons adventifs, comme le sassafras (laurier des Iroquois) (*Sassafras albidum*) et une euphorbe (*Euphorbia escula*).

Les **pneumatophores**, ou racines aériennes, sont des racines qui croissent vers le haut [voir figure 4.6(e)] ; elles sortent des sols asphyxiés où la concentration en oxygène dissous dans l'eau est très faible. Les arbres de la mangrove, le palétuvier blanc (*Avicennia*) par exemple, produisent des pneumatophores qui émergent de la vase salée. Les cyprès chauves des Everglades américains (*Taxodium distichum*) produisent des pneumatophores qui se dressent jusqu'à un mètre au-dessus du marais, puis se coudent et redescendent dans l'eau.

D'autres types de racines modifiées emmagasinent de l'eau et de la nourriture. Par exemple, la « buffalo gourde » (*Cucurbita foetidissima*) produit de très nombreuses et volumineuses racines qui peuvent peser 50 kilogrammes, voire plus. Les espèces qui poussent dans les régions arides sont également capables de stocker de l'eau dans de telles racines. De nombreux types racinaires, comme la carotte, la patate douce et la betterave sucrière, stockent de l'amidon et des sucres susceptibles d'être utilisés lors de la deuxième année de culture [voir figure 4.6(f)]. Au cours des années, les sélectionneurs et les paysans ont sélectionné les individus présentant d'importantes capacités de stockage de nourriture. Dans la majorité des cas, les racines impliquées dans le stockage des réserves ont un type de croissance secondaire modifié, avec des méristèmes additionnels.

Les racines de certaines phanérogames parasites ont été transformées. Appelées **haustoriums** ou **sucoirs**, elles pénètrent dans les tiges (cas du gui) ou les racines (cas du *Striga* et de l'*Orobanche*) des plantes hôtes afin d'y puiser l'eau, les sels minéraux et les substances organiques nécessaires à leur développement. Le genre *Striga*, dans les zones intertropicales, et le genre *Orobanche*, dans les pays du pourtour méditerranéen, sont devenus de véritables fléaux agronomiques.

Toutes ces transformations reflètent des changements évolutifs qui se sont avérés efficaces dans certaines conditions environnementales. Comme vous le verrez un peu plus loin, de nombreuses plantes ont également modifié leurs tiges et

leurs feuilles afin d'assurer d'autres rôles que ceux qui leur sont généralement attribués. Le chevauchement fréquent des fonctions assurées par les différents organes des plantes souligne le fait que les racines, les tiges et les feuilles sont étroitement interdépendantes pour assurer les besoins vitaux des plantes.

Les racines peuvent établir des interactions avec d'autres organismes

Les racines forment fréquemment des associations avec d'autres organismes, appelées **symbioses**. Ces types d'associations sont bénéfiques pour les deux participants. Les **mycorhizes** (du grec *mykes*, champignon, et *rhiza*, racine) sont des symbioses entre les racines des plantes vasculaires et des champignons du sol. Les racines de plus de 80 % des espèces végétales sont mycorhizées. Les deux principales associations mycorhiziennes sont les endomycorhizes et les ectomycorhizes. Chez les **endomycorhizes**, le champignon pénètre dans la racine, traverse la paroi des cellules corticales et produit des digitations appelées *arbuscules*. Ces arbuscules repoussent la membrane plasmique des cellules corticales et peuvent ainsi absorber des nutriments [voir figure 4.7(a)]. Chez les **ectomycorhizes**, le champignon ne pénètre pas dans la racine : l'ensemble des hyphes constitue un manchon périphérique appelé *manteau* [voir figure 4.7(b)]. Dans les deux cas, la plante bénéficie d'une meilleure absorption des sels minéraux, comme le phosphore, ce qui se traduit par l'absence de poils absorbants. De plus, la plante est protégée des attaques des champignons et des nématodes. Parallèlement, le champignon bénéficie des sucres et d'autres molécules organiques produites par la plante.

Les mycorhizes sont fréquemment observées chez les plantes fossiles et l'on pense qu'elles ont dû jouer un rôle déterminant en permettant aux plantes vasculaires de s'établir sur Terre [voir figure 4.7(c)]. De nombreuses études, réalisées en pots, ont montré que de jeunes plants mycorhizés poussent plus rapidement que des témoins plantés en terre stérile. De même, la transplantation de plantes est plus efficace si les sols contiennent les bons champignons pour la mycorhization.

Certaines plantes peuvent également établir une symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote, capables de convertir l'azote de l'air en ions ammonium, qui sont incorporés dans diverses molécules organiques. Les plantes peuvent alors bénéficier de l'azote fixé par les bactéries et l'incorporer dans les acides aminés, les nucléotides et dans d'autres composés vitaux contenant de l'azote. C'est le seul exemple où l'azote inorganique entre directement dans les chaînes trophiques. Parmi les plantes de la famille des légumineuses, celles de la sous-famille des fabacées, particulièrement importantes pour l'homme, portent des nodosités racinaires induites par la présence d'une bactérie capable d'assimiler l'azote atmosphérique. Cette symbiose entre la plante et la bactérie permet de limiter l'apport d'engrais azotés. Cet enrichissement est important car, généralement, la récolte des cultures aboutit à une diminution dans le sol des éléments minéraux comme les nitrates. Les bactéries fixatrices d'azote et leur association symbiotique seront présentées en détail dans le chapitre 10.

LE MONDE FASCINANT DES PLANTES

Les plantes parasites

Normalement, la croissance primaire des plantes produit des tiges, qui recherchent la lumière, et des racines, qui vont chercher l'eau et les sels minéraux dans le sol. Cependant, certaines plantes trouvent leur nourriture par d'autres moyens : elles développent un haustorium, ou sucoir, qui s'enfonce dans les tissus de l'hôte afin d'y puiser l'eau, les sels minéraux et les produits carbonés nécessaires à leur développement. Les principales plantes parasites sont les guis, la cuscute, le *Striga* et l'*Orobanche*.

Le genre *Striga* comprend plus de 40 espèces dont un tiers parasite les cultures vivrières tropicales. Chaque plant de *Striga* peut produire entre 50 000 et 500 000 graines microscopiques, qui peuvent encore germer après être restées plus d'une dizaine d'années dans le sol. Après la germination, la plantule doit se fixer rapidement sur la racine d'une plante hôte, puis l'envahit en formant un haustorium. Chaque haustorium pompe l'eau et les éléments nutritifs directement dans l'hôte. La plupart des dommages sont causés lorsque la plante parasite est encore souterraine.

Trois espèces de *Striga* nuisent aux cultures vivrières (céréales et légumineuses) en Afrique et en Asie. En moyenne, dans les régions où il sévit, le *Striga* entraîne environ 40 % de pertes, et même 70 % dans certains cas. En Afrique, ce parasite attaque plus des deux tiers des surfaces cultivées, constituant le problème agricole majeur du continent.

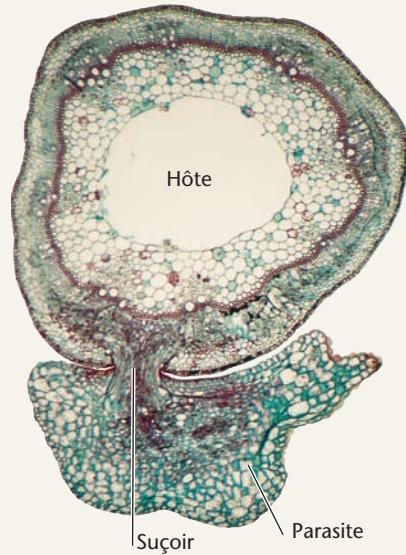
Un certain nombre de stratégies ont été développées afin d'éliminer le *Striga*. Les gènes d'une espèce sauvage de maïs (*Zea diploperennis*), résistant au *Striga*, ont été incorporés dans le génome de maïs cultivés. Les scientifiques ont également préconisé la plantation de fabacées, fixant l'azote qui inhiberait la germination du parasite. Une autre stratégie consiste à utiliser des plantes hôtes ayant un gène de résistance à certains herbicides. La plante hôte peut ainsi être



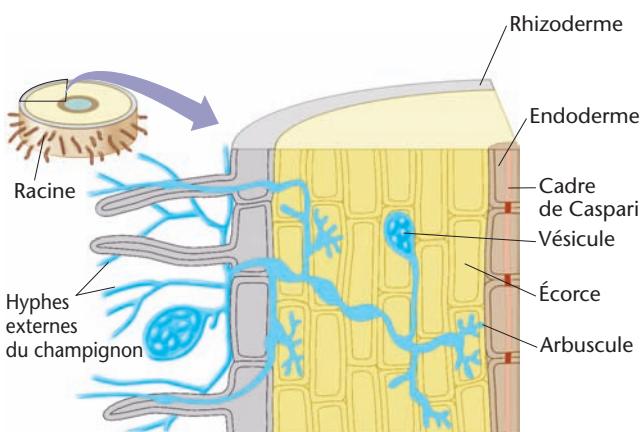
■ Le *striga*, une plante parasite des racines des cultures vivrières tropicales.

De plus, il est important que le monde rural soit sensibilisé à ce problème phytosanitaire majeur pour les pays en voie de développement via des campagnes d'information.

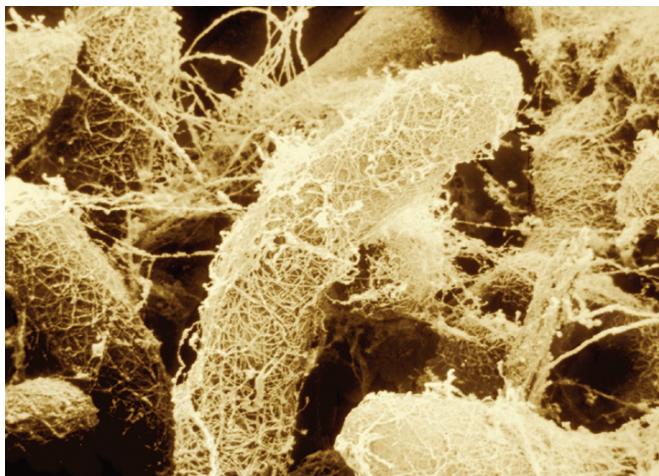
Le *Striga* est une des 4 000 espèces de phanérogames parasites répertoriées dans le monde. En Europe, une autre plante parasite, appartenant au genre *Orobanche* et ayant à peu près la même biologie que le *Striga*, cause d'importants dégâts dans les grandes cultures (légumineuses, colza, tabac, chanvre...). Or, cette plante est également capable de parasiter les racines d'*Arabidopsis thaliana* (arabette des dames). Comme cette plante sert de modèle aux biologistes moléculaires, l'interaction entre *Orobanche* et *Arabidopsis* pourrait permettre de progresser dans notre connaissance du parasitisme phanérogamique au niveau moléculaire. Les scientifiques cherchent des solutions pour minimiser les dommages causés par les plantes parasites sur les grandes cultures.



■ Coupe longitudinale d'un sucoir de cuscute se développant dans une tige hôte, sectionnée transversalement.



(a) Les endomycorhizes pénètrent dans l'écorce de la racine.



(b) Les ectomycorhizes forment une gaine autour de la racine.

MEB



(c) Les ectomycorhizes du pin s'étendent sur une certaine distance dans le sol.

Contrôlez vos acquis

- En quoi les systèmes racinaires pivotant et fasciculé sont-ils différents ?
- Décrivez le développement des cellules et leur différenciation dans la zone subterminale de la racine.
- Quelles sont les fonctions de la coiffe, du mucilage et des poils absorbants ?
- Quels sont les rôles du périclle et de l'endoderme ?
- Donnez des exemples d'adaptation des racines.
- Que sont les mycorhizes et en quoi sont-elles bénéfiques pour les plantes ?

4.2 Tiges

Les tiges et les feuilles constituent généralement la partie aérienne des plantes, ou *pousse* (voir chapitre 3). Les tiges amènent les feuilles vers la lumière et les éloignent de l'ombre produite par d'autres plantes ou d'autres structures. Afin de supporter le poids des feuilles et de résister à la force du vent, les tiges doivent être résistantes, particulièrement chez les arbres. Elles assurent également la conduction de l'eau, des sels minéraux et des molécules organiques entre les racines et les feuilles. Dans ce chapitre, nous nous intéresserons particulièrement à la structure primaire des tiges.

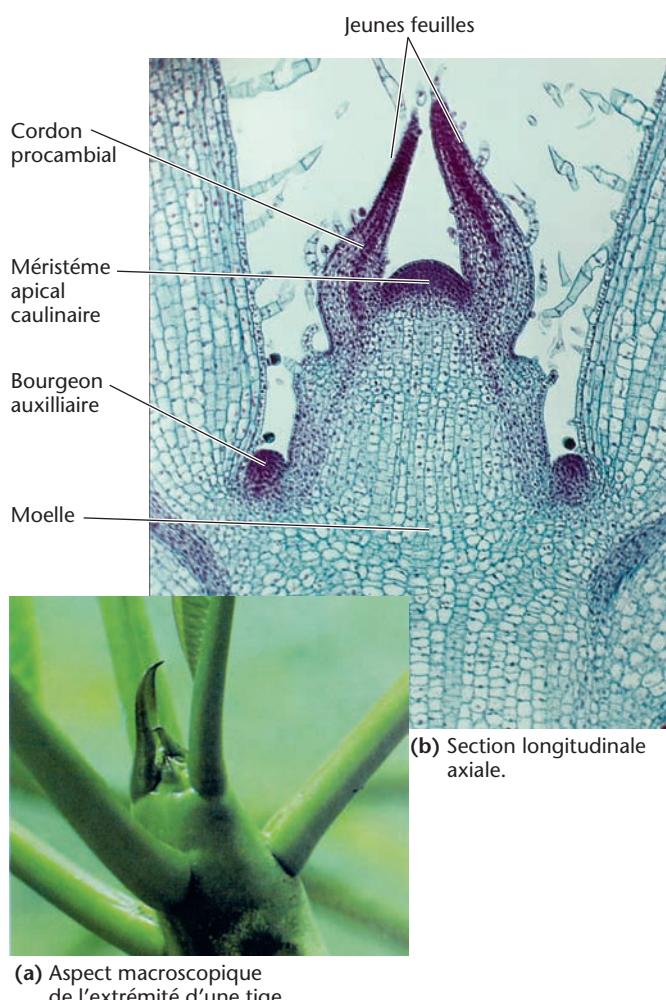
Comme vous le savez, les feuilles sont attachées sur la tige au niveau des *nœuds* et la portion de tige comprise entre deux nœuds successifs correspond à l'*entre-nœud*. Dans la majorité des plantes, un *bourgeon axillaire* dormant est localisé à l'aisselle des feuilles, c'est-à-dire au niveau où le pétiole se rattache à la tige. Les bourgeons axillaires sont à l'origine de nouvelles tiges feuillées ; ils sont donc responsables de la ramifications caulinaire. Les nœuds, les entre-nœuds et les bourgeons axillaires caractérisent les tiges, y compris les tiges souterraines.

La croissance d'une tige est plus complexe que celle d'une racine car la tige ne fait pas que s'allonger, elle produit régulièrement des feuilles et des bourgeons axillaires grâce au méristème apical caulinaire (voir figure 4.8). À proximité du méristème apical caulinaire, comme les jeunes feuilles produites sont proches les unes des autres, les entre-nœuds sont très courts. Tandis que l'allongement de la racine se fait dans la seule zone d'elongation, la tige s'allonge simultanément dans plusieurs entre-nœuds situés sous le méristème apical caulinaire. Certaines plantes, incluant des graminées, comme le blé, ont une zone méristématique dans chaque entre-nœud appelée **méristème intercalaire** permettant à la tige de s'allonger sur toute sa longueur.

Les botanistes ont proposé des modèles d'organisation du méristème apical caulinaire afin d'expliquer la croissance de la tige

Les botanistes ont proposé deux modèles d'organisation du méristème apical caulinaire afin d'en expliquer le fonctionnement : le *modèle zoné* et le *modèle en assises cellulaires*.

FIGURE 4.7 Les mycorhizes sont des associations symbiotiques entre racines et champignons.

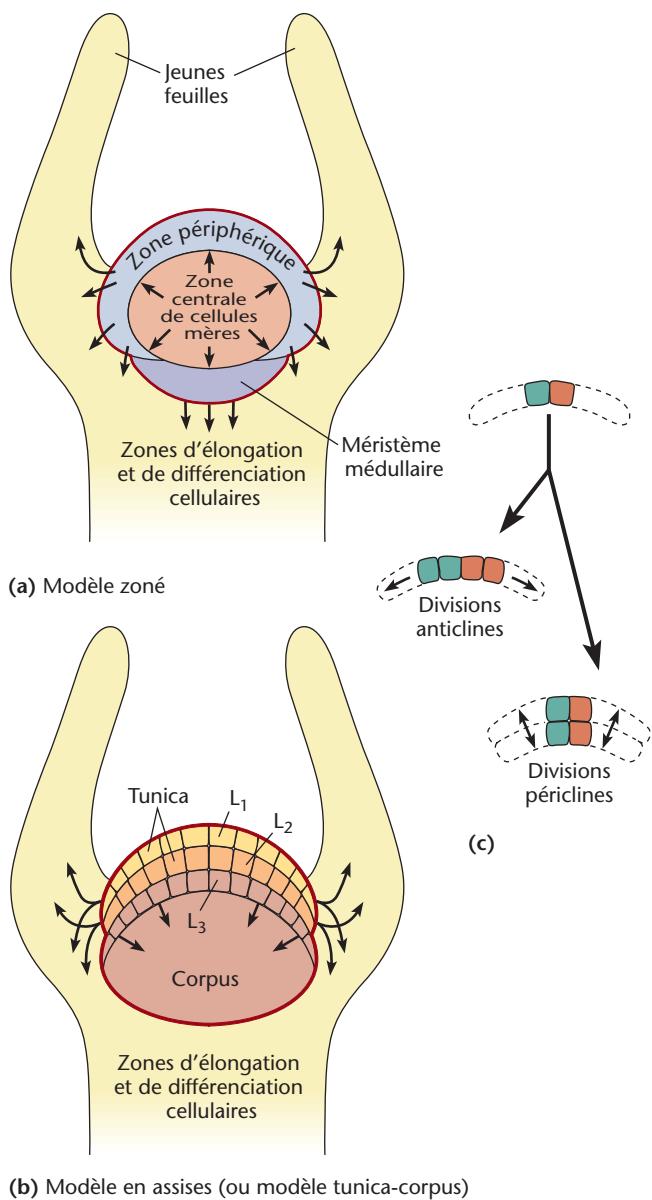


(a) Aspect macroscopique de l'extrémité d'une tige.
(b) Section longitudinale axiale.

FIGURE 4.8 Le méristème apical caulinaire. Le méristème apical caulinaire proprement dit (zone bombée fortement colorée) comprend un groupe de cellules centrales qui se divisent peu souvent, entourée par une zone étroite de cellules se divisant plus fréquemment. La section longitudinale montre de jeunes feuilles récemment formées à partir du méristème apical ; elles possèdent un cordon procambial axial fortement coloré. Durant la croissance de la tige, de nouveaux primordiums foliaires se formeront sur les flancs du méristème. L'elongation et la différenciation cellulaires ont lieu sous le méristème fortement coloré. Notez la présence de bourgeons axillaires.

Les deux sont justes, bien que certaines plantes semblent mieux correspondre à un modèle plutôt qu'à l'autre.

Le **modèle zoné** décrit le méristème apical caulinaire comme un dôme divisé en trois régions : la zone centrale des cellules mères, la zone périphérique et le méristème médullaire [voir figure 4.9(a)]. La **zone centrale des cellules mères** contient des cellules qui se divisent rarement et donnent naissance aux cellules de la zone périphérique et du méristème médullaire. La **zone périphérique** forme un anneau entourant la zone centrale. Elle est constituée de cellules qui se divisent rapidement pour donner naissance aux primordiums foliaires et à une partie de la tige. Sous les zones centrale et périphérique se trouve le **méristème médullaire** qui produit la moelle. Sous ces zones du



(a) Modèle zoné
(b) Modèle en assises (ou modèle tunica-corpus)

FIGURE 4.9 Modèles d'organisation du méristème apical caulinaire, en zones ou en assises. Cette figure présente deux modèles différents pour expliquer le fonctionnement du méristème apical caulinaire. (a) Dans le modèle zoné, les cellules mères de la zone centrale se divisent peu et donnent naissance aux cellules de la zone périphérique et du méristème médullaire qui se divisent fréquemment. Les cellules de la zone périphérique forment les primordiums foliaires qui sont à l'origine des feuilles. La base des feuilles participe à la formation de la partie périphérique de la tige (épiderme, parenchyme cortical et tissus conducteurs). Les cellules du méristème médullaire sont à l'origine de la moelle centrale de la tige. (b) Dans le modèle en assises, ou modèle tunica-corpus, le méristème apical caulinaire est formé de trois assises cellulaires, L₁, L₂ et L₃, dans lesquelles les cellules se divisent fréquemment. L'assise L₁ sera à l'origine du protoderme puis de l'épiderme des feuilles, la L₂ donnera le tissu chlorophyllien et la L₃ sera à l'origine du procambium des feuilles et du méristème fondamental. (c) Les cellules de l'assise L₁ ne subissent que des divisions anticlines (plan de division perpendiculaire à la surface du méristème) tandis que celles de l'assise L₃ et du corpus se divisent de façon anticline et péricline (plan de division parallèle à la surface du méristème).

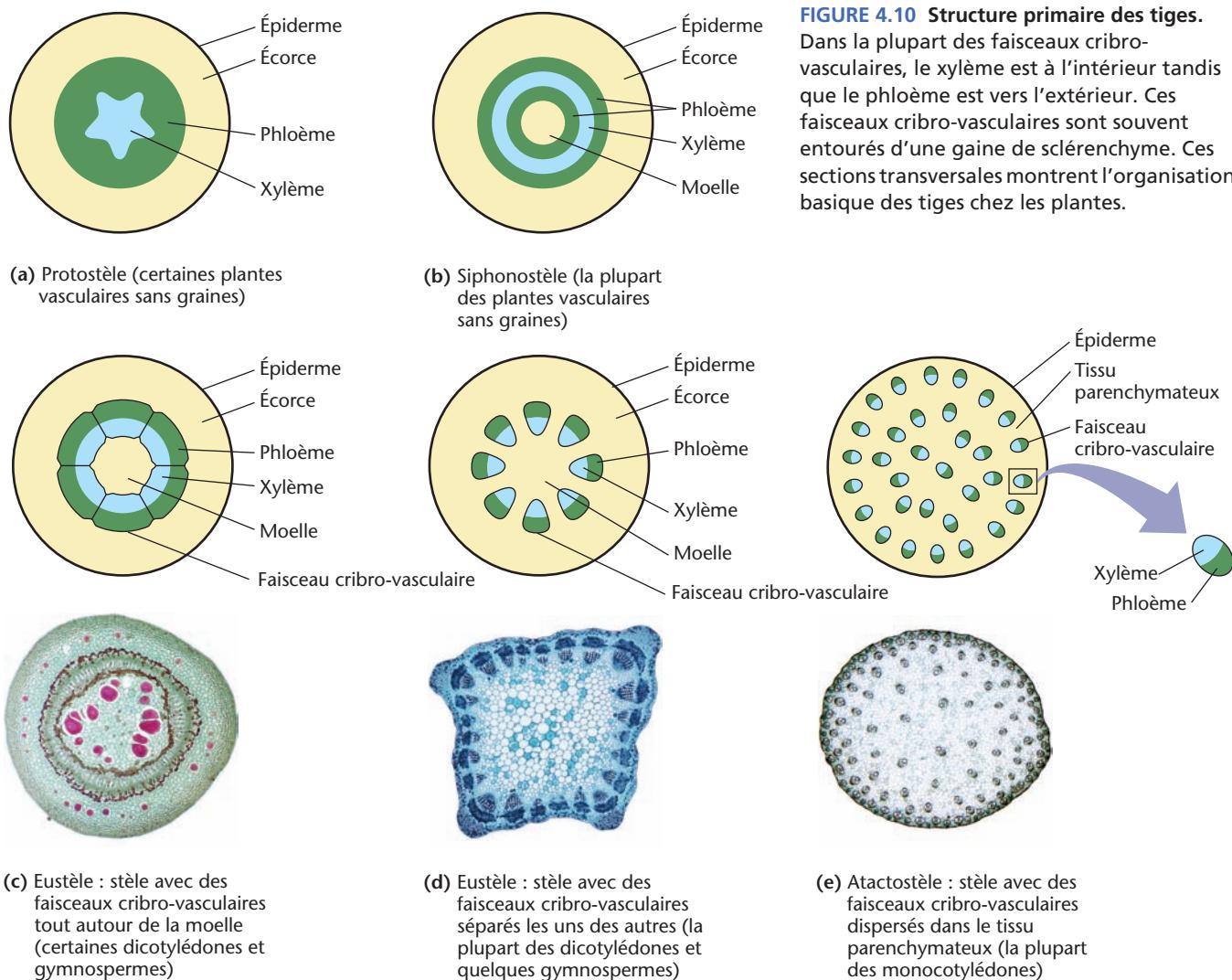
méristème apical caulinaire, les cellules s'allongent puis se différencient pour former la moelle de la tige.

Le **modèle en assises cellulaires**, également appelé *modèle tunica-corpus*, suggère que les initiales du méristème apical caulinaire constituent plusieurs assises cellulaires (L1, L2 et L3) [voir figure 4.9(b)]. Les assises externes d'initiales forment la **tunica** qui est l'équivalent de la partie extérieure de la zone périphérique dans le modèle zoné. La plupart des plantes possèdent deux assises tunicales, L1 et L2. Dans l'assise L1, les divisions sont toutes perpendiculaires à la surface du dôme méristématique : ce sont des divisions **anticlines** [voir figure 4.9(c)]. L'assise L3 et ses dérivées forment le **corpus**, qui est globalement l'équivalent de la partie interne de la zone périphérique et de la zone centrale. Dans les initiales du corpus, on peut observer des divisions anticlines, mais aussi **périclimes**, qui sont parallèles à la surface du méristème. Dans le modèle en assises cellulaires, les cellules de l'assise L1 donnent le protoderme puis l'épiderme des feuilles, tandis que les cellules des assises L2, L3 et du corpus sont à l'origine des primordiums foliaires.

Lors de la croissance de la majorité des tiges, les tissus conducteurs forment des faisceaux séparés

L'organisation des tissus conducteurs primaires des tiges est très variable. Les tiges de quelques plantes sans fleurs possèdent des **protostèles**, disposition primitive très fréquente chez la majorité des racines [voir figure 4.10(a)]. Les protostèles sont également présentes chez les premières plantes fossiles étudiées. Les tiges de certaines plantes vasculaires sans fleurs, comme les fougères et les prêles, possèdent une **siphonostèle** [voir figure 4.10(b)], comprenant un cylindre vasculaire continu qui entoure une moelle axiale. Dans les siphonostèles dérivant des protostèles, le phloème est externe par rapport au xylème ou des deux côtés de celui-ci. Le cylindre est interrompu par des **fenêtres foliaires** où un faisceau de tissus conducteurs se sépare de la stèle pour alimenter les feuilles.

Dans la tige de la majorité des plantes à graines, c'est-à-dire les gymnospermes et les angiospermes, les tissus conducteurs forment des **faisceaux cribro-vasculaires** comprenant xylème et phloème. Dans chaque faisceau, le xylème est interne (vers le



centre de la tige) et le phloème est externe. Dans les tiges de la plupart des gymnospermes et des dicotylédones, les faisceaux cribro-vasculaires sont disposés sur un cercle qui entoure la moelle. Une telle disposition est connue sous le terme d'**eustèle**. Comme les siphonostèles, les eustèles dérivent des protostèles. Il existe deux types d'eustèles. Dans un premier type, les faisceaux forment un anneau serré, avec d'étroites bandes de cellules parenchymateuses entre les faisceaux [voir figure 4.10(c)]. Dans le second type, les faisceaux forment un anneau lâche, avec des zones parenchymateuses intercalées plus importantes [voir figure 4.10(d)]. Contrairement à l'organisation circulaire observée dans les eustèles, chez la plupart des monocotylédones, les faisceaux cribro-vasculaires sont dispersés dans le tissu fondamental [voir figure 4.10(e)]. Cette disposition tissulaire dérive des eustèles.

Comme vous le savez, les termes *écorce* et *moelle* font référence aux différentes localisations du tissu fondamental, de nature parenchymateuse. Le parenchyme situé à l'extérieur du cylindre de tissus conducteurs constitue l'écorce tandis que celui localisé à l'intérieur constitue la moelle. Cependant, lorsque les faisceaux cribro-vasculaires sont dispersés, comme chez les monocotylédones, le parenchyme est dispersé entre les faisceaux : dans ce cas, on ne peut pas employer les termes *écorce* et *moelle*. Évidemment, dans toutes les tiges, l'épiderme entoure les autres tissus. Durant la croissance primaire, l'épiderme produit souvent une cuticule, composée de substances imperméables, qui réduit les pertes en eau.

Une zone de transition assure la continuité vasculaire entre la racine et la tige

Chez de nombreuses plantes, les tissus conducteurs de la stèle de la racine ne sont pas disposés de la même manière que les faisceaux cribro-vasculaires de la stèle de la tige. Une zone de transition entre les deux organes, qui se forme dès le début du développement de la plantule, permet de passer d'une structure à une autre. La transition se fait sur quelques millimètres, voire quelques centimètres (voir figure 4.11).

L'évolution des racines et des tiges peut expliquer pourquoi leurs tissus conducteurs respectifs sont disposés différemment. En effet, les premières plantes vasculaires n'avaient pas de racines ; elles ne possédaient que des tiges aériennes et souterraines munies de protostèles. À l'évidence, la structure protostélique a été conservée quand les tiges souterraines ont évolué en racines. Cependant, dans les tiges aériennes, les protostèles n'apportaient pas un support structural suffisant ; elles furent remplacées progressivement par des siphonostèles et des eustèles.

Les primordiums foliaires se mettent en place de manière spécifique sur les flancs du méristème apical caulinaire

La structure interne des tiges peut énormément varier. Il en est de même pour la disposition des feuilles le long de la tige. Les primordiums foliaires se forment sur les flancs du méristème apical caulinaire d'une façon ordonnée et selon un ordre déterminé, ou **phyllotaxie** (du grec *taxis*, ordre, arrangement, et *phyllon*, feuille), pour chaque espèce. Il existe trois principaux types de phyllotaxie, qui diffèrent par le nombre de feuilles et

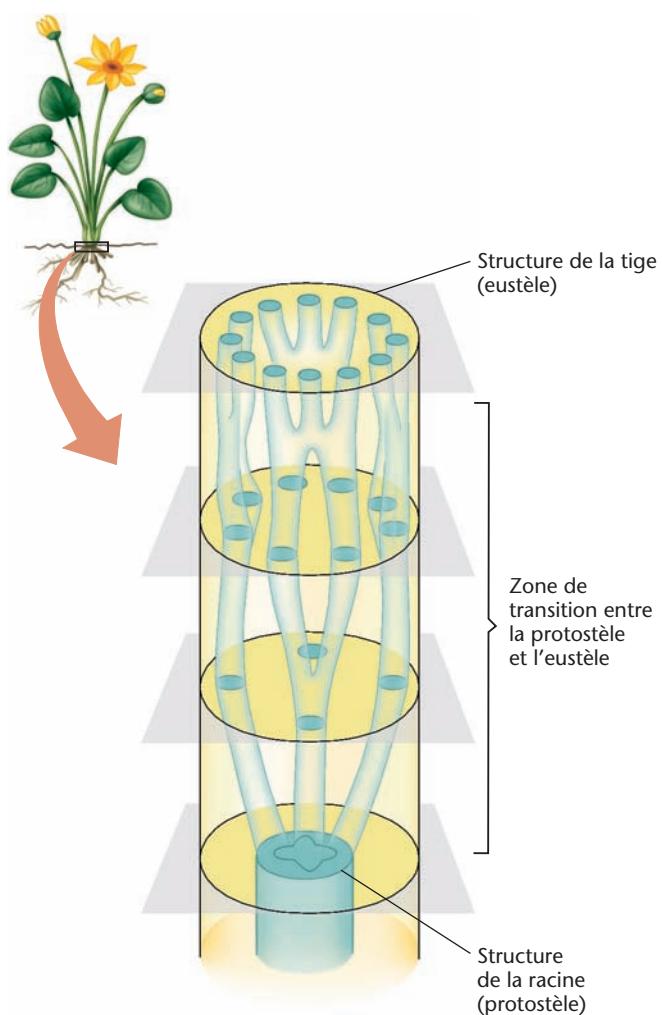


FIGURE 4.11 Zone de transition entre la tige et la racine.

Chez de nombreuses plantes, les tissus conducteurs de la stèle de la racine sont disposés différemment que ceux de la stèle de la tige. Dans la zone de transition, on passe d'une disposition à une autre, d'une façon plus ou moins complexe, qui varie significativement d'une espèce à l'autre. La transition se fait généralement sur quelques centimètres. Cet exemple simplifié montre comment une partie des tissus conducteurs de la protostèle de la racine se transforme en eustèle de la tige, qui possède de nombreux faisceaux cribro-vasculaires discrets.

leur mode d'insertion au niveau d'un nœud : alterne, opposée et verticillée (voir figure 4.12). Dans le cas d'une disposition **alterne**, une seule feuille est insérée au niveau d'un nœud et les feuilles sont disposées selon une spirale ou une hélice foliaire. Dans la disposition **opposée**, deux feuilles sont face à face, à chaque nœud. Dans une variante, chaque paire de feuilles est orientée comme la précédente. Dans une autre variante, la disposition opposée décussée, chaque paire de feuilles se met en place dans le plan perpendiculaire aux précédentes. Enfin, dans la disposition **verticillée**, trois feuilles ou plus forment une couronne à chaque nœud. Quelle que soit leur phyllotaxie, les feuilles doivent finalement être bien exposées au soleil afin d'effectuer facilement la photosynthèse.

Les botanistes cherchent à expliquer pourquoi les feuilles se forment à des emplacements spécifiques. Deux types de théories

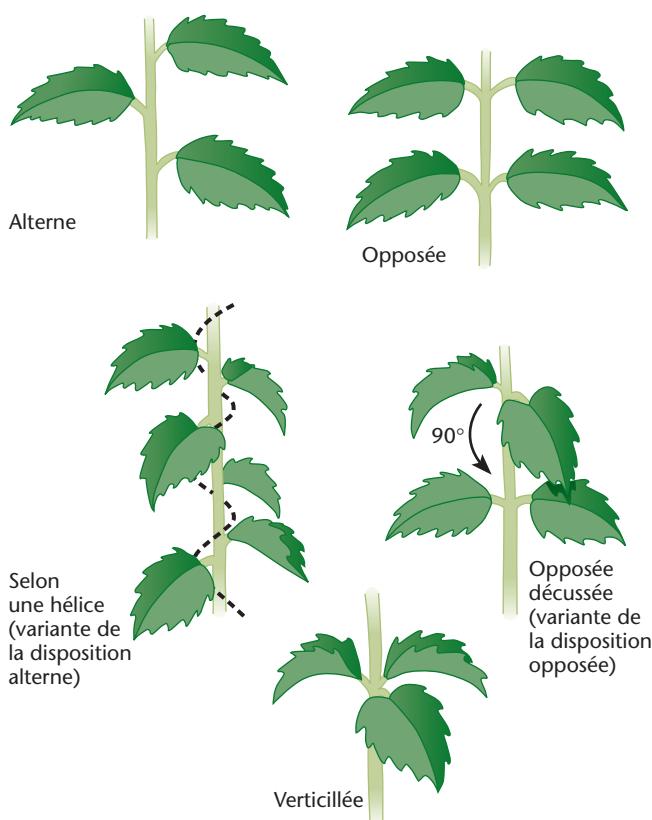


FIGURE 4.12 Principaux types de disposition des feuilles sur une tige. Les dispositions phyllotaxiques peuvent être alternes, opposées ou verticillées.

peuvent s'appliquer aux dispositions phyllotaxiques : les théories des champs et les théories de l'espace disponible. Les théories des champs, ou *théories biochimiques*, impliquent les hormones et d'autres substances de croissance. Par exemple, l'existence de primordiums foliaires pourrait entraîner la production de composés chimiques qui inhiberaient l'apparition de nouveaux primordiums à proximité. Cependant, jusqu'à présent, personne n'a réussi à identifier ces hormones. Selon les théories de l'espace disponible, ou *théories biophysiques*, de nouveaux primordiums apparaîtraient dans l'espace disponible. Une de ces théories suggère que la force développée par les primordiums dans la région apicale provoquerait un bombement spontané de la surface qui serait à l'origine du prochain primordium.

Les variations de structure des tiges reflètent différentes voies évolutives

En plus des variations phyllotaxiques, les tiges présentent des variations de structure qui reflètent diverses adaptations environnementales. Considérons deux types de tiges : la tige haute et fibreuse du palmier et la tige courte et fine du blé. Les palmiers sont les plus grandes plantes se développant uniquement grâce à une croissance primaire. Même s'ils ne possèdent pas de méristème secondaire, leurs troncs subissent une croissance en épaisseur importante résultant de mitoses et d'une croissance des dérivées mises en place par le méristème apical caulinaire. Au contraire, les plants de blé sont des graminées typiques, avec des tiges courtes.

Les palmiers et les plants de blé sont deux bons exemples des modifications que peuvent subir les tiges en réponse à différents environnements. Originaires des tropiques où il ne gèle jamais, les palmiers vivent plusieurs années et sont en compétition pour la lumière avec d'autres plantes luxuriantes. Leur grande taille leur permet de recevoir un maximum de lumière tandis que leurs feuilles et leur méristème apical caulinaire sont protégés de la plupart des animaux. Au contraire, le blé est natif des montagnes froides et des plaines du Moyen-Orient où il ne vit qu'une année. Il doit résister au vent, au froid, à une courte période de végétation et à un broutement régulier par les animaux. Grâce à sa localisation près du sol, le méristème apical caulinaire peut résister à la sécheresse, aux dommages causés par le vent ainsi qu'à la destruction des feuilles par les herbivores.

Les tiges de blé et de palmier sont très différentes quant au nombre d'entreœuds et au mode d'élargissement. Chaque tige de blé produit une pousse principale et une à trois pousses axillaires appelées *talles* [voir figure 4.13(a)]. La pousse principale produit environ sept feuilles et un peu moins de talles. La majorité des entreœuds ne s'allonge pas dans un premier temps, maintenant ainsi chaque méristème apical caulinaire au niveau du sol, jusqu'à la fin du cycle biologique de la plante. Puis, grâce au fonctionnement des méristèmes intercalaires présents dans les nœuds, chaque pousse s'allonge de quelques centimètres à plusieurs dizaines de centimètres, en produisant une sommité florale qui se développe ensuite en un épis qui donnera les grains après pollinisation. Les dernières feuilles les plus développées contribuent grandement à la production des grains. Au contraire, les palmiers produisent de nombreuses feuilles et la croissance des entreœuds permet la formation du tronc. Ainsi, les jeunes feuilles sont disposées de plus en plus haut [voir figure 4.13(b)]. Les vieilles feuilles meurent puis tombent ; seules subsistent leurs bases foliaires.

Certaines tiges ont des fonctions spécialisées, autres que le support et la conduction

Les tiges, comme les racines, peuvent être fortement modifiées. Certaines participent à la reproduction. Par exemple, les **stolons** formés par le fraisier sont des tiges horizontales qui s'allongent parallèlement au sol et donnent une nouvelle plante à leur extrémité [voir figure 4.14(a)]. Ils proviennent souvent de bourgeons axillaires. Ils participent ainsi à la reproduction asexuée ou multiplication végétative de la plante. De très nombreuses graminées, comme le blé, se reproduisent grâce aux *talles*, des bourgeons axillaires qui se développent à la base des nœuds de la plante. Les **rhizomes** sont des tiges souterraines, horizontales [voir figure 4.14(b)]. Typiquement, les iris ont des rhizomes qui forment annuellement de nouvelles pousses.

D'autres tiges modifiées stockent de l'eau ou des réserves, principalement sous la forme d'amidon présent dans les cellules parenchymateuses. Les **tubercules** de la patate douce sont des tiges souterraines dont les cellules parenchymateuses, bourrées d'amidon, forment des tubercules à leurs extrémités [voir figure 4.14(c)]. Les yeux de la pomme de terre sont en réalité des bourgeons axillaires, disposés à la surface du tubercule selon une hélice. Dans les **bulbes**, comme l'oignon, l'amidon s'accumule dans les feuilles épaisses et charnues

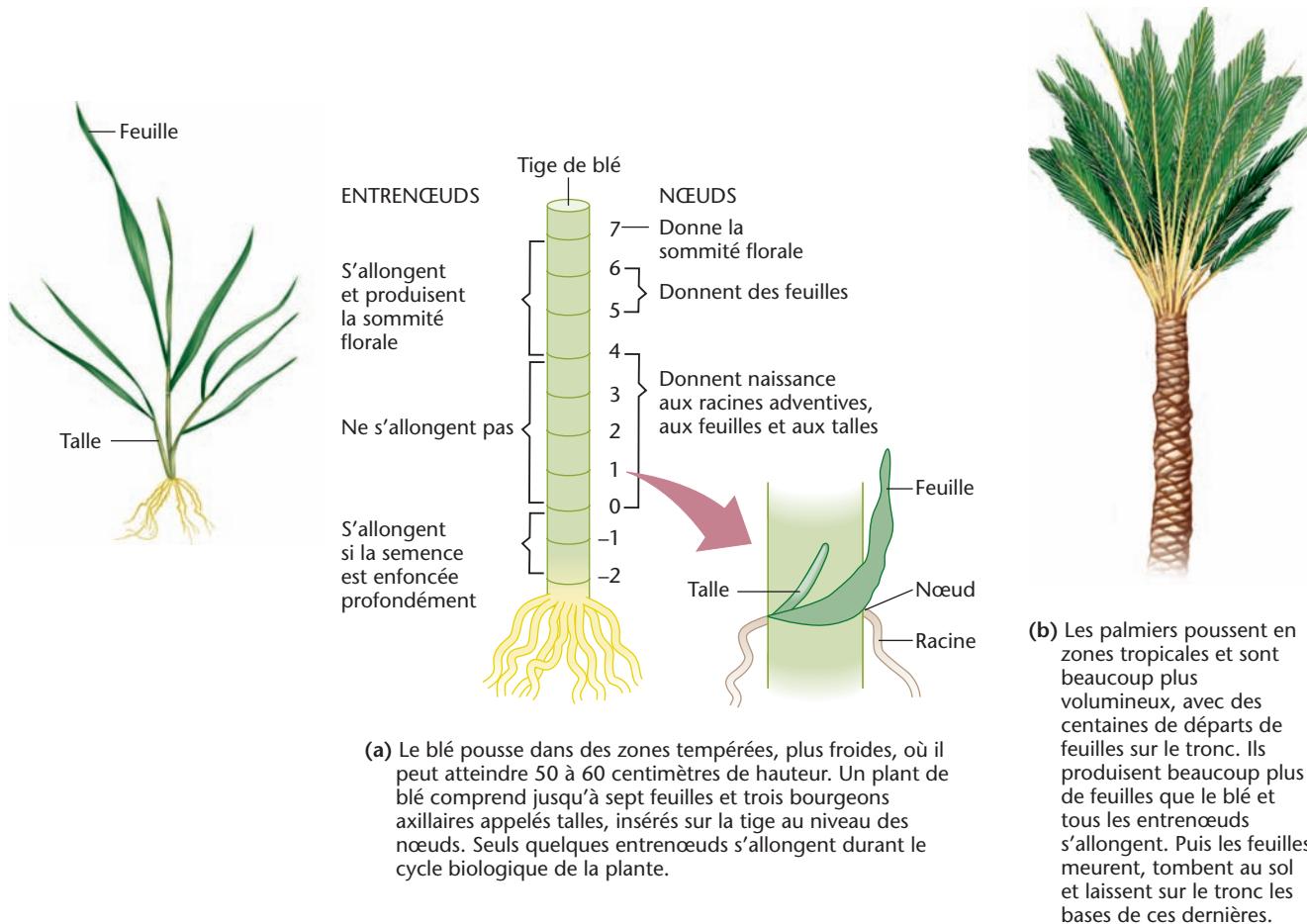


FIGURE 4.13 Comparaison des nœuds et des entrenuëuds chez le blé et le palmier. Une tige est formée d'entrenuëuds séparés par des nœuds, où sont attachées les feuilles. Les principales différences qui existent entre le blé et le palmier sont le nombre d'entrenuëuds et l'importance de leur élongation.

attachées à la tige [voir figure 4.14(d)]. Les **cormes**, comme ceux du glaïeul, sont des tiges souterraines qui ressemblent à des bulbes ; les réserves sont stockées dans les tissus de la tige plutôt que dans les feuilles [voir figure 4.14(e)]. Les tiges épaissees, qui stockent de l'eau, sont courantes chez les plantes du désert, particulièrement les cactus, dont les épines sont en réalité des feuilles modifiées, attachées sur la tige charnue. L'*encadré Des plantes et des hommes* présente quelques tiges et racines qui sont d'importantes cultures vivrières.

Contrôlez vos acquis

- En quoi la croissance de la tige diffère-t-elle de celle de la racine ?
- Décrivez les principaux types de stèles dans les tiges.
- Qu'est-ce que la phyllotaxie ?
- En quoi les palmiers sont-ils différents des plants de blé ?
- Quelles sont les similitudes entre les tiges et les racines modifiées ?

4.3 Feuilles

Les tiges donnent naissance aux feuilles et aux structures reproductrices comme les fleurs et les cônes qui, en termes d'évolution, sont des feuilles modifiées. Cette section présente en détail la structure et les fonctions des feuilles. Nous nous intéresserons aux structures reproductrices dans le chapitre 6.

Les premières plantes étaient des tiges photosynthétiques et les feuilles ont évolué à partir de tiges aplatis, rapprochées les unes des autres. C'est ainsi que les feuilles sont devenues les principaux organes photosynthétiques. Mais elles assurent également d'autres fonctions importantes.

Un primordium foliaire se transforme en feuille par divisions cellulaires, croissance et différenciation

La formation d'un bombement, sur le flanc du méristème apical caulinaire, est la première manifestation d'une nouvelle feuille. Pendant que le méristème apical se surélève, les cellules du bombement continuent à se diviser pour donner finalement un **primordium foliaire** [voir figure 4.15(a)].

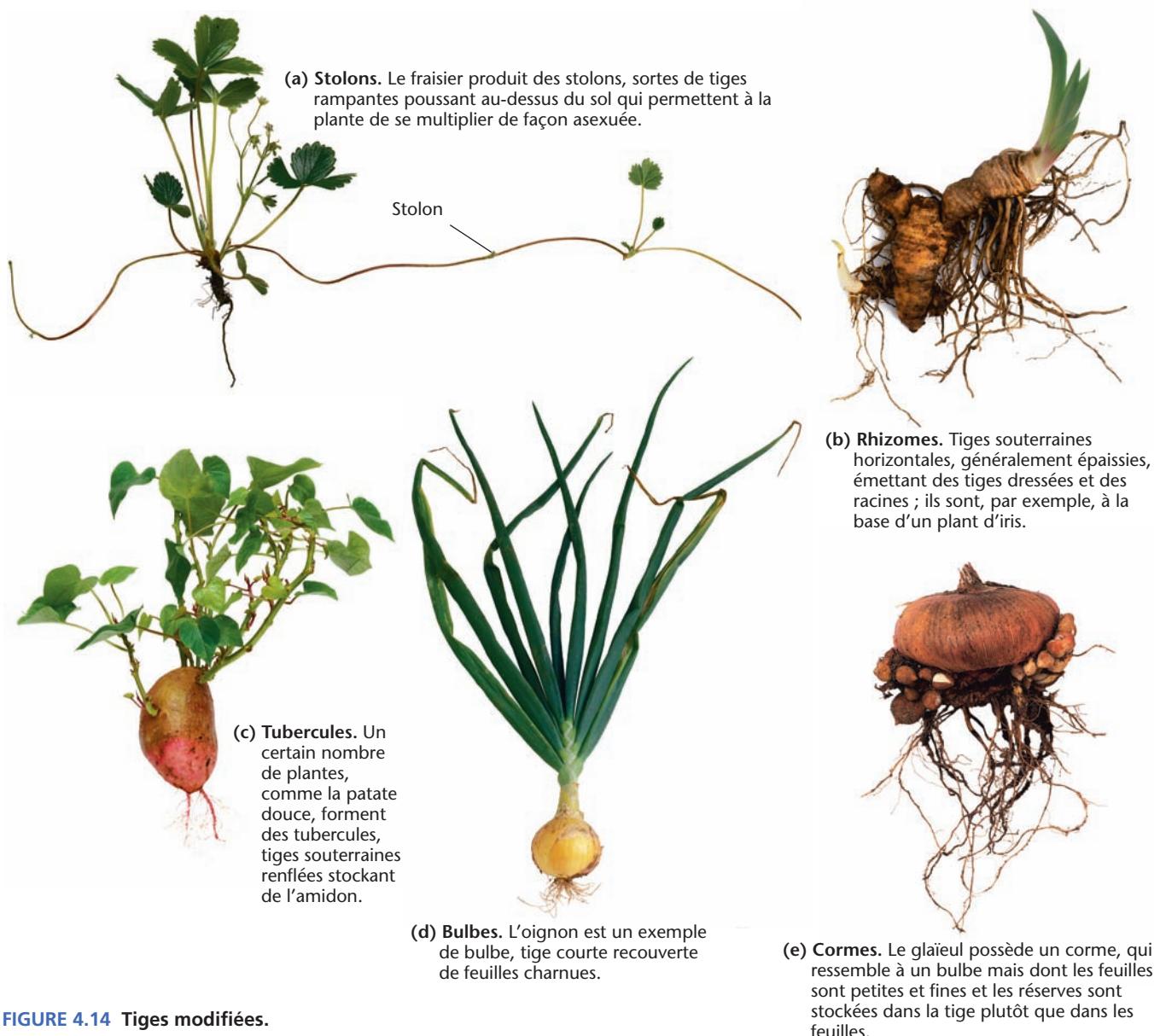


FIGURE 4.14 Tiges modifiées.

Après l'elongation et la différenciation des cellules, les primordiums forment deux feuilles caractérisées par un cordon procambial axial [voir figure 4.15(b)]. Par la suite, les feuilles comprennent un fin pétiole et un **limbe**, plus ou moins étalé. La morphologie des pétioles peut varier, certains ressemblant à des tiges alors que d'autres se confondent avec le limbe des feuilles. Les **stipules** sont des appendices portés par la feuille de part et d'autre de son insertion sur la tige au niveau du nœud. Certaines feuilles, dépourvues de pétiole, sont directement rattachées à la tige ; il s'agit de feuilles **sessiles**. Caractéristiques de nombreuses monocotylédones, elles forment une gaine autour de la tige (voir figure 4.16).

Dans la partie de la jeune feuille qui va devenir le limbe, des bandes longitudinales de cellules se divisant se mettent en place des deux côtés de la future feuille. Si ces deux bandes produisent de nouvelles cellules uniformément, les bords du limbe, appelés *marges*, seront lisses et réguliers.

Si les cellules des bandes se divisent avec des vitesses différentes, les marges seront irrégulières. Parfois, ces bandes de cellules se divisant sont appelées *méristèmes marginaux*.

L'épiderme de la feuille assure sa protection et régule les échanges d'eau et de gaz

L'épiderme de la feuille, composé d'une seule assise cellulaire dérivant du protoderme, protège la feuille contre la déperdition en eau mais aussi contre les abrasions et l'entrée de champignons et de bactéries pathogènes. L'épiderme régule également les échanges de gaz, comme le CO₂, l'O₂ et la vapeur d'eau, nécessaires pour la feuille ou produits par elle.

Comme les feuilles assurent la photosynthèse, leur surface doit permettre d'optimiser l'absorption de la lumière, mais elle entraîne aussi d'importantes pertes en eau. Afin de limiter ces pertes, l'épiderme produit une cuticule externe, faite de cire et

DES PLANTES ET DES HOMMES

Tiges et racines à valeur nutritive

Dans le monde entier, les céréales comme le riz, le blé et le maïs sont les principales sources de nourriture pour l'homme. Cependant, les tiges, comme la pomme de terre et l'igname, et les racines, comme la patate douce et le manioc, complètent la liste des six cultures majeures assurant à elles seules la production de 80 % des calories nécessaires pour les besoins humains. Les cultures des légumes-racines ont des avantages par rapport à celles productrices de grains. Une bonne récolte peut être faite sans mécanisation et ne nécessite aucun traitement de séchage. Cependant, en raison de leur forte teneur en eau, ils sont plus lourds que les céréales, ce qui rend leur transport plus cher. Du point de vue nutritif, les cultures de légumes-racines sont riches en amidon et donc en calories, mais elles sont pauvres en protéines et en lipides, en comparaison avec les céréales.

La culture la plus répandue est celle de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*), principale source d'amidon dans les pays en voie de développement. La pomme de terre préfère un climat frais, ce qui limite sa culture sous les tropiques ; elle est originaire de la cordillère des Andes. Après son importation en Europe par les explorateurs espagnols, vers 1500, elle devint une culture très importante dans de nombreux pays européens, particulièrement en Irlande. Quand une rouille sévit en Europe dans les années 1840, la population irlandaise subit plusieurs famines qui firent de nombreuses victimes et entraînèrent une forte émigration. Bien qu'elle soit souvent considérée comme un légume-racine, la pomme de terre est un tubercule. Les bourgeons produits par la tige sont des « yeux » et un fragment de pomme de terre possédant



■ Cassava
(ou manioc).

un œil (appelé *semence*) est capable d'assurer la multiplication végétative de la plante.

Le manioc (*Manihot esculenta*) est la culture de légumes-racines la plus importante sous les tropiques, où la pomme de terre ne pousse pas. Également connu sous le nom de « cassava », il fut d'abord cultivé par les Indiens d'Amérique du Sud. Il assure la base calorique de plus de 300 millions de personnes grâce à ses racines riches en amidon. À partir des racines tubérisées du manioc, on prépare le tapioca, après avoir entraîné par lavage le glucoside cyanogénétique toxique qu'elles renferment.

La patate douce (*Ipomoea batatas*), originaire d'Amérique du Sud, possède de volumineuses racines de stockage qui peuvent être bouillies, cuites à l'étuvée ou frites. Elles peuvent être épluchées, découpées en tranches et préparées comme des frites.

Parfois, les patates douces sont appelées « ignames ». Or, l'igname correspond au genre *Dioscorea*. Originaires de l'Extrême-Orient, les ignames comptent parmi les plus gros tubercules du monde, avec un poids pouvant dépasser les 300 kilogrammes.

Le taro (*Colocasia esculenta* ou *Xanthosoma sagittifolium*) produit un corme riche en amidon et en autres sucres. Il est essentiellement cultivé en Afrique et en Polynésie. On en fait une purée plus ou moins épaisse appelée « poi ». La poi traditionnelle hawaïenne est à base de racines de taro cuites à l'étuvée, écrasées, fermentées et parfois aromatisées. Selon la quantité d'eau rajoutée, elle est plus ou moins épaisse : la « one-finger poi » est très épaisse, tandis que la « three-finger poi » est plus liquide.



■ Plantation de *Colocasia esculenta* (ou taro, ou colocasie), à Molokai, Hawaii.

de cutine, une substance lipidique imperméable à l'eau. Certaines plantes produisent une couche de cire supplémentaire qui constitue une protection supplémentaire contre les risques de dessiccation. La surface lisse produite par la cuticule et la couche de cire empêche l'adhérence et la germination des spores fongiques, et crée une zone peu praticable pour les insectes.

Les cellules épidermiques portent souvent de nombreux poils qui composent le trichome. Certains de ces poils, qui rendent les feuilles duveteuses, les protègent contre une perte en eau trop forte et empêchent l'augmentation de la

température. D'autres contiennent des substances toxiques qui repoussent les insectes et les autres animaux susceptibles de consommer les feuilles.

Afin de contrôler les mouvements de vapeur d'eau, de CO₂ et de O₂, les feuilles possèdent des stomates (du grec *stoma*, bouche). Un stomate est formé de deux cellules réniformes, appelées **cellules de garde** ou **cellules stomatiques**, laissant entre elles une ouverture, l'ostiole (voir figure 4.17). Les stomates sont généralement plus nombreux sur la face inférieure des feuilles, où ils sont protégés des très fortes

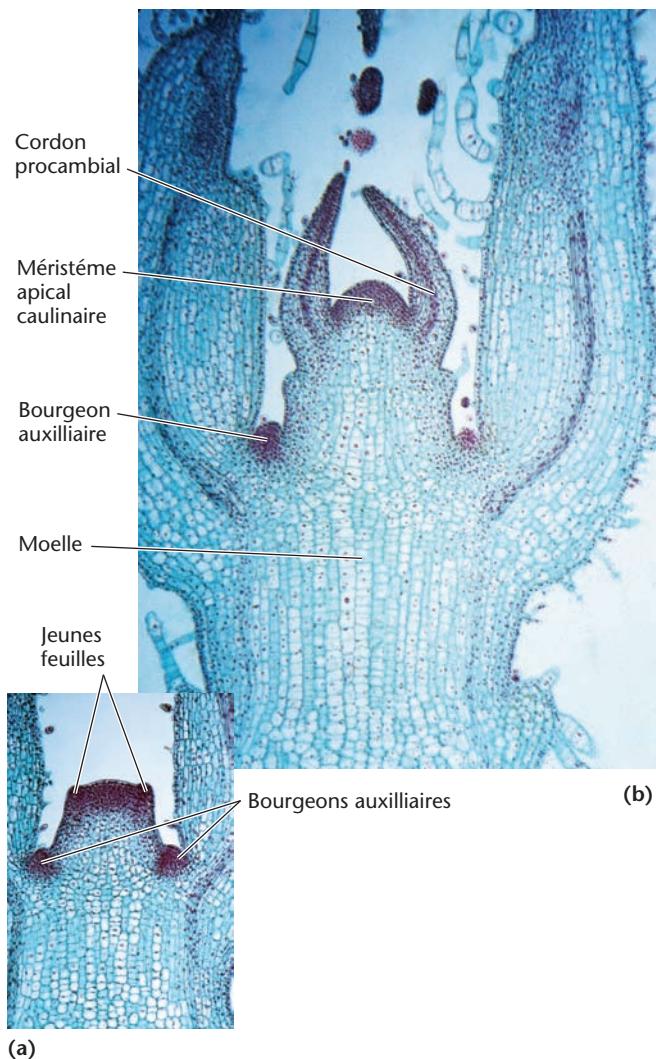


FIGURE 4.15 Formation des feuilles. Les nouvelles feuilles apparaissent d'abord sous la forme de petits *bombements foliaires* sur les côtés du méristème apical caulinaire qui évoluent ensuite en primordiums foliaires (a) puis en jeunes feuilles (b). Dans l'exemple choisi, le *Coleus blumei*, les feuilles sont opposées décussées. Les bases foliaires s'empilent les unes au-dessus des autres, constituant ainsi la partie périphérique de la tige : épiderme, écorce et tissus conducteurs. Notez la présence de bourgeons axillaires.

températures, de l'accumulation de la poussière et des spores fongiques. À travers les stomates, le CO₂ pénètre dans les feuilles pour être incorporé dans les sucres, lors de la photosynthèse, tandis que de grandes quantités de vapeur d'eau et d'O₂ en sortent. L'oxygène produit par la photosynthèse, mais qui est également nécessaire pour la respiration, peut sortir ou entrer dans les feuilles, en fonction de l'heure de la journée.

Quand les cellules stomatiques absorbent de l'eau, l'orientation radiale des microfibrilles de cellulose de leur paroi provoque leur gonflement et leur courbure, entraînant ainsi l'ouverture de l'ostiole. Au contraire, quand elles perdent de l'eau, l'ostiole se ferme. Chez la majorité des plantes, la quantité d'eau présente dans les feuilles est un facteur



FIGURE 4.16 Feuilles sessiles. Les feuilles qui sont directement rattachées à la tige, sans pétiole, sont appelées *feuilles sessiles*. Elles forment généralement une gaine autour de la tige.

important qui contrôle l'ouverture ou la fermeture des stomates. Par exemple, des températures élevées et un vent fort ont tendance à dessécher la feuille, ce qui provoque la fermeture des stomates. De même, de fortes concentrations en CO₂ dans la feuille entraînent la fermeture des stomates, la feuille ayant suffisamment de CO₂ pour effectuer la photosynthèse. Nous verrons plus en détail les modalités de contrôle de l'ouverture et de la fermeture des stomates dans les chapitres 8 et 10.

La transpiration, qui consiste en une évaporation de l'eau par les stomates, provoque une succion qui entraîne la montée, dans la tige, de l'eau et des sels minéraux absorbés par les racines. La plante doit perdre de l'eau par les feuilles afin de maintenir l'absorption d'eau par les racines. Tant que la transpiration entraîne plus d'eau que la quantité nécessaire pour la plante, le processus représente un gain net en eau pour la plante.

L'évaporation entraîne également une baisse de la température des feuilles qui, sinon, deviendrait rapidement très élevée en raison de l'exposition directe au soleil. La surface des feuilles constitue un véritable radiateur. La baisse de la température des feuilles devient importante quand les stomates sont fermés afin d'empêcher toute perte en eau par la plante.

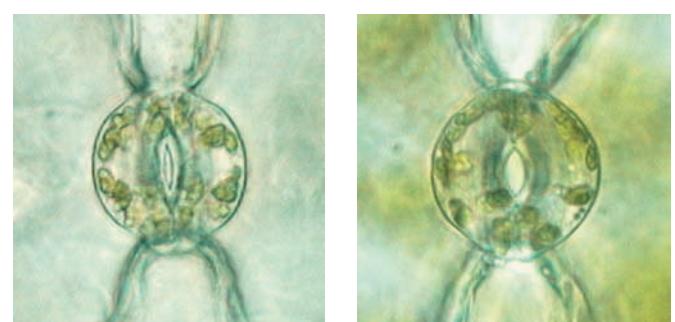


FIGURE 4.17 Stomates. Les stomates, ouvertures de l'épiderme des feuilles et des tiges, sont constitués de deux cellules réniformes, appelées cellules de garde ou cellules stomatiques, ménageant entre elles une ouverture, l'ostiole, qui permet les échanges gazeux. Dans un épiderme, seules les cellules stomatiques possèdent des chloroplastes (et sont donc chlorophylliennes). Ces images illustrent le changement morphologique des cellules stomatiques à la suite d'une entrée d'eau, qui provoque l'ouverture de l'ostiole.

Le mésophylle, tissu fondamental des feuilles, effectue la photosynthèse

Dans une feuille, la photosynthèse a lieu dans les chlorenchymes (parenchymes chlorophylliens) constituant le **mésophylle** (du grec *mesos*, milieu, et *phyllon*, feuille), situé entre les deux épidermes (voir figure 4.18). Chez de très nombreuses dicotylédones, les cellules chlorophylliennes sont allongées et alignées sous l'épiderme supérieur des feuilles, le plus exposé à la lumière, formant un **parenchyme palissadique** (du latin *palus*, piquet). Pensez aux piquets alignés formant une palissade et vous aurez une bonne idée de l'assise palissadique. Ce parenchyme palissadique est généralement constitué d'une seule assise cellulaire et il est dépourvu de méat. Il est bien développé dans les espèces vivant dans les lieux ensoleillés et, au contraire, peu distinct dans les plantes d'ombre. Sous le parenchyme palissadique, sur la face opposée à celle qui reçoit la lumière, se trouve le **parenchyme lacuneux**. Il est constitué de cellules chlorophylliennes sphériques entre lesquelles de grands espaces intercellulaires formant un réseau aéifère permettent les échanges gazeux de la photosynthèse et de la respiration, des stomates vers les autres parties de la plante. Chez les plantes dont le limbe est vertical, le parenchyme palissadique est présent sur les deux faces de la feuille et le parenchyme lacuneux est réduit à la zone centrale, voire absent. La majorité des chloroplastes est située dans le parenchyme palissadique, qui est donc le tissu foliaire le plus actif dans la photosynthèse.

Dans les feuilles, les tissus conducteurs sont organisés en nervures

Les tissus conducteurs des feuilles sont en continuité avec ceux de la tige. Au niveau de chaque nœud, un ou plusieurs

faisceaux cribro-vasculaires, appelés **traces foliaires**, se ramiﬁent à partir du système conducteur de la tige, pour se diriger vers le limbe, en passant par le pétiole. Les faisceaux cribro-vasculaires du limbe constituent les **nervures** [voir figure 4.19(a)]. La formation des nervures est sous l'influence d'hormones, particulièrement l'auxine. Dans les nervures, le xylème est toujours du côté de la face supérieure de la feuille tandis que le phloème est sur la face inférieure. En plus de leur rôle dans la conduction, les nervures apportent un soutien mécanique à la feuille, d'autant qu'elles sont souvent entourées par une **gaine périvasculaire**.

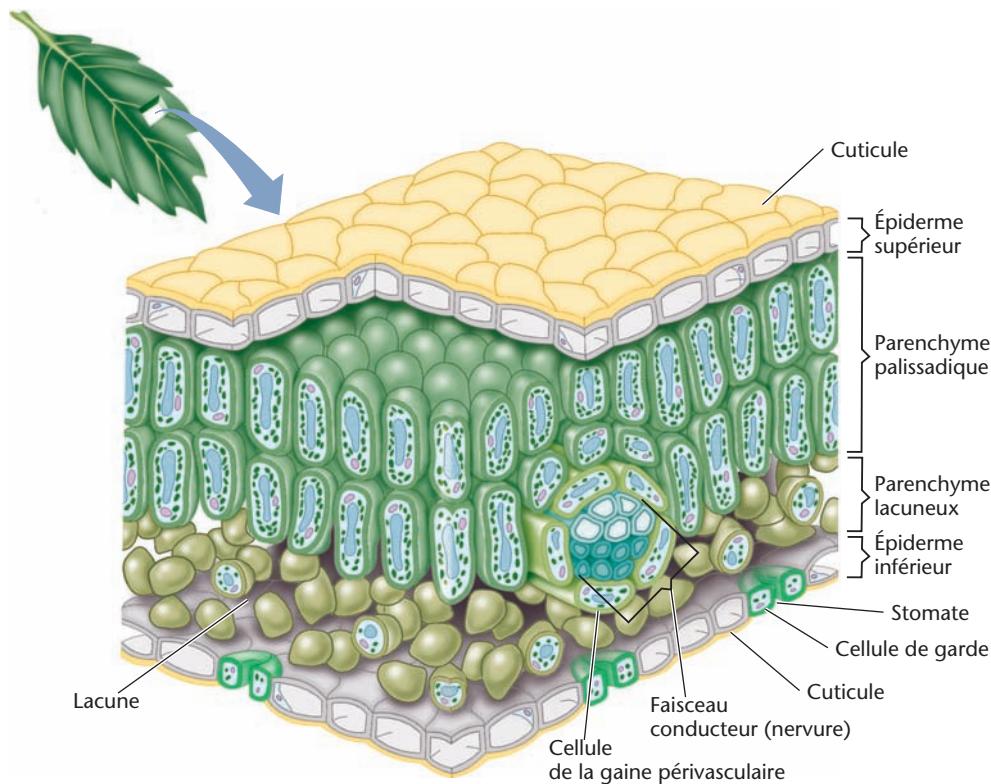
La nervation peut être réticulée ou parallèle. Chez la plupart des dicotylédones et des fougères qui présentent une **nervation réticulée**, les nervures constituent un réseau [voir figure 4.19(b)]. En revanche, chez la plupart des monocotylédones et des gymnospermes qui présentent une **nervation parallèle**, les nervures sont parallèles entre elles et avec les bords des feuilles [voir figure 4.19(c)].

La morphologie et la disposition des feuilles ont une signification environnementale

La forme et la taille des feuilles ainsi que leur disposition sur la tige aident les plantes à assurer la photosynthèse, entre autres fonctions. Sous contrôle génétique, la forme et la structure des feuilles reflètent des adaptations qui ont permis aux plantes de survivre dans différents environnements. Les feuilles peuvent être grandes ou petites, nombreuses ou rares, épaisses ou fines, persistantes ou caduques, en fonction de l'espèce, des besoins photosynthétiques et de l'environnement. Par exemple, les feuilles épaisses de nombreuses plantes succulentes assurent leur survie en stockant de l'eau.

FIGURE 4.18 Le mésophylle.

Cette reconstitution en 3D d'une feuille montre les deux types de parenchymes constituant le mésophylle : le parenchyme palissadique et le parenchyme lacuneux.



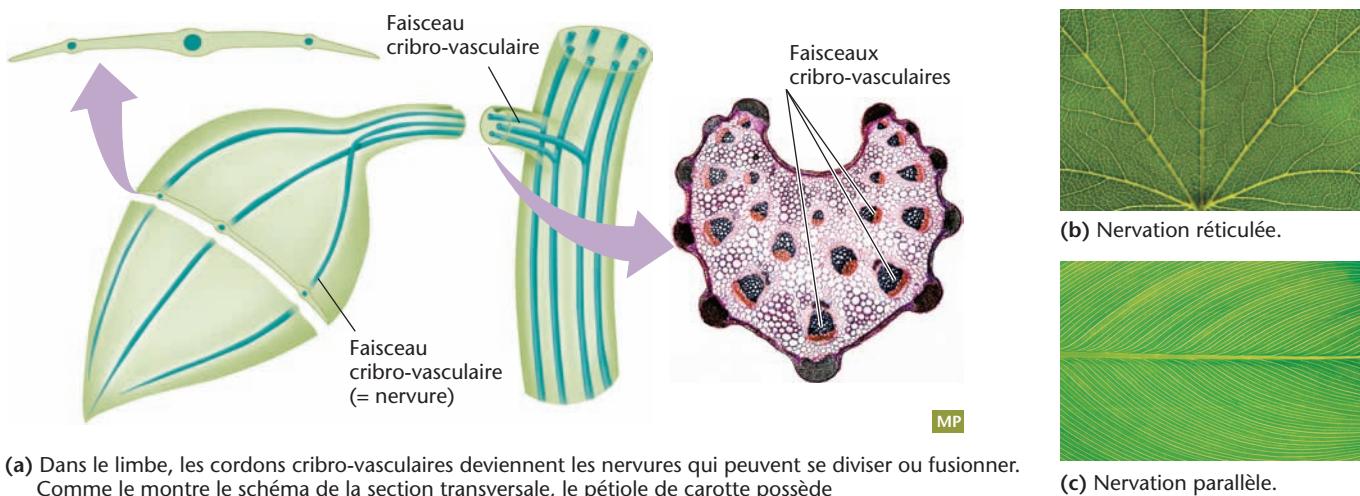


FIGURE 4.19 Faisceaux cribro-vasculaires et différents types de nervations.

Dans les flores, la description des feuilles est un critère d'identification déterminant qui prend en considération l'aspect du limbe, simple ou divisé, la forme de la feuille, les caractéristiques des marges et le type de nervation (voir figure 4.20). Par exemple, une feuille simple possède un limbe entier, parfois lobé. Une feuille composée a un limbe divisé en folioles. Chez les feuilles composées palmées, les folioles sont toutes insérées à l'extrémité du pétiole, à la manière d'une patte palmée. Chez les feuilles composées pennées, les folioles sont disposées selon deux rangées, de part et d'autre d'un axe, à la manière d'une plume d'oiseau.

Généralement, les feuilles larges au limbe fin et lisse caractérisent les plantes qui vivent dans des environnements humides, où les températures sont plus basses, le niveau lumineux plutôt faible et le vent absent. L'importante surface compense la faible luminosité. Les feuilles plus petites avec des marges irrégulières se rencontrent chez les plantes des environnements plus chauds, plus lumineux, secs et ventés. Leur taille et leurs marges irrégulières les protègent notamment des effets du vent. Les feuilles présentent une structure différente selon qu'elles se développent en plein soleil ou qu'elles poussent à l'ombre. Chez certaines plantes, elles peuvent même changer d'orientation en fonction de la lumière. La plante boussole (*Silphium laciniatum*) est ainsi nommée car la face supérieure de ses feuilles est orientée Est-Ouest. À midi, le soleil frappe les bords des feuilles, évitant ainsi un risque de surchauffe durant la période la plus chaude de la journée.

Les feuilles peuvent également s'adapter au vent de différentes façons. Certaines plantes, comme les pins, possèdent des aiguilles qui présentent un minimum de résistance au vent. D'autres plantes perdent simplement leurs feuilles durant la saison ventée. D'autres encore enroulent leurs grandes feuilles à la manière de cônes, minimisant ainsi la résistance au vent. Chez le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le pétiole des feuilles est aplati et disposé à angle droit par rapport au limbe, ce qui leur permet de pivoter. Ces feuilles tremblent et scintillent dans le vent avec un bruissement caractéristique.

Les zones d'abscission se forment à la base des pétioles chez les plantes à feuilles caduques

Les plantes qui perdent leurs feuilles à certaines saisons de l'année sont des plantes à feuilles **caduques** (du latin *cædere*, tomber). Dans les zones tempérées, c'est le cas des dicotylédones comme l'érable et le sycomore. Dans les régions tropicales, où alternent saisons sèches et saisons humides, de nombreux arbres et arbustes perdent leurs feuilles durant la saison sèche.

Chez les plantes à feuilles caduques, les feuilles se séparent de la plante dans les **zones d'abscission**. Ces zones sont situées près du nœud, au niveau où le pétiole s'attache à la tige (voir figure 4.21). Elles se mettent en place en réponse aux jours plus courts, plus secs et plus froids. Ces changements environnementaux déclenchent la production d'hormones qui initient une série de modifications structurales et chimiques. Après que les petites molécules ont quitté les feuilles pour se diriger vers les tiges (remobilisation des nutriments), la zone d'abscission se met en place par une lyse de la lamelle moyenne suivie d'une dégradation des parois cellulaires. Une assise protectrice composée de couches cellulaires subérisées, traversée par les faisceaux conducteurs, se forme du côté de la zone d'abscission située près de la tige. Ces cellules aux parois subérisées empêchent l'entrée de bactéries ou de champignons pathogènes. Le limbe n'est plus relié à la tige que par le cordon cribro-vasculaire dont les vaisseaux s'obstruent et dont les tubes criblés sont écrasés. Le poids de la feuille et la force du vent finissent par rompre le pétiole en ce point de moindre résistance et la feuille tombe. La cicatrice laissée sur la tige se recouvre finalement d'une couche de liège continue. Pour plus de détails, reportez-vous au chapitre 11.

La plupart des pins et des autres conifères, bien que n'étant pas des arbres à feuilles caduques, perdent leurs feuilles progressivement durant une période de l'année. Les aiguilles de pin effectuent la photosynthèse pendant un ou deux ans, parfois même pendant une dizaine d'années, en fonction de l'espèce et des conditions locales. Il faut garder en mémoire que, pour un

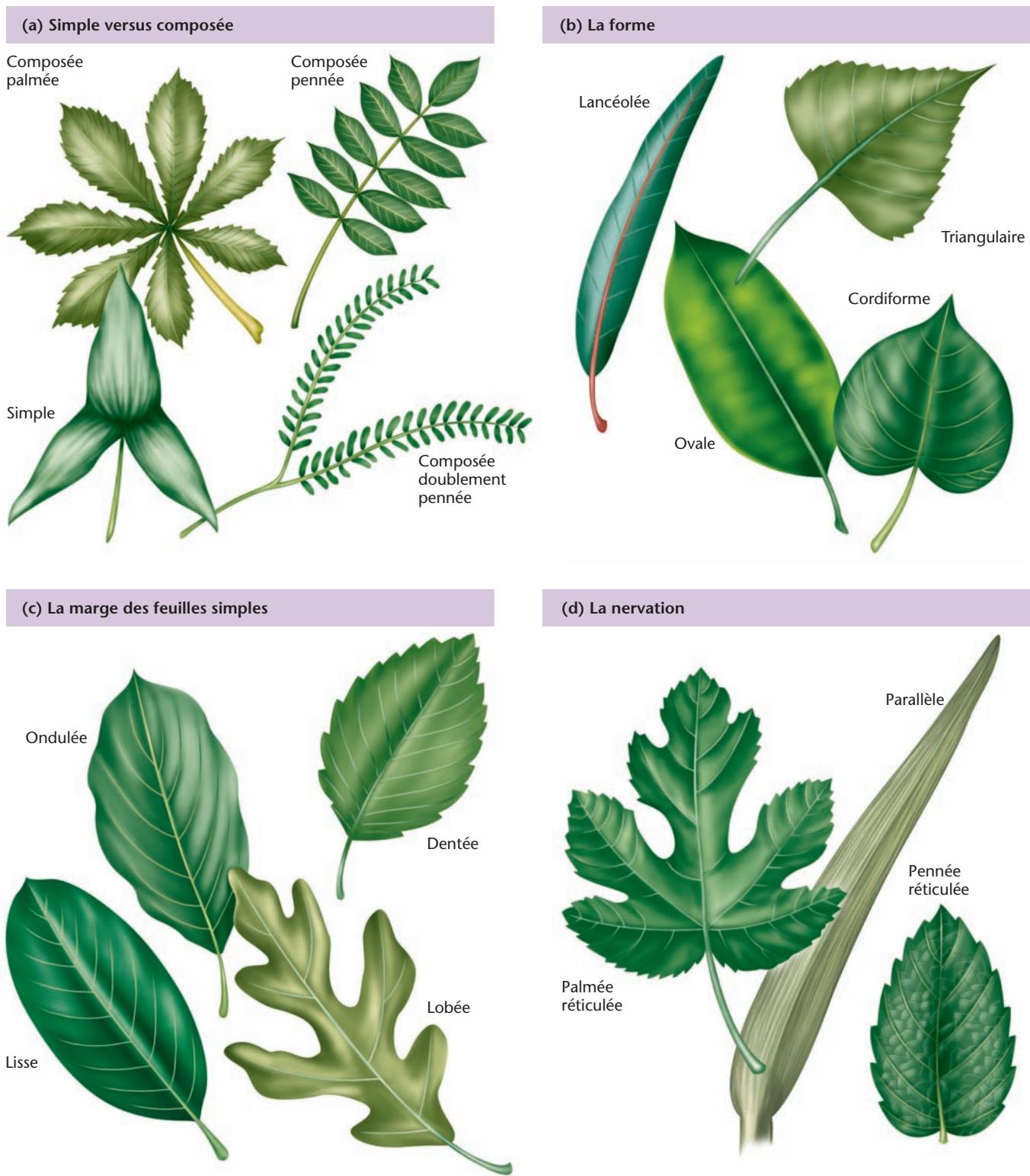


FIGURE 4.20 Différents types de feuilles. Les formes des feuilles sont très variables. Selon que le limbe est simple ou divisé, on distingue les feuilles simples et les feuilles composées. Ensuite, on considère la forme de chaque limbe, les caractéristiques des marges et le type de nervation.

arbre, conserver ses feuilles durant toute l'année demande moins d'énergie que d'en former de nouvelles chaque année. Cependant, conserver ses feuilles durant une saison froide, ou sèche, nécessite également de l'énergie et détermine la forme et la structure de la feuille. Par exemple, les aiguilles de pin

possèdent une cuticule très épaisse et d'autres adaptations structurales leur permettant d'éviter une perte en eau durant l'hiver. Ce sont des feuilles fines, qui ne sont pas facilement endommagées par le gel ou l'abondance de neige, mais dont la faible surface limite leur activité photosynthétique.



FIGURE 4.21 Abscission de la feuille. Chez les plantes à feuilles caduques, l'abscission a lieu après la mise en place d'une zone d'abscission à la base du pétiole, au niveau du nœud.

Certaines feuilles assurent des fonctions spécialisées, autres que la photosynthèse et la transpiration

Les feuilles peuvent être modifiées afin de permettre aux plantes d'assurer certaines fonctions. Les feuilles tolérantes à la sécheresse ont des adaptations visant à limiter les pertes en eau. Les plantes qui poussent dans les régions sèches sont appelées **xérophytes** (du grec *xeros*, sec, et *phyton*, plante). Certaines plantes du désert ne produisent des feuilles qu'après une brève période humide. D'autres forment des tiges ou des feuilles épaisses, succulentes, avec une cuticule épaisse, retenant l'eau durant les périodes de sécheresse. Les stomates sont généralement localisés au fond de sillons, voire de cryptes pilifères, riches en poils. Les stomates enfouis échappent à l'action du vent, limitant ainsi les pertes en eau. Certaines plantes sont recouvertes de poils laineux formant un revêtement blanchâtre et duveteux. Ces poils réduisent les pertes en eau et empêchent la feuille de surchauffer.

Certaines feuilles, transformées en excroissances pointues, forment une barrière protectrice contre les herbivores. Les

épines, très pointues, sont des feuilles ou des stipules modifiées [voir figure 4.22(a)]. Chez certaines espèces, les piquants sont en réalité des tiges modifiées, formées à partir de bourgeons axillaires (cas de l'aubépine). Les aiguillons ne sont ni des feuilles, ni des tiges modifiées, mais des expansions des cellules épidermiques (cas de la tige de rosier).

Les plantes grimpantes forment des vrilles, structures filiformes qui s'enroulent autour d'un support. Ce sont typiquement des feuilles modifiées, comme dans le cas du pois [voir figure 4.22(b)]. Mais, dans certains cas, elles correspondent à des tiges modifiées (exemple de la vigne). Les vrilles qui dérivent de tiges produisent fréquemment des feuilles. Les vrilles effectuent un mouvement appelé **thigmotropisme** (du grec *thigma*, toucher). Quand une vrille entre en contact avec un support, le côté de la vrille opposé s'allonge très rapidement, lui permettant ainsi de s'enrouler autour du support. L'importance de la croissance et du nombre de spires de la vrille dépend du degré de stimulation. Ainsi, un contact permanent est nécessaire pour que la vrille s'enroule de façon très tenace autour du support.

Les feuilles des plantes comme le nénuphar possèdent des lacunes aérrifères, situées entre les cellules du parenchyme lacunaire, qui leur permettent de flotter. Elles ont également moins de tissu xylémien puisqu'elles n'ont plus besoin d'assurer la conduction de l'eau et des sels minéraux depuis les racines. D'autre part, ces feuilles bénéficient de la poussée d'Archimède et la forte turgescence des cellules et la pression des gaz contenus dans les aérenchymes assurent la rigidité des tissus. Enfin, les stomates ne sont présents que sur la face supérieure des feuilles ; les épidermes ont parfois une cuticule mince et sont dépourvus de stomates. *Victoria amazonica*, ou nénuphar géant, possède d'énormes feuilles flottantes pouvant supporter le poids d'un enfant.

Les plantes qui poussent dans le désert du Kalahari, en Afrique du Sud, possèdent des feuilles fenêtres [voir figure 4.22(c)]. Ces plantes ont résolu le problème des conditions chaudes et sèches sévissant dans le désert en s'enfonçant dans le sable avec des feuilles sortant à peine du sol. L'extrémité de chaque feuille, d'environ 1 centimètre de diamètre, possède une cuticule transparente qui joue un rôle de fenêtre en laissant passer la lumière. Ainsi, la lumière franchit plusieurs assises de cellules transparentes gorgées d'eau pour finalement parvenir aux cellules photosynthétiques, situées plus profondément. Cependant, des recherches ont montré que lorsque les fenêtres sont recouvertes par un film réfléchissant, l'absorption du CO₂ par les feuilles ne diminue pas de façon significative. Le rôle de ces fenêtres n'est pas encore compris.

Les **bractées** sont des feuilles modifiées, plus réduites, de forme plus simple que les feuilles végétatives. Elles sont situées à la base des fleurs mais ne sont pas des structures florales pour autant. Dans certains cas, elles peuvent connaître un développement relativement important et être colorées. Citons comme exemples le poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*), qui possède des bractées rouges ou blanches [voir figure 4.22(d)], les bractées de diverses broméliacées (ananas) et des bougainvillées.

Chez de nombreuses plantes, les feuilles peuvent assurer une reproduction asexuée ou multiplication végétative. Par exemple, une feuille ou une tige, prélevée sur une violette du Cap ou sur un coléus, peut former des racines si elle est



a) **Épines.** Projections pointues produites par les feuilles ou les structures associées aux feuilles. Cas de l'épine-vinette (*Berberis dictyophylla*).



(c) **Feuilles fenêtres.** Ces feuilles existent chez quelques rares plantes vivant dans les déserts comme *Haworthia cooperi*. La majeure partie de la plante est dans le sol ; seule la partie supérieure de la feuille est transparente et exposée au rayonnement solaire. Elle peut donc laisser passer la lumière pour les parties souterraines qui sont capables d'effectuer la photosynthèse.



(b) **Vrilles.** Les vrilles peuvent provenir de feuilles, de stipules ou de tiges transformées. Chez ce pois (*Pisum sativum*), l'extrémité de la feuille s'est transformée en vrille alors que les autres feuilles n'ont pas été modifiées. Si la vrille n'entre pas en contact avec un objet, elle s'enroule autour d'un axe imaginaire.



(d) **Bractées.** Petites feuilles modifiées à l'aisselle d'une fleur ou d'une inflorescence. La couleur rouge brillant du poinsettia est due, non pas aux pétales de la fleur, mais aux bractées. En réalité, le poinsettia ne possède pas de pétales.

FIGURE 4.22 Feuilles modifiées.

ÉVOLUTION

Des plantes dévoreuses d'insectes

Pourquoi certaines plantes possèdent-elles des feuilles qui « mangent » des insectes ? Typiquement, les plantes obtiennent l'azote nécessaire à leur développement à partir du sol, généralement par une symbiose avec des bactéries du sol fixatrices d'azote. Cependant, les marais et les marécages sont pauvres en azote à cause de leur pH acide, défavorable au développement des bactéries fixatrices d'azote. De même, les plantes épiphytes, qui se développent sur d'autres plantes vivant dans la forêt humide, présentent un déficit en azote. Chez plus de 200 espèces de plantes, les feuilles modifiées permettent de piéger les insectes, comme source alternative d'azote. Parmi ces plantes, on peut citer l'utriculaire, la droséra, la dionée, les népenthès et les sarracènes.

L'utriculaire (*Utricularia vulgaris* et les espèces proches) est une plante aquatique qui produit de petites vésicules, de moins d'un demi-centimètre de diamètre, fermées par un opercule. Quand un insecte entre en contact avec un des quatre poils surmontant l'opercule, celui-ci s'ouvre brutalement, entraînant un flux d'eau qui s'engouffre dans la vésicule, en même temps que l'insecte. Puis l'opercule se referme et les enzymes digèrent l'infortunée victime.

Les feuilles de la droséra (*Drosera rotundifolia* et les espèces voisines) sont couvertes de poils sécrétant, à leur extrémité, une gouttelette de mucilage visqueux qui attire et piège les insectes. Quand un insecte est collé sur plusieurs poils, la



■ Rosée du soleil (*Drosera rotundifolia*).

feuille l'emprisonne. Les enzymes produites par les feuilles et par le cortège de bactéries associées, digèrent l'insecte, puis la feuille absorbe les petites molécules résultant de la digestion. Une fois la digestion terminée, la feuille reprend sa forme normale et secrète à nouveau du mucilage.

La dionée (*Dionaea muscipula*) possède des feuilles en raquette, bilobées, qui se referment en leur milieu. Quand un insecte entre en contact avec une feuille ouverte, il excite deux des trois poils sensibles situés sur chaque demi-feuille, qui se referme et emprisonne la proie dans un véritable « piège à loup » où les enzymes commencent la digestion. Les grains de poussière qui tombent sur les poils sensibles n'entraînent pas la fermeture du piège.

Les népenthès possèdent, à l'extrémité d'un pétiole ailé, une vrille terminée par une feuille transformée en outre ou en urne, ressemblant à un vase, qui collecte l'eau. Les glandes, situées dans la partie



■ Une sarracène (*Sarracenia sp.*).

plantée dans le sol ou mise à tremper dans de l'eau. Une hormone rhizogène peut être ajoutée afin d'accélérer la rhizogenèse et de permettre la plantation dans le sol de l'explant foliaire.

Le bégonia Rex peut être multiplié végétativement à partir de disques foliaires disposés sur un papier filtre humide. Les racines naissent au niveau des nervures sectionnées. Une autre méthode consiste à placer une feuille de bégonia sur le sol, après avoir entaillé les nervures principales. En présence d'humidité, de nouvelles racines se développent. Ainsi, avec les deux méthodes, les feuilles prélevées sur une plante mère peuvent donner naissance à de nombreuses racines puis à des bourgeons et, enfin, à de nouvelles plantes.

Les feuilles des plantes carnivores capturent des proies selon diverses modalités puis elles les digèrent. Les petites molécules issues de la digestion sont ensuite absorbées par la plante,

afin de pallier le manque d'azote dans le sol. L'encadré *Évolution* fournit davantage d'informations sur ces feuilles modifiées.

Contrôlez vos acquis

1. Décrivez comment une feuille se forme à partir du méristème apical caulinaire.
2. Quelles sont les fonctions de l'épiderme des feuilles ?
3. Donnez des exemples d'adaptation des feuilles aux conditions environnementales.
4. Décrivez trois types de feuilles modifiées.
5. Quelle est la différence entre le parenchyme palissadique et le parenchyme lacuneux ?

RÉSUMÉ DU CHAPITRE

4.1 Racines

Les systèmes racinaires pivotants pénètrent généralement plus profondément dans le sol que les systèmes fasciculés

Les systèmes racinaires pivotants possèdent un pivot volumineux, contrairement au système fasciculé où toutes les racines ont la même longueur.

La croissance racinaire s'effectue près de l'extrémité

Les initiales du centre quiescent du méristème apical racinaire produisent d'autres initiales et des dérivées qui sont à l'origine des principales catégories cellulaires.

La coiffe protège le méristème apical racinaire et facilite la pénétration de la racine dans le sol

La zone d'entretien de la coiffe produit une coiffe qui protège le méristème racinaire lors de la croissance de la racine dans le sol. Les cellules externes de la coiffe sécrètent un mucilage visqueux qui facilite la progression de la racine entre les particules du sol.

L'absorption de l'eau et des sels minéraux s'effectue principalement au niveau des poils absorbants

Dans la zone de différenciation, située à proximité de l'extrémité racinaire, certaines cellules du rhizoderme s'allongent et deviennent des poils absorbants, qui absorbent l'eau et les sels minéraux à partir du sol.

La structure primaire des racines est en relation avec l'absorption de l'eau et des sels minéraux dissous

Les racines de la plupart des dicotylédones et des conifères possèdent un massif lobé de xylème alternant avec du phloème. Chez les monocotylédones, un ensemble de cellules parenchymateuses est entouré par un anneau de xylème et de phloème. Le cylindre central est entouré par le péricycle qui est à l'origine des racines latérales. L'endoderme entoure le péricycle. Le cadre de Caspary subérisé empêche certaines substances de pénétrer dans la stèle si elles ne sont pas capables de franchir la membrane plasmique pour pénétrer dans les cellules.

Certaines racines assurent d'autres fonctions que l'ancre simple de la plante dans le sol et l'absorption d'eau et des sels minéraux

Certaines racines modifiées produisent des bourgeons adventifs ou des racines aériennes qui servent d'ancre chez les plantes épiphytes, augmentent la stabilité des arbres en devenant des contreforts, alimentent en oxygène les plantes des marais ou stockent de l'eau et des réserves. Les racines contractiles enfoncent la plante dans le sol. Enfin, les plantes parasites développent des haustoriums ou sucoirs pénétrant dans les tiges ou les racines d'autres plantes.

Les racines peuvent établir des interactions avec d'autres organismes

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques entre les racines des plantes et des champignons du sol. Les plantes mycorhizées absorbent davantage de sels minéraux et sont protégées contre les maladies fongiques et bactériennes. Le champignon bénéficie des substances organiques synthétisées par la plante.

4.2 Tiges

Les botanistes ont proposé des modèles d'organisation du méristème apical caulinaire afin d'expliquer la croissance de la tige

Dans les deux modèles proposés, le méristème apical caulinaire possède une zone centrale où les cellules se divisent peu fréquemment. Les cellules dérivées donnent le protoderme, le méristème fondamental et le procambium qui sont à l'origine, après multiplication et différenciation cellulaires, de l'ensemble des tissus de la tige.

Lors de la croissance de la majorité des tiges, les tissus conducteurs forment des faisceaux séparés

Des sections transversales de tiges révèlent l'existence de protostèles chez les plantes vasculaires sans fleurs, de siphonostèles avec fenêtres foliaires chez les fougères, d'eustèles avec anneaux de faisceaux cribro-vasculaires chez la plupart des dicotylédones et les conifères, ou avec faisceaux cribro-vasculaires dispersés chez la plupart des monocotylédones.

Une zone de transition assure la continuité vasculaire entre la racine et la tige

Le passage de la racine à la tige se fait dans la région du collet ; la continuité des tissus conducteurs y est maintenue malgré leur réorganisation lors du passage d'un organe à l'autre.

Les primordiums foliaires se mettent en place de manière spécifique sur les flancs du méristème apical caulinaire

Les primordiums foliaires se forment en des endroits prévisibles et selon une disposition très régulière, ou phyllotaxie, sur les flancs du méristème apical caulinaire.

Les variations de structure des tiges reflètent différentes voies évolutives

Le palmier possède une tige formée de nombreux entrenœuds allongés. En revanche, la tige du blé est formée de peu d'entreœuds dont certains seulement s'allongent.

Certaines tiges ont des fonctions spécialisées, autres que le support et la conduction

De nombreux types de tiges spécialisées jouent un rôle dans la reproduction asexuée (stolons et rhizomes) ou dans le stockage d'amidon (tubercules, cormes ou bulbes).

4.3 Feuilles

Un primordium foliaire se transforme en feuille par divisions cellulaires, croissance et différenciation

L'apparition d'un bombement sur les flancs du méristème apical caulinaire est le premier signe de la formation d'un primordium, qui se développe ensuite en jeune feuille avec pétiole et limbe aplati. Une bande de cellules prolifératrices, localisée de chaque côté du limbe, est à l'origine de la forme de la feuille.

L'épiderme de la feuille assure sa protection et régule les échanges d'eau et de gaz

L'épiderme est recouvert d'une cuticule qui réduit les pertes en eau et les risques d'entrée de champignons ou de bactéries dans les tissus de la feuille. Les échanges de CO₂, d'O₂ et de vapeur d'eau avec l'extérieur se font via les stomates dont l'ouverture ou la fermeture de l'ostiole est régulée par les cellules stomatiques.

Le mésophylle, tissu fondamental des feuilles, effectue la photosynthèse

Le mésophylle comprend la ou les assises cellulaires de parenchyme palissadique orienté vers la lumière et le parenchyme lacunéux permettant les mouvements des gaz dans la feuille.

Dans les feuilles, les tissus conducteurs sont organisés en nervures

Les faisceaux cribro-vasculaires de la feuille, appelés nervures, sont en continuité avec ceux de la tige. Les dicotylédones ont une nervation réticulée alors que, chez les monocotylédones, la nervation est parallèle.

La morphologie et la disposition des feuilles ont une signification environnementale

Les grands limbes, fins, sont plus fréquents dans les zones humides, aux températures plus basses, à faible luminosité et non

ventées. En revanche, les petites feuilles aux marges irrégulières sont plus communes dans les zones sèches, chaudes, à fort éclairage et très ventées.

Les zones d'abscission se forment à la base des pétioles chez les plantes à feuilles caduques

Les arbres à feuilles caduques perdent leurs feuilles à certaines périodes de l'année. Dans les zones d'abscission, la lyse des lamelles moyennes et la destruction des parois cellulaires provoquent la formation d'une zone d'abscission entraînant la chute des feuilles.

Certaines feuilles assurent des fonctions spécialisées, autres que la photosynthèse et la transpiration

Certaines feuilles permettent une résistance à la sécheresse et une protection de la plante. D'autres sont modifiées en structures leur permettant de s'agripper, d'autres encore flottent sur l'eau. Certaines plantes possèdent des bractées très colorées qui peuvent être confondues avec des pièces florales. Enfin, certaines feuilles peuvent produire d'autres plantes par multiplication végétative.

QUESTIONS

Révision des notions

1. Quelles sont les principales fonctions des racines ?
2. Pourquoi un arbre, formant normalement un système racinaire pivotant profond, formerait un système racinaire fasciculé plus superficiel qui s'étendrait sur une grande superficie ?
3. Décrivez le mode d'allongement d'une racine.
4. Quel est le rôle des poils absorbants ?
5. Pourquoi le cadre de Caspary est-il important ?
6. Décrivez quelques types de racines modifiées.
7. Qu'est-ce qu'une mycorhize ?
8. Pourquoi y a-t-il une zone de transition entre la tige et la racine ?
9. Décrivez différents types de tiges modifiées.
10. Quelles sont les deux fonctions de la transpiration ?
11. Comment se forment les feuilles ?
12. En quoi les dispositions des feuilles reflètent-elles des adaptations environnementales ?
13. Quelle est la différence entre parenchyme palissadique et parenchyme lacunéux ?
14. Décrivez différents types de feuilles modifiées.

Sujets de réflexion

1. Pourquoi certaines plantes parasitent-elles d'autres plantes ?
2. Pourquoi certaines plantes stockent-elles des glucides dans les racines et les tiges alors que d'autres ne le font pas ?
3. D'après vos connaissances sur les tissus conducteurs, le xylème et le phloème, expliquez pourquoi le xylème est situé vers l'intérieur

et le phloème vers l'extérieur dans la majorité des systèmes cribro-vasculaires ?

4. Pourquoi la disposition des tissus conducteurs est-elle différente dans une racine et dans une tige ?
5. Si la concentration en CO₂ de l'air continue à augmenter, quels changements pouvez-vous prévoir en ce qui concerne l'évolution des plantes ?
6. Certaines plantes possèdent de très petites feuilles et la photosynthèse est principalement assurée par les tiges. Comment expliquez-vous cela ?
7. Pensez à un type particulier de racine, tige ou feuille modifiée. Décrivez ensuite quelques stades intermédiaires de mutations qui auraient conduit à cette modification et le rôle sélectif de ces mutations pour la plante dans son environnement.
8. La figure 4.11 montre comment la protostèle d'une racine de renoncule (dicotylédone) se transforme en eustèle de tige. Proposez un schéma similaire afin de montrer comment la transition se fait chez les monocotylédones.

Question liée à l'évolution

La comparaison entre les plantes vasculaires vivantes et fossiles suggère aux biologistes que l'eustèle dérive d'une protostèle primitive. Si c'est le cas, pourquoi les racines des plantes à fleurs n'ont pratiquement pas changé, en conservant une protostèle, alors que les tiges ont acquis des eustèles ?

POUR EN SAVOIR PLUS

Consultez le site *The Botany Place*, à l'adresse www.thebotany-place.com, pour des questions-réponses, des exercices et des liens contenant des informations nouvelles et intéressantes en rapport avec ce chapitre.

Bartoletti, C. Susan, *Black Potatoes: The Story of the Great Irish Famine, 1845-1850*. Boston : Houghton Mifflin, 2001. Un récit relatant les tragiques effets de la famine en Irlande due au manque de pommes de terre.

Bubel, Nancy, *The New Seed Starter's Handbook*, Emmaus, PA : Rodale Press, 1998. Excellent livre sur le développement des plantes à partir des graines.

D'Amato, Peter, *The Savage Garden: Cultivating Carnivorous Plants*, Berkeley, CA : Ten Speed Press, 1998. Écrit par un expert de la culture des plantes carnivores.

Dekruif, Paul, *Hunger Fighters*, New York : Harcourt, 1967. L'histoire des premières recherches sur l'amélioration des variétés de blé et d'autres cultures.

Duhoux, Emile et Nicole, Michel, *Biologie végétale. Associations et interactions chez les plantes*, Éd. Dunod, 2004. Cet ouvrage, parfaitement illustré par des macrophotographies et de nombreux schémas, est consacré aux différents types d'associations et d'interactions chez les plantes à fleurs et les fougères.

Sallé, Georges, *Des vampires chez les plantes*, EDP Sciences. ISBN : 2-86883-574-0, 2002. Ce roman, écrit par un spécialiste des plantes parasites, vous fera faire un parcours initiatique à l'issue duquel ces plantes n'auront plus de secrets pour vous.

Slack, Adrian et Jane Gate (photographe), *Carnivorous Plants*, Boston : MIT Press, 2000. De belles images et d'intéressants détails sur les plantes carnivores.