

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°
>> Cours <<

Chapitre 2

Regards sur un organisme Angiosperme : une Fabacée

Objectifs : extraits du programme

Savoirs visés	Capacités exigibles
SV-A-2 Regards sur un organisme Angiosperme : une Fabacée (BCPST 1)	
Les Fabacées appartiennent au groupe des Embryophytes. Différents organes et tissus participent aux fonctions de nutrition, de relation et de reproduction. Certaines de leurs caractéristiques sont liées au milieu de vie. Les vastes surfaces d'échanges avec l'environnement permettent à la plante de prélever la matière minérale et de convertir l'énergie lumineuse en énergie potentielle chimique nécessaire à la production de matière organique (autotrophie). Les organes « sources » coopèrent avec les organes « puits ».	- Identifier les principaux caractères morphologiques et anatomiques pour positionner une Fabacée au sein d'une classification phylogénétique d'Embryophytes. - À partir d'observations en classe et sur le terrain, distinguer les différents organes de l'appareil végétatif et l'appareil reproducteur d'une Angiosperme. - Mettre en relation l'organisation structurale et fonctionnelle des différents appareils et l'adaptation de l'organisme au milieu aérien. - Caractériser le développement de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur des Angiospermes au cours du cycle biologique et argumenter le caractère d'organe « source » ou d'organe « puits ». - Construire un schéma fonctionnel synthétique de la plante.
L'organisme est en interactions multiples avec son environnement abiotique et biotique. L'appareil végétatif grandit de façon indéfinie à partir de méristèmes. Les facteurs anisotropes du milieu orientent la croissance de l'appareil végétatif. Les rythmes saisonniers conditionnent les différentes étapes du cycle de reproduction (floraison, pollinisation, fructification, vie ralentie des graines). La plante est impliquée dans différents systèmes de relations intra et interspécifiques. La symbiose Fabacée et bactérie Rhizobium, fixatrice d'azote dans les nodosités, augmente la biomasse de la Fabacée.	- Exploiter des résultats expérimentaux montrant le lien entre les anisotropies du milieu et les tropismes dans le cadre du gravitropisme. - Placer sur un cycle de reproduction les paramètres du milieu exerçant une influence et/ou un contrôle prédominant sur une étape de la vie de la plante. - Illustrer les principales relations interspécifiques entre une Angiosperme et des organismes de son milieu.
Précisions et limites : <i>Le fonctionnement détaillé des méristèmes est vu dans la partie SV-B-3. À ce stade on se limite à localiser les méristèmes. Les mécanismes cellulaires et moléculaires des tropismes ne sont pas exigibles. Les connaissances de terminale sur les plantes à fleur sont remobilisées.</i>	

Les végétaux sont des producteurs primaires et constituent des ressources alimentaires à la base des réseaux trophiques. Leur importance dans les agroécosystèmes conduit à la sélection par l'être humain en relation avec la diversification des usages.	- Illustrer différents usages des Fabacées (engrais vert, alimentation).
Liens : Type trophique de <i>Rhizobium</i> (SV-A-3) Nutrition des Angiospermes en lien avec le milieu (SV-B-2) Développement de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur des Angiospermes (SV-B-3) Organisation fonctionnelle d'une feuille d'Angiosperme (SV-C-1) Interaction entre un organisme pluricellulaire eucaryote et un microorganisme (SV-C-1) Approvisionnement en matière organique des organismes autotrophes (SV-E-1) Devenir de la matière organique (SV-E-2) Brassages génétiques et diversification des génomes (SV-F-4) Reproduction sexuée des Embryophytes (SV-G-1) Relations interspécifiques dans un écosystème (SV-J-2-2) Utilisation de l'arbre phylogénétique des Eucaryotes (SV-K-2-2) Différentes formes d'azote et cycle de l'azote (BG-A-2) Les sols (BG-B) Activités de terrain	

Introduction

Les **Angiospermes** désignent un **groupe taxonomique rassemblant les organismes végétaux présentant des fleurs et dont les graines sont enfermées dans un fruit** (env. **250 000 espèces connues**). Ce sont des **organismes** très majoritairement **aériens**, ce qui implique que leurs **fonctions** se déroulent dans cet **environnement**, avec ses **atouts** et surtout ses **contraintes** (ex. faible disponibilité en eau, fortes fluctuations journalières / saisonnières...).

En comparaison aux **organismes mobiles** (*qui peuvent se déplacer*) voire **motiles** (*qui peuvent se déplacer par eux-mêmes* ; ex. nombreux **Métazoaires**), les **Angiospermes**, comme d'autres **taxons**, présentent un état de **vie fixée**, c'est-à-dire que **ces organismes sont ancrés en un point précis dans le milieu de vie où ils réalisent l'essentiel de leur développement et de leurs fonctions**.

Par ailleurs, il s'agit d'**organismes capables de produire leur propre matière organique à partir de matière minérale et d'énergie lumineuse** (ils réalisent la **photosynthèse**) : on dit qu'ils sont **autotrophes**. Cela suppose des **dispositif** favorisant la **captation d'énergie lumineuse** mais aussi le **prélèvement de manière minérale** dans l'**environnement** et son **acheminement** dans l'**organisme**.

Le programme invite à traiter les **Angiospermes** au travers de l'exemple des **Fabacées** (aussi appelée **Papilionacées** ou **Légumineuses** – voir **encadré A**) : ce sont des **Angiospermes Eudicotylédones souvent (mais pas toujours) herbacées, à corolle papilionacée, dont le fruit est une gousse et aux utilisations alimentaires – tant pour l'homme que pour le bétail – variées (un peu moins de 20 000 espèces)**.
On rappelle que les mots « Angiosperme » ou « Fabacée », comme tout mot désignant une plante (non fongique), s'emploient traditionnellement au féminin.

Comment les Fabacées réalisent-elles leurs fonctions et interagissent-elles avec leur milieu, dans un environnement aérien fluctuant et en demeurant fixées ?

Encadré A Fabacées, Papilionacées ou Légumineuses ? ... C'est pareil !

➤ La **nomenclature des 'plantes'** est régie par un **code international de nomenclature botanique** qui s'appelle, pour sa dernière édition (2017) (TURLAND & WIERSEMA, 2017, 2018), **Code international de nomenclature pour les algues, plantes et champignons**.

➤ Vous lirez peut-être dans **certains cours** que de **supposément « anciens » noms de familles botaniques** devraient être abandonnés... En réalité, **les « anciennes » dénominations usuelles de certaines familles botaniques** ne sont pas **périmées / obsolètes / à proscrire**, même si cette **idée erronée** s'est étonnamment **répandue** dans **l'enseignement secondaire** et en partie **l'enseignement supérieur français**... Peut-être parce que les **véritables systématiciens professionnels** sont hélas **devenus très rares** dans les **Universités** ?

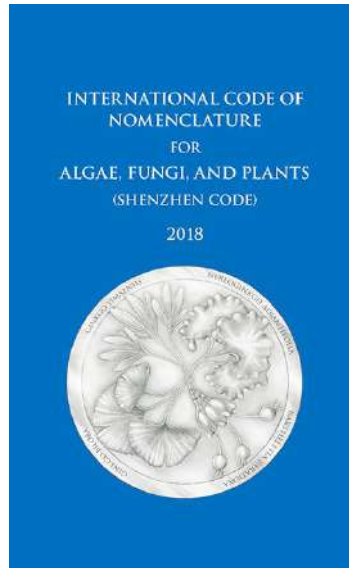
➤ Les **dénominations traditionnelles de long usage** (Graminées, Ombellifères, Légumineuses, Crucifères, Labiées...) demeurent **parfaitement employables** et sont même les **noms prioritaires**, les **termes normalisés** (Poacées, Apiacées, Fabacées, Brassicacées, Lamiacées...) étant très clairement présentés comme des « **noms alternatifs** » par le **Code international**, seule autorité en matière de nomenclature botanique (**article 18**, alinéas **18.5** et **18.6** ; voir https://www.iapt-taxon.org/nomen/pages/main/art_18.html).

➤ **FIGURE a. Première de couverture de la dernière édition du Code botanique.**
D'après TURLAND & WIERSEMA (2018).

➤ Parfois, il existe une **petite nuance** dans **certains systèmes classificatoires** entre **Fabacées [Fabaceae] = Papilionacées [Papilionaceae]** vs. **Légumineuses [Leguminosae]**, ce dernier groupe étant alors considéré comme **plus large** (incluant d'autres petites familles) par **certains auteurs**. Dans ce cas, le code stipule très clairement que « *lorsque les Papilionaceae sont considérées comme une famille distincte du reste des Leguminosae, le nom Papilionaceae est conservé contre les Leguminosae* » de manière à **maintenir la nuance** (**article 18.5**). Mais dans les **classifications récentes** (APG II, III, IV – *Angiosperm Phylogeny Group*), ces trois termes sont **absolument équivalents** !

Un petit usage botanique : la conservation des italiques pour les taxons supragénériques

Alors que les **zoologistes** réservent, depuis **plusieurs décennies**, les **caractères italiques** aux rangs de **taxons génériques** ou **inférieurs** (ex. genre *Apis*, espèce *Apis mellifera* – mais famille des Apidae, ordre des Hymenoptera), les **botanistes** gardent souvent encore la **vieille habitude** de mettre tous les **noms scientifiques**, quels que soit leur **rang**, en **italiques** (ex. genre *Trifolium*, espèce *Trifolium pratense*, famille des *Fabaceae*, ordre des *Fabales*...).



Fabacées = Légumineuses

Caractérisation

Famille très importante de plantes herbacées et ligneuses. Elle se compose de trois sous-familles, Mimosoïdées, Césalpinioïdées, Papilionoïdées, dont les deux premières sont exotiques. Nous étudierons la troisième, dont la fleur zygomorphe, tout à fait spéciale, est bien reconnaissable. Corolle à 5 pétales dont l'un, large et dressé au sommet, est l'étendard ; 2 latéraux étroits sont les ailes, enfin les 2 inférieurs partiellement soudés entre eux forment la carène. L'ensemble évoque un papillon, d'où le nom ancien de Papilionacées donné à la famille), 9 ou 10 étamines soudées par les filets, 1 seul carpelle dominant une gousse (ou légume, d'où le second nom de la famille).

Classification

Les Fabacées étaient autrefois classées dans les Dicotylédones Dialypétales, ordre des Rosales, avec les Rosacées, Saxifragacées et Grossulariacées. Actuellement, elles forment un ordre à elles seules, les **FABALES**, les Rosacées restant dans les **ROSALES**.

ÉTUDE DU GENRE TYPE Fève *Faba*

Analyse florale

Fleur : zygomorphe, hermaphrodite complète.
Calice : 5 sépales soudés.
Corolle : papilionacée à pétales caractéristiques.
1 pét. post dressé = étendard, 2 pétales latéraux = ailes, 2 pétales antérieurs soudés à la partie supérieure = carène.
Androcée : 9 ou 10 étamines soudées par les filets.
Gynécée : 11 seul carpelle à nombreux ovules campylotropes.
Fruit : gousse (= légume) déhiscente par 2 fentes.

Formule florale/Diagramme

♂ (5) S₁-2+(2)P₁ (10)E₁ IC₁ → gousse



À FIGURE 1. **Les Fabacées : une vue d'ensemble (1/3).** D'après THOMAS et al. (2016).

PARTICULARITÉS

Morphologie

Un certain nombre de genres possèdent des vrilles : Pois (Pisum), Vesce (Vicia), Gesse (Lathyrus). Chez *Lathyrus aphaca*, les folioles sont réduites à une vrille. La fonction photosynthétique est alors assurée par les stipules très larges.

Classification : Fabacées, Légumineuses ou Papilionacées ?

Les deux premiers termes sont synonymes. Le troisième est le nom d'une des 3 sous-familles de Fabacées : Mimosoïdées (2500 espèces), Césalpinioidées (2700 espèces), Papilionoïdées (12600 espèces). Seules les Papilionoïdées ou Papilionacées sont indigènes en France.

Mimosoïdées

Les plantes de cette sous-famille sont toutes exotiques. On trouve en France les Mimosas du Midi qui appartiennent au genre *Acacia*, avec plusieurs espèces provenant essentiellement d'Australie. La Sensitive (*Mimosa pudica*) est une plante du Brésil dont les folioles se replient au moindre toucher.



Mimosa des feuilles et Sensitive

Césalpinioidées

Les plantes de cette sous-famille sont également exotiques. En voici trois exemples.

L'Arbre de Judée (*Cercis siliquastrum*) est largement planté. Le Fève (*Gladiolus triacanthos*), originaire du

Canada, est planté et cultivé en haies dans le Midi. Le Caroubier (*Ceratonia siliqua*), originaire des régions méditerranéennes, est très thermophile. C'est un représentant de foliole-lenticule, formation présente en France sur le littoral et les îles d'Irlande, où il y est naturalisé.



Arbre de Judée, Fève et Caroubier

Biologie

Il suffit de déraciner un pied de Fabacées (par exemple, un Trèfle) pour voir des nodosités. Ces nodosités sont de petits nodules rosâtres (couleur due à la présence d'une hémoglobine particulière), font de 1 à 10 mm et sont situées à la surface des racines. 90 % des espèces de Fabacées sont nodulées !

Les nodosités renferment des bactéries symbiotiques de la famille des *Rhizobium* capables de fixer le diazote de l'air et de le réduire en ammonium. Cette particularité, qui assure l'autotrophie des Fabacées, a été découverte au XIX^e siècle par le Français L-B. Boussingault. Le végétal offre à la bactérie un abri et assure sa nutrition carbonée ; en retour, la bactérie apporte de l'azote au végétal sous une forme assimilable.

L'établissement de cette symbiose implique des interactions complexes entre la bactérie et la plante hôte :



Nodosités sur racine de Trèfle (Luzerne) (à gauche) et de pois (à droite). Coupe longitudinale et nodosité (à gauche)



PARTICULARITÉS

Les mouvements des tiges

Un certain nombre de Fabacées sont grimpantes grâce à la possession d'une tige volubile ou / et de vrilles foliaires. L'enroulement des tiges est un mouvement de circumnutation suivi généralement d'un tropisme de contact (= thigmotropisme).

Les masties des feuilles

De nombreuses feuilles de Fabacées (Trèfle, Lupin, Haricot, Robinier...) ont des folioles qui se ferment la nuit (position de sommeil) et s'ouvrent le jour (position de veille). Ces mouvements, appelés nasties, sont déclenchés par les variations de lumière (photonaastes) ou / et de température (thermonasties) entre le jour et la nuit.

Pollinisation et dissémination : des fleurs et gousses « explosives »

Chez le Genêt à balais, le Lotier, la Luzerne... les dactyles et le style sont « bandés » à l'intérieur de la corolle. Lorsqu'un insecte vient butiner la fleur et se pose sur la corolle, il appuie sur les pétales qui libèrent brusquement étamines et pistil, saupoudrant en même temps l'insecte de pollen.

Chez le Genêt, les gousses elles-mêmes éclatent à maturité, avec un claquement sec, en projetant les graines.

Écologie

Les Aloues sont, avec les Bruyères, les éléments principaux des formations végétales atlantiques appelées landes. Le Genêt à balais et le Genêt purgatif forment également des landes, parfois mono spécifiques et fermées, sur des surfaces considérables, en particulier dans le Massif central.

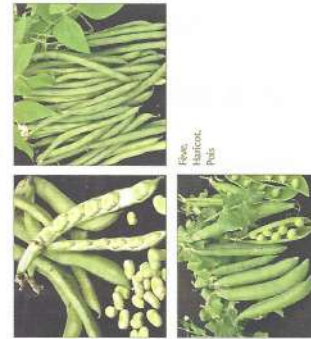
Plantes utiles

Alimentaires

Le Pois, le Haricot, la Fève, la Lentille, le Pois chiche, consommés en frais ou en graines séchées (ils ont alors une teneur en protéines importante), sont des légumes de première importance.

Fourragères

Les Fabacées cultivées pour l'alimentation animale sont dites « légumineuses fourragères ». Ce sont alors les parties vertes des plantes qui sont consommées. On cultive en grand : la Luzerne, les Trèfles (blanc, violet, incarnat...) les Vesces, le Sainfoin...
Protéagineuses
 Le Soja, le Lupin, la Fève, le Pois sont cultivés en grand pour leurs graines riches en protéines (de 25 à 35 %).
 Les animaux d'élevage sont les principaux consommateurs de protéines végétales, loin devant l'homme. Ils en mangent sous forme de protéagineux (Pois, Lupin, Fève, etc.), de fourrages déshydratés (Luzerne) et surtout de tourteaux d'oléagineux (Colza, Tournesol, Soja).
 Les tourteaux sont obtenus à partir des graines, après extraction de l'huile.
 Les protéines végétales sont, avec les céréales (Blé, Maïs, Orge), une des principales matières premières des aliments du bétail achetés par les éleveurs.
 À l'échelle mondiale, la source principale de protéines



Pied d'arachide

La Glycine de Chine (*Warderia sinensis*) est une plante à tronc ligneux et tiges volubiles, avec des fleurs violettes en grappes parfumées.



Lupin cultivé



Glycine de Chine

végétales pour l'alimentation des animaux d'élevage est le Soja. A titre d'exemple, un aliment pour bovins est composé de : Tournesol (10 %), protéagineux (10 %), Luzerne (10 %), Soja (15 %), divers dont céréales (55 %).

Oléagineuses



L'Arachide (*Arachis hypogaea*) est une Fabacée tropicale qui entouille ses graines. On en extrait une huile alimentaire qui vient alimenter la cuisine en France pour la consommation, après les huiles de mouton, après les huiles de colza puis de Tournesol.

Ornementales

Le Lupin, le Pois de senteur (*Lathyrus odoratus*), possèdent de nombreux cultivars, commercialisés par les fleuristes.

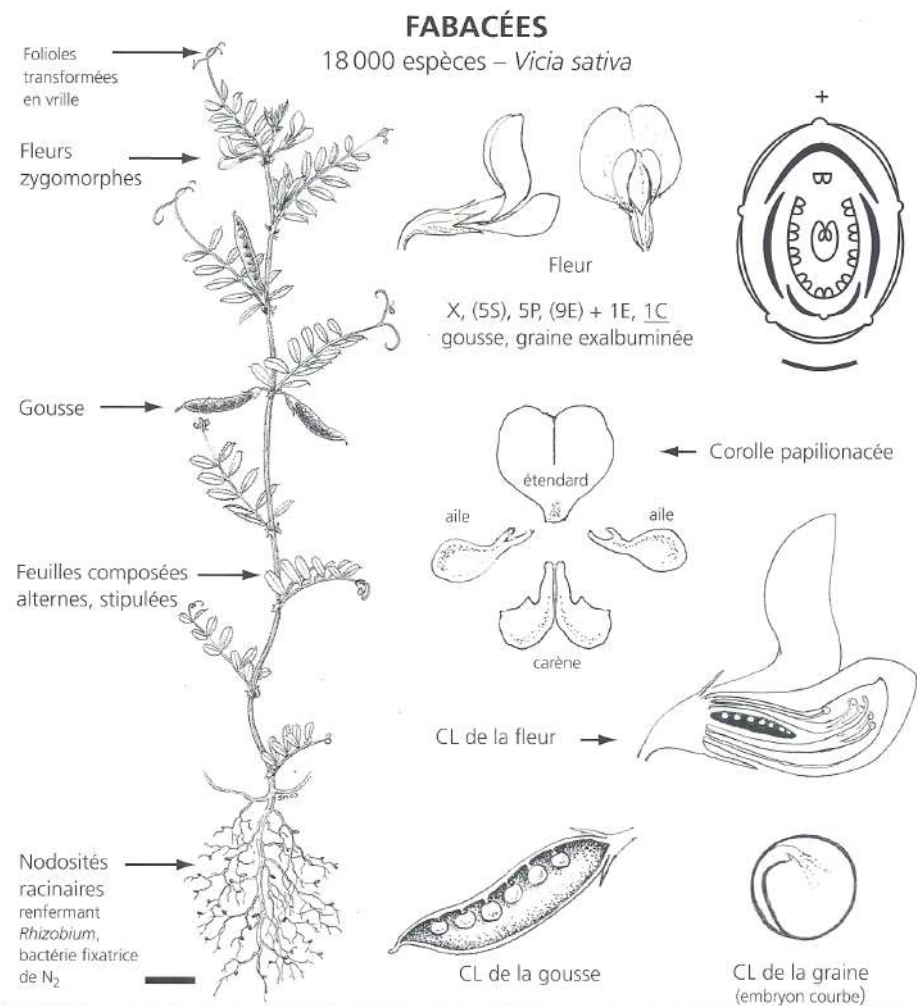
La Glycine de Chine (*Warderia sinensis*) est une plante à tronc ligneux et tiges volubiles, avec des fleurs violettes en grappes parfumées.



Lupin cultivé

▲ FIGURE 1. Les Fabacées : une vue d'ensemble (2/3). D'après THOMAS et al. (2019).

▲ FIGURE 1. Les Fabacées : une vue d'ensemble (3/3). D'après THOMAS et al. (2016).



Diversité : herbacées, arbustes, arbres ou lianes. Feuilles alternes ou opposées. Trois sous-familles : Mimosoideae (mimosa *Acacia*), Cesalpinoioideae (arbre de Judée *Cercis*) et Faboideae (pois *Pisum*). Fleur à 10E soudées par les filets (E monadelphes, cas du genêt *Cytisus*) ou 9E soudées + 1E libre (E diadelphes, cas de la vesce *Vicia*). Cosmopolite.

Biologie : entomogamie. Fleurs cléistogames et gousse souterraine chez l'arachide (*Arachis hypogaea*). Parfois myrmécochorie des graines (genêt). Autotrophie pour N_2 par symbiose avec *Rhizobium*.

Utilisation : alimentaire (pois, lentille, soja, haricot). Fourrage (trèfle, luzerne, vesce). Engrais vert à rôle d'amendement azoté du sol (trèfle, luzerne). Ornementale (mimosa *Acacia*, cytise *Laburnum*).

➤ **FIGURE 2. Les Fabacées : une autre vue d'ensemble.** D'après MEYER et al. (2019).



Ulex europaeus, l'ajonc d'Europe. Sclérophyte. Arbrisseau épineux des landes acides des régions atlantiques et du centre.

Ulex europaeus. Détail de fleurs et de gousses.

Laburnum anagyroides, le cytise. Arbre naturalisé, fréquent en lisière de chênaie pubescente. Très toxique. Détail de gousses.



Trifolium pratense, le trèfle des prés. Prairies grasses, chemins.

Pisum sativum, le pois cultivé. Ornemental et fourrage. Cultivé dans les jardins. Friches.



Ononis fruticosa, l'ononis ligneux. Pionnier calcicole. Arbrisseau des montagnes alpines.

Ononis rotundifolia, l'ononis à feuilles rondes. Détail des gousses. Rocailles et bois de montagne.

Medicago sativa, la luzerne cultivée. Plante fourragère, bords des chemins, friches. Gousses typiques, enroulées.

I. Un organisme vivant dont l'organisation permet la vie fixée en milieu aérien

Capacités exigibles

- ✓ **Identifier** les principaux caractères morphologiques et anatomiques pour positionner une Fabacée au sein d'une classification phylogénétique d'Embryophytes.
- ✓ À partir d'observations en classe et sur le terrain, **distinguer** les différents organes de l'appareil végétatif et l'appareil reproducteur d'une Angiosperme.
- ✓ **Mettre en relation** l'organisation structurale et fonctionnelle des différents appareils et l'adaptation de l'organisme au milieu aérien.

A. Un être vivant (= organisme vivant) réalisant des grandes familles de fonctions

1. Une tentative de la notion d'être vivant

- Rappelons la définition d'**être vivant** que nous avons construite dans le **chapitre 0** : il s'agit d'une **entité matérielle dont l'unité de base est la cellule, capable d'échanger de la matière et de l'énergie avec son environnement (= système thermodynamique ouvert) et de se reproduire seul ou avec un partenaire, transmettant une information héréditaire (codée par de l'ADN) à sa descendance.**

2. La cellule (ici eucaryote) comme unité fondamentale

- La **cellule** est la **plus petite unité de structure et de fonctionnement d'un être vivant** (revoir le chapitre 1 sur la cellule eucaryote).
- Chez la **Fabacée**, on trouve des **cellules eucaryotes**, c'est-à-dire des **cellules compartimentées dont l'ADN est enfermé dans un noyau et dont les compartiments présentent une spécialisation fonctionnelle**. On trouve aussi un peu de matériel génétique dans certains autres compartiments (mitochondries, plastes).

3. Des niveaux d'organisation

- On peut étudier les êtres vivants à différentes **échelles** hiérarchiques et imbriquées.

a. Les niveaux de base

- Si l'on prend le cas typique d'un **organisme pluricellulaire**, on peut ainsi étudier les niveaux suivants :
 - **Atome** : **très petite unité qui compose tout matériau constituée de protons, de neutrons et d'électrons**. Ordre de grandeur : 10^{-10} m (= 0,1 nm = 1 ångström = 1 Å)
 - **Molécule** : **ensemble d'atomes liés entre eux par des liaisons covalentes**. Ordre de grandeur : 10^{-9} m (1 nm).
 - **Compartiment cellulaire** : **portion de liquide située dans une cellule et séparée du reste de la cellule par une membrane. Un ou plusieurs compartiments** peuvent former un **petit organe cellulaire spécialisé dans une**

fonction qu'on appelle **organe**. Ordre de grandeur : 10^{-6} m (1-5 μ m ; jusqu'à 10 μ m voire plus pour un **plaste** !).

- **Cellule** : **unité structurale et fonctionnelle de base d'un être vivant, comprenant une information génétique, un cytoplasme et une membrane.**

Taille moyenne d'une cellule végétale typique : **100 μ m**

- **Tissu** : **ensemble de cellules de même type, présentant la même structure générale et la même fonction**. Exemple : parenchyme.
- **Organe** : **assemblage organisé de plusieurs tissus dans un ensemble fonctionnel qui assure une ou des fonctions précises au sein de l'organisme**. Exemples : fleur, tige, feuille, racine...
- **Système** ou **Appareil** : **ensemble d'organes coopérant dans la réalisation d'une grande fonction dans l'organisme OU chez les végétaux, ensemble d'organes correspondant à une zone particulière de la plante**. Exemple : appareil reproducteur, appareil végétatif, appareil aérien...
- **Organisme** ou **individu** : **ensemble autonome de cellules qui croît, entretient des relations avec son environnement, se reproduit seul ou avec un semblable, échange de la matière et de l'énergie avec son environnement, maintient un fonctionnement et une organisation stables à courte échelle de temps, et meurt.**

b. Les niveaux écologiques

- L'**écologie** est la **science qui étudie les relations des organismes vivants entre eux et avec leur milieu de vie** (du gr. *oikos*, maison, habitat).

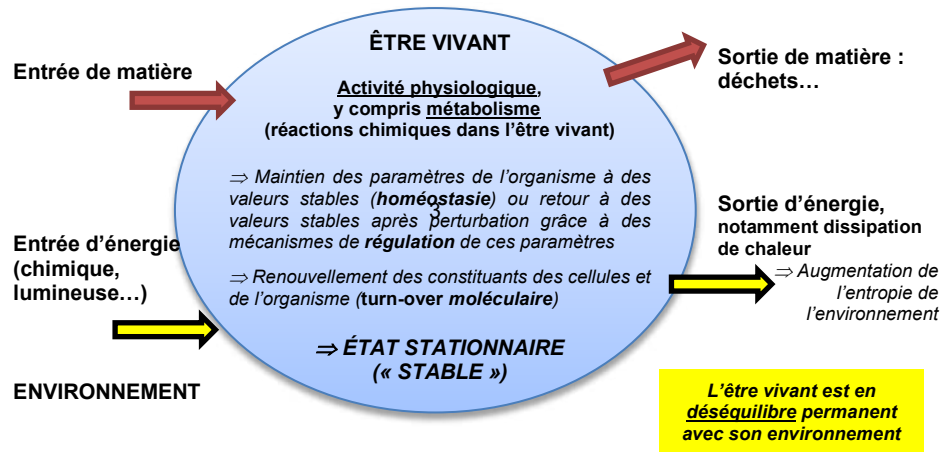
Il ne faut pas confondre « écologie » et « écolisme » (même si le premier mot est très souvent employé, surtout de nos jours, dans le sens du second) : l'écologie est une science, l'écolisme est un courant (politique, philosophique, éthique...) militant.

- On peut donc étudier les organismes vivants ou leurs interactions à des échelles supérieures à celle de l'organisme. Les **niveaux écologiques** les plus classiques sont les suivants :
 - **Individu**.
 - **Population** : **ensemble des individus d'une même espèce qui vivent dans un lieu donné**. Exemple : tous les Trèfles des prés d'une prairie.
 - **Peuplement, guild, cohorte** : **ensemble des individus d'un même groupe taxonomique qui vivent dans un lieu donné**. Exemple : toutes les Fabacées d'une prairie.
 - **Biocénose** ou **communauté** : **ensemble de toutes les populations qui vivent dans un lieu donné**. Exemple : tous les êtres vivants d'une prairie.
 - **Écosystème** : **ensemble fonctionnel comprenant les êtres vivants qui vivent dans un lieu donné (biocénose) et le milieu physico-chimique dans lequel ils vivent (biotope), ainsi que toutes les interactions existant entre ces entités**. Exemple : une prairie.
 - **Paysage** : **ensemble d'écosystèmes plus ou moins différents mais interconnectés où l'homme exerce une influence variable (de nulle à très forte)**. Ex. l'est de Rennes.
 - **Biome** : **ensembles de paysages en lien avec un climat particulier, notamment caractérisés par leur type de végétation prédominant** Exemples : toundra, forêt caducifoliée, désert... Les biomes peuvent être regroupés en **zones biogéographiques** ou **écozones**.
 - **Biosphère** : **ensemble de tous les êtres vivants de la planète, et de tous les milieux qu'ils habitent.**

4. Un système thermodynamique ouvert, c'est-à-dire qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement

a. Activité, variabilité et stabilité des systèmes biologiques

- Les êtres vivants sont des **entités autonomes** capables de **capter et d'influencer leur environnement** (minéral ou vivant : congénères, individus d'autres espèces...), d'**échanger** avec lui de la **matière** et de l'**énergie** et de **se reproduire** en produisant des **individus semblables** (figure 3).



▲ FIGURE 3. Les êtres vivants, des systèmes thermodynamiques ouverts (= qui échangent de la matière et de l'énergie avec leur environnement). Voir le texte.

Notons que l'énergie dont il est question peut parfois être sous forme d'**énergie chimique** contenue dans la **matière** : l'entrée et la sortie de matière et d'énergie sont alors confondues. Les **quantités de matière et d'énergie** dans un organisme sont **globalement stables** à court et moyen terme (on exclut ici les phénomènes de croissance), de même que l'**organisation de l'être vivant**... alors que cette matière est sans cesse **transformée** et que le maintien de cette organisation et les activités physiologiques demandent une **grande quantité d'énergie**. Cela suppose l'**acquisition régulière de matière et d'énergie de l'environnement**, leur **transformation** (notamment via les **réactions métaboliques**) et l'expulsion de **déchets**. Le maintien de « l'ordre » dans l'organisme et son fonctionnement imposent une dissipation d'énergie sous forme principalement de **chaleur**, laquelle augmente le « désordre » (entropie) de l'environnement.

- Toutes ces **activités** supposent :
 - Le **maintien des caractéristiques physico-chimiques des cellules et des organismes** (par exemple : concentrations en éléments divers d'un compartiment, température interne, quantité d'eau dans l'organisme...) à des **valeurs stables** compatibles avec un fonctionnement efficace de la cellule ou de l'organisme. On désigne le **maintien à des valeurs stables des paramètres physiologiques de l'organisme ou d'une cellule** par le terme **homéostasie** (du gr. *homoiós*, même, et *stasís*, stabilité). Cela suppose une **régulation** des paramètres en question.
 - La **modification** possible de ces paramètres face à une situation d'**urgence**, une situation **atypique** ou des **variations cycliques** du fonctionnement interne ou de l'environnement, autorisant des **fluctuations de l'activité biologique**. Certaines

substances peuvent être provisoirement **stockées** puis **mobilisées** ultérieurement.

- La **permanence d'un ordre structural** : les structures biologiques sont hautement **ordonnées et organisées**, ce qui semble s'opposer au second principe de la thermodynamique (**principe d'entropie** ou **principe de CARNOT**) qui stipule que **l'entropie (en simplifié : le désordre) de l'univers ne peut qu'augmenter ou rester stable**. En réalité, **les systèmes biologiques évoluent loin de l'équilibre thermodynamique et maintiennent une organisation apparemment stable (état stationnaire)** au prix d'une **dépense importante d'énergie** qui augmente considérablement l'**entropie de l'environnement** tout en maintenant ainsi leur **faible entropie** : ce sont donc des **systèmes dissipatifs**, c'est-à-dire **dissipant de l'énergie vers l'extérieur**. Ils ne sont **nullement en équilibre** avec leur environnement. On dit qu'ils sont dans un **état stationnaire de non-équilibre**. **L'entretien des déséquilibres est nécessaire à la vie** : la cessation des activités physiologiques (la **mort**) consiste justement en une **mise à l'équilibre d'un organisme avec son environnement** et/ou entre ses compartiments.
- Les êtres vivants et les cellules sont donc des **systèmes thermodynamiques** à la fois **ouverts** – qui **échangent de la matière et de l'énergie avec l'environnement** – et apparemment **stables**, perdurant à un **haut degré d'organisation** (figure 3).
- Cette dualité est possible moyennant une **dépense d'énergie** assurant le **renouvellement régulier des constituants (turn-over moléculaire)** et leur **auto-organisation** qui s'accompagne d'une nécessaire **dissipation d'énergie et de matière** dans leur environnement.

b. Le métabolisme

- Le **métabolisme** est **l'ensemble des réactions chimiques qui se déroulent dans un être vivant (ou dans une cellule)**, lui permettant d'assurer l'ensemble de ses fonctions. On note de nombreux **points communs** dans cette activité métabolique entre les organismes :
 - L'intervention de **protéines catalytiques** nommées **enzymes** qui **accélèrent** la grande majorité des **réactions chimiques** et les rendent **possibles** mais aussi **contrôlables** dans les conditions biologiques.
 - L'intervention de **ribosomes** (structures présentant une **activité catalytique**) dans la **synthèse de protéines**.
 - L'emploi de **dispositifs hautement conservés** dans le monde vivant permettent la **libération d'énergie utilisable par les cellules** (notamment utilisation d'**ATP**, de **coenzymes d'oxydoréduction** et de **gradients électrochimiques**).

5. L'unité physiologique : les grandes fonctions du vivant

- On appelle **physiologie** (du gr. *phusis*, nature, racine utilisée pour désigner le fonctionnement) **l'étude du fonctionnement des organismes vivants**. Les êtres vivants sont capables de **capter et d'influencer leur environnement**, d'**échanger** avec lui de la **matière** et de l'**énergie** et de **se reproduire** en produisant des **individus semblables**.
- L'activité biologique peut ainsi être résumée autour de trois **grandes familles de fonctions** : les **fonctions de relation**, les **fonctions de nutrition** et les **fonctions de reproduction**. **Tous les organismes réalisent ces trois ensembles de fonctions qui se retrouvent également à l'échelle de la cellule (encadré B).**

L'ensemble du programme illustre ces différentes fonctions.

a. Les fonctions de relation

- Les **fonctions de relation** désignent *l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme d'interagir avec son environnement* :
 - Plus précisément, ces fonctions sont celles qui permettent à l'organisme **de percevoir cet environnement, de s'y déplacer ou de s'y ancrer, et de s'adapter à ses fluctuations, contraintes ou agressions (fonctions de relation au sens strict)**.
 - Les fonctions de relation au sens large incluent en outre également **les fonctions permettant la coordination des activités physiologiques et la communication entre les différentes parties de l'organisme (fonctions d'intégration)**.

b. Les fonctions de nutrition

- Les **fonctions de nutrition au sens large** désignent *l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme de réaliser ses échanges de matière et d'énergie avec son environnement*, comprenant aussi bien l'**acquisition** de cette matière ou de cette énergie que l'**évacuation** des **déchets** de l'activité physiologique.

c. Les fonctions de reproduction

- Les **fonctions de reproduction au sens large** désignent *l'ensemble des fonctions permettant à un organisme de générer de nouvelles générations d'individus semblables en leur transmettant son information génétique*. Cela comprend :
 - La **reproduction au sens strict** : *ensemble des processus permettant la production de nouveaux individus, à partir d'un parent unique (reproduction asexuée – existante chez les Angiospermes) ou de deux individus parentaux (reproduction sexuée)*. On peut y placer : la **méiose** (*division cellulaire d'une cellule diploïde* aboutissant à la production de cellules haploïdes**), la **gamétogénèse** (*production de gamètes*), le **rapprochement** des gamètes, la **fécondation** (*réunion de deux gamètes qui forment alors un zygote*), les aspects **physiologiques** et de **régulation** associés à ces processus, les **aspects comportementaux**...

* Rappel :

Haploïdie : état d'un organisme ou d'une cellule dont les chromosomes sont présents en simple exemplaire. Cas typique des gamètes chez nombre d'espèces.

Diploïdie : état d'un organisme ou d'une cellule dont les chromosomes sont présents en double exemplaire. Cas de la plupart des cellules dans les organismes étudiés cette année.

- Le **cycle de vie** (= **cycle biologique** = **cycle biotique** = **cycle biontique** = **cycle vital** = **cycle de développement** = **cycle de reproduction**...) est *l'ensemble chronologique et cyclique des étapes de la vie d'une espèce impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation*.
- Le **développement** ou **ontogénèse** (du gr. *ontos*, être, et *genesis*, création, naissance), c'est-à-dire *l'édification et la construction d'un organisme capable de se reproduire* : développement embryonnaire, développement post-embryonnaire, croissance, différenciation...
- On peut y ajouter les **processus plus ou moins programmés de baisse progressive des fonctions physiologiques de l'organisme** qu'on appelle **vieillesse** ou **sénescence**.

Encadré B Les grandes fonctions physiologiques à l'échelle de la cellule

Les **fonctions de relation**, de **nutrition** et de **reproduction** se retrouvent à l'échelle d'une seule cellule, ce qui fait bien de cette entité **l'unité à la fois structurale et fonctionnelle de base des êtres vivants**. Rappelons d'ailleurs qu'un être vivant peut être constitué d'une seule cellule.

Fonctions de relation = *fonctions de relation de la cellule avec son environnement (le milieu extracellulaire)*

Structure et soutien, interactions (mécaniques, chimiques...) avec d'autres cellules, les matrices, les liquides circulants ou interstitiels, locomotion, mise en mouvement (ou fixation), maintien de l'intégrité cellulaire, communications intercellulaires...

Fonctions de nutrition = *échanges de matière et d'énergie entre la cellule et le milieu extracellulaire*

Échanges de matières (transports transmembranaires, trafic vésiculaire), échanges d'énergie, métabolisme (catabolisme, anabolisme), expression génétique...

Fonctions de reproduction = *production de nouvelles cellules avec transmission de l'information génétique et acquisition possible de particularités structurales et fonctionnelles*

Cycle cellulaire, réplication, division cellulaire, croissance cellulaire, différenciation, sénescence...

B. Un organisme que l'on peut placer dans la classification

- Comme tout **organisme vivant**, une **Fabacée** peut être placée dans la **classification biologique** (au sens de la **classification des organismes vivants**).

1. Un organisme pluricellulaire autotrophe : discussion de la notion de « plante » et de « végétal » (et de « champignon », en passant)

- On peut tout à fait **légitimement** dire d'une **Fabacée** que c'est une **plante** ou un **organisme végétal**, même si ces termes recouvrent en fait des **réalités difficiles à définir** de manière parfaitement rigoureuse et consensuelle. En 1969, le botaniste américain **Robert H. WHITTAKER** (1920-1980) avait tenté de formaliser ces catégories dans une **classification « évolutionniste » (gradiste)** aujourd'hui **obsolète (encadré C)**.

a. Notion de « végétal »

- La définition de ce qu'on entend par **organisme végétal** a varié selon les époques et les auteurs. On peut reconstituer trois tendances :
 - 1. Traditionnellement**, à la suite notamment de LINNÉ, ce qui existait était divisé en 3 règnes : animal, végétal, minéral. **Était végétal tout ce qui était vivant mais n'était pas animal**.
 - 2.** Une autre définition, plus récente et souvent encore en usage, exclut les 'procaryotes' : **les végétaux rassemblent alors les algues (uni- et pluricellulaires), les 'plantes' terrestres et les 'champignons'**.

Certains auteurs continuent d'inclure les **Cyanobactéries** ou **« Algues bleues »**. C'est d'ailleurs toujours le **Code de nomenclature botanique** qui régit leur systématique.

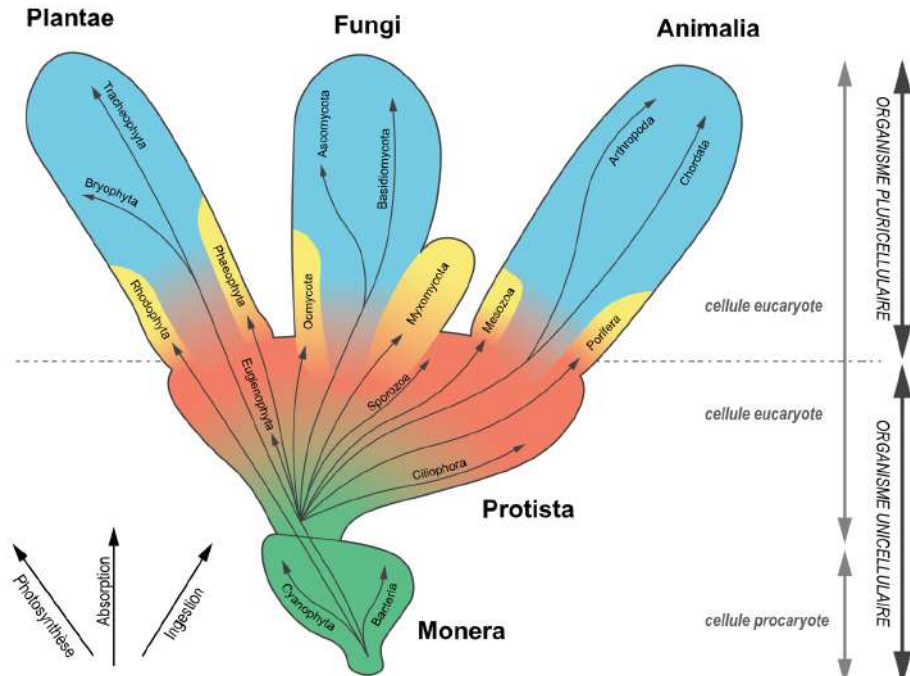
- 3.** Enfin, une dernière définition correspond à **tous les organismes photosynthétiques eucaryotes (= 'plantes') : 'algues' uni- et pluricellulaires, 'plantes' terrestres**.

Encadré C L'ancienne classification en cinq règnes de WHITTAKER

- En 1969, le **botaniste** et **écologue américain** WHITTAKER propose une **classification à 5 règnes**, fondée sur :
- Des « **paliers** » dans le **niveau d'organisation** : **procaryote** // **eucaryote unicellulaire** // **eucaryote pluricellulaire**, alors même qu'on sait aujourd'hui que des **formes de pluricellularité procaryote** existent, que la **pluricellularité** est une **convergence multiple** au sein des **Eucaryotes** et qu'elle a été **secondairement perdue** à plusieurs reprises [**réversion évolutive**]...
 - Trois « **tendances** » évolutives (**concept obsolète !**) **physio-métaboliques** en lien avec le mode de **nutrition carbonée** : **photosynthèse** (autotrophe au C) // **absorption** (hétérotrophe au C) // **ingestion** (hétérotrophe au C).
- Les **5 règnes** reconnus étaient alors (**figure a**) :
- « **Bactéries** » = « **Monères** » [**Monera**] = **procaryotes** [**paraphylétique**]
 - « **Protistes** » = **eucaryotes unicellulaires** (**de type algues unicellulaires, champignons unicellulaires, protozoaires**) [**paraphylétique**]
 - Animaux** = **Métazoaires** [**Animalia** = **Metazoa**] = **eucaryotes pluricellulaires hétérotrophes s'alimentant par ingestion** [**monophylétique**]
 - « **Champignons** » = « **Mycètes** » [**Fungi** = **Mycota**] **eucaryotes pluricellulaires hétérotrophes s'alimentant par absorption** [**polyphylétique**]
 - « **Plantes** » [**Plantae**] = **eucaryotes pluricellulaires autotrophes (de type photosynthétique)** [**polyphylétique**]



Robert H. WHITTAKER (1920-1980) en 1975 [Wikipédia]



➤ **FIGURE a. Classification de WHITTAKER (1969).** D'après Wikipédia (consultation octobre 2021).

b. Notion de « plante »

- Le terme « **plante** » recouvre quant à lui :
 - 1. Soit tous les **organismes photosynthétiques eucaryotes** ('algues' uni- et pluricellulaires, plantes terrestres).
 - 2. Soit tous les **organismes photosynthétiques eucaryotes pluricellulaires** ('algues' pluricellulaires et 'plantes' terrestres). [Vision de WHITTAKER]
- NB Dans ce cas, les '**algues**' unicellulaires étaient placées dans le règne (aujourd'hui obsolète) des '**protistes**'.

c. Notion de « champignon » (= « mycète »)

- Les '**champignons**' (ou '**mycètes**') sont des organismes uni- ou pluricellulaires :
 - 1. **Organismes eucaryotes hétérotrophes s'alimentant par absorption** : Eumycètes, Microsporidies, Oomycètes, Mycétozoaires (Myxomycètes et groupes mineurs)... [Vision de WHITTAKER]
 - 2. **Définition restreinte** : **Champignons** = (***Eu***)**mycètes** (monophylétique).

Le mot « **moisissure** », que j'ai par exemple utilisé dans mon **cours sur la Vache** (chapitre 1), désigne des **mycètes qui se développent en formant un duvet ou des spots sur son substrat**.

2. Un organisme dans la classification phylogénétique actuelle

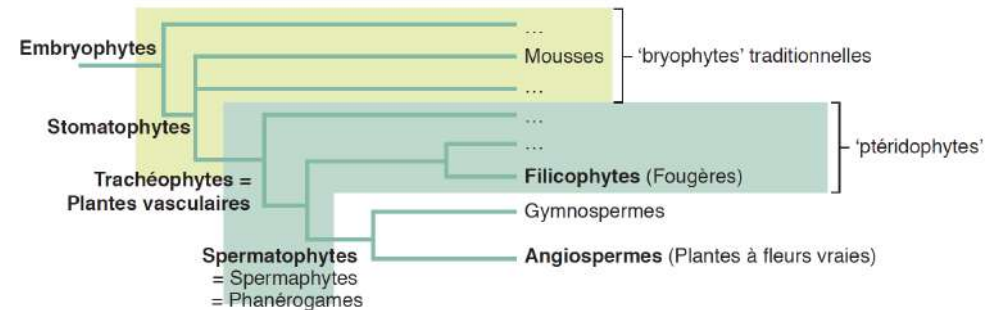
- Plaçons la **Fabacée** dans la **classification phylogénétique**.
Revoir le complément « **Panorama de la diversité du vivant** » puis le **chapitre 18 sur la classification**.

a. Une Angiosperme (embranchement = division au sens botanique)

[Eucaryotes : Archéoplastides : Chlorobiontes : Embryophytes :

Trachéophytes : Spermatophytes]

- Le taxon des **Angiospermes** dont font partie les **Fabacées** a généralement le rang d'**embranchement** que les botanistes appellent souvent une **division**.
- Ce groupe s'inscrit lui-même au sein de la **diversité du monde vivant** (**figure 4-5**) ; il est bon de connaître quelques critères associés (**tableau I** + **figures 6-7**).

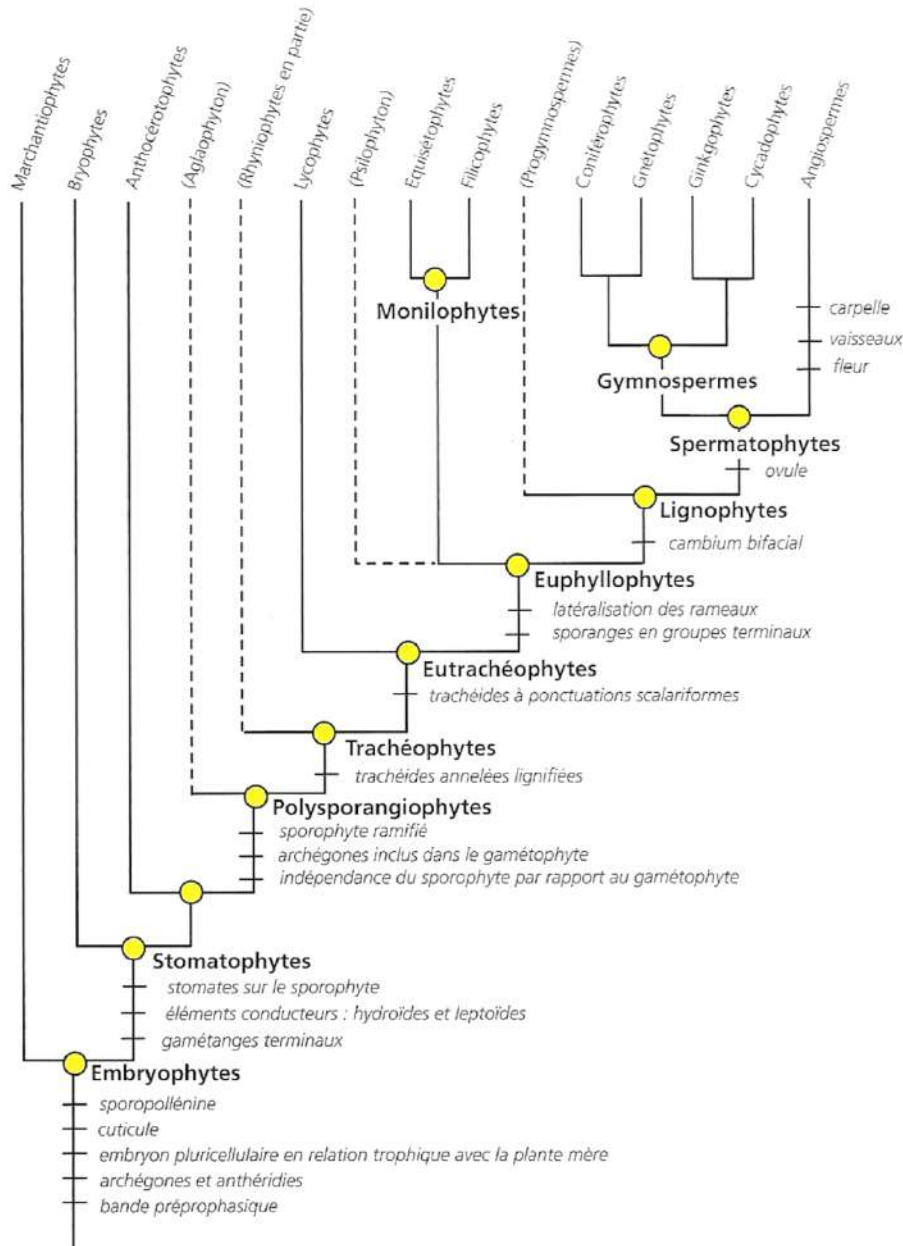


▲ **FIGURE 4. Arbre phylogénétique simplifié des Embryophytes.** D'après SEGARRA *et al.* (2015)

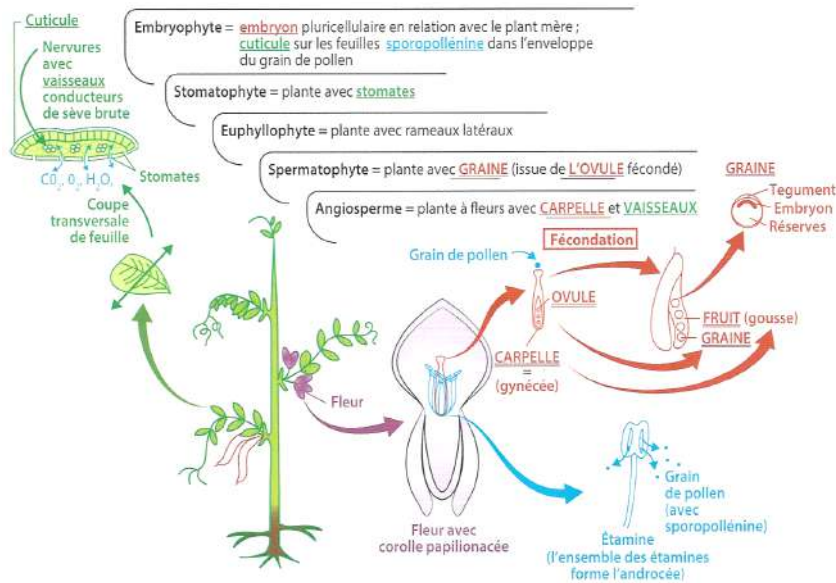


▼ **TABLEAU I. Positionnement systématique des Angiospermes.**

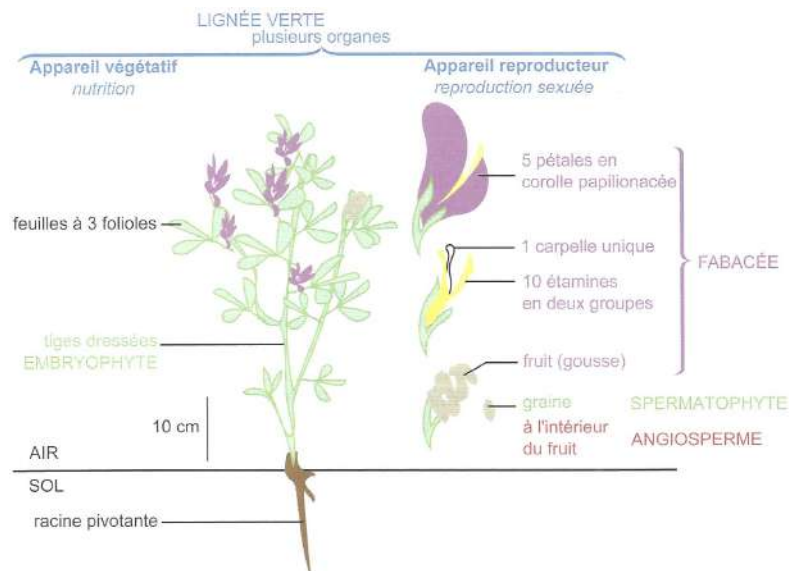
Taxon	Quelques caractères associés
Eucaryotes	- Cellules pourvues d'un noyau Cytosquelette avec des microtubules Flagelle comprenant un axonème - Présence de mitochondries et d'autres organites Condensation des chromosomes lors des divisions cellulaires
Archéoplastides = Lignée verte	Chloroplaste à deux membranes résultant d'une endosymbiose primaire - Présence de chlorophylle a
Chlorobiontes	- Réserves glucidiques sous forme d'amidon - Couleur verte des chloroplastes (pas de phycobilines, xanthophylles en faible quantité)
Embryophytes = Cormophytes = Archégoniates = Plantes terrestres	Embryon pluricellulaire se développant aux dépens de la plante-mère Cuticule protégeant les organes aériens Sporopollénine protégeant certaines structures dispersives (spores, plus tard grains de pollen) Gamétanges (archégonies, anthéridies) produisant les gamètes [<i>secondairement perdues par les Spermatophytes</i>] Cormus : appareil végétatif avec la présence d'organes différenciés de type racine / feuille / tige
Trachéophytes = Plantes vasculaires	Trachéïdes (xylème) + phloème différencié Lignine, bois Vraies feuilles [Euphylllophytes : majorité des Trachéophytes] Archégonies inclus dans le gamétophyte [<i>secondairement perdus chez les Spermatophytes</i>] Indépendance du sporophyte et du gamétophyte [<i>secondairement perdus chez les Spermatophytes</i>]
Spermatophytes = Spermaphytes = Phanérogames = Plantes à graines	Cambium bifacial mettant en place des tissus conducteurs secondaires Ovule dérivant en graine Grain de pollen [souvent : fécondation par siphonogamie] Perte des gamétanges (archégonies, anthéridies) Perte de l'indépendance des générations
Angiospermes (Plantes à fleurs et fruits)	Fleur vraie [convergence avec les Gnétophytes] - Bois hétéroxylé : vrais vaisseaux + fibres Carpelles protégeant l'ovule [« angiosperme »] et donnant un fruit Double fécondation Cellules compagnes dans le phloème - Présence d'une tunica dans le méristème apical caulinaire



▲ **FIGURE 5. Arbre phylogénétique détaillé des Angiospermes.** D'après MEYER *et al.* (2019)

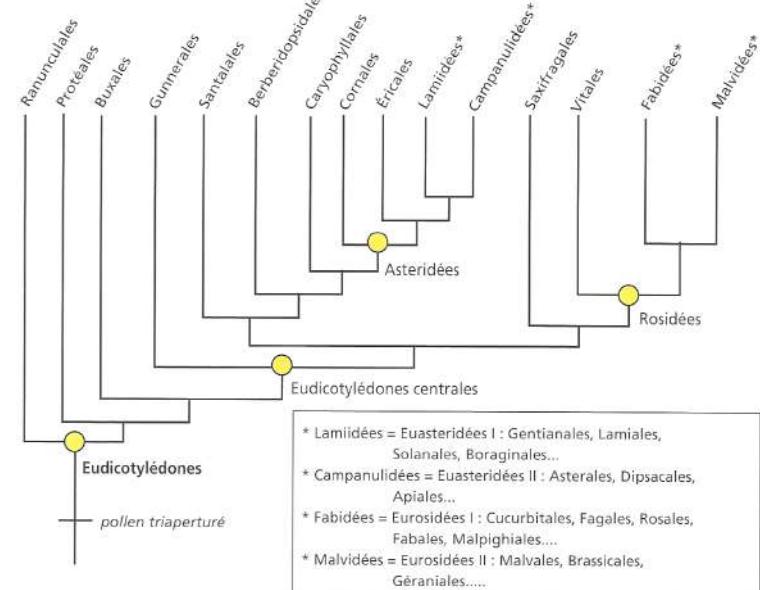
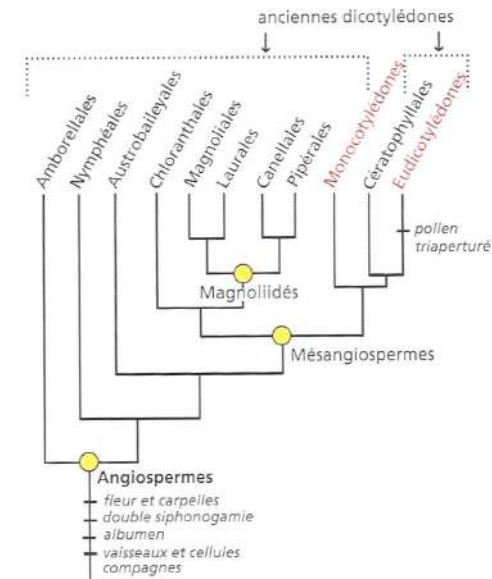


▲ **FIGURE 5. Les Fabacées : des Angiospermes ici remplacées au sein des Embryophytes avec quelques caractères associés.** D'après DAUTEL *et al.* (2021)



▲ **FIGURE 6. Une autre vision de la position systématique des Fabacées.** D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021)

b. Une Eudicotylédone (classe) dans la classification APG



▲ **FIGURE 7. Phylogénie des Angiospermes (APG IV) avec un focus sur les Eudicotylédones.** D'après MEYER *et al.* (2019).

- La **classification des Angiospermes** fait l'objet d'un travail de **consensus** régulier dû à un **conglomérat de botanistes systématiciens cherchant à synthétiser les travaux récents disponibles**, l'**Angiosperm Phylogeny Group**. La première **classification APG** a vu le jour en **1998** et c'est aujourd'hui la **quatrième (APG IV, 2016)** qui **fait autorité** pour l'instant (**figure 7**).
- Traditionnellement**, dans les classifications classiques, les **Angiospermes** étaient classées en **deux classes** : les '**dicotylédones**' et les **Monocotylédones** (**tableau II**).



▼ **TABLEAU II. 'Dicotylédones' et Monocotylédones : quelques éléments.**

Caractère	'dicotylédones'	Monocotylédones
Cotylédons (feuilles primordiales constitutives de la plantule de la graine)	Deux	Un
Nature des feuilles	Feuilles avec un limbe vrai , simple ou composé	Feuilles toujours simples , le limbe étant une évagination et un aplatissement du pétiole
Nervation des feuilles	Nervures ramifiées (quelques exceptions)	Nervures parallèles
Grain de pollen	Triaperturé (trois pores) chez les Eudicotylédones	Monoaperturé (un seul pore)
Formations secondaires	Présentes >> possibilités de port herbacé, buissonnant, arbustif ou arborescent	Absentes >> >> plante presque toujours herbacée
Réseau racinaire	Souvent pivotant	Souvent fasciculé
Validité en systématique phylogénétique	Paraphylétique = grade (non valide)	Monophylétique = clade (valide)

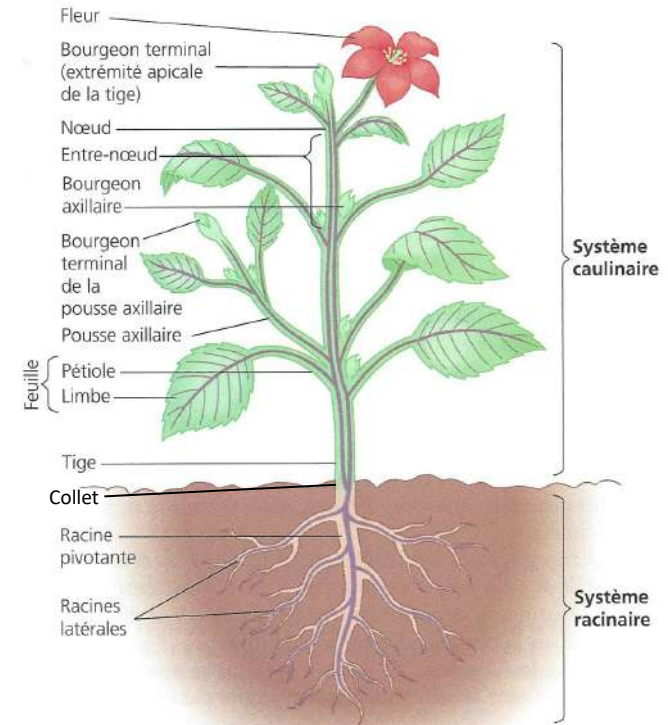
- Si les **secondes** sont bien **monophylétiques** et donc **valides** en systématique phylogénétique, les '**dicotylédones**' sont **paraphylétiques** et donc **invalidées** (**figure 7**). L'**essentiel des 'dicotylédones'** appartient aux **Eudicotylédones** [caractérisées notamment par un **pollen triaperturé**] où l'on trouve justement les **Fabacées** :

Division : **Angiospermes** [Angiospermae]
 Classe : **Eudicotylédones** [Eudicotyledonae]
 Sous-classe : **Rosidées** [Rosidae]
 Ordre : **Fabales** [Fabales]
 Famille : **Fabacées** [Fabaceae]
 = **Papilionacées** [Papilionaceae]
 = **Légumineuses** [Leguminosae]

C. Une organisation en lien avec la vie fixée : morpho-anatomie générale des Angiospermes

Voir notamment le TP SV G (et ses compléments) sur la biologie florale

- Contrairement aux **Métazoaires** où les **systèmes** ou **appareils** (revoir le **chapitre 0** ou encore le **chapitre 1 sur la Vache**) sont relativement bien **définis** par la réalisation d'une **grande fonction dans l'organisme** (appareil circulatoire, appareil digestif...), ces mots désignent des **réalités plus artificielles chez les Angiospermes** : on les emploie plutôt pour désigner des **portions de la plante** (**figure 8**).



▲ **FIGURE 8. Morphologie d'une Angiosperme.** D'après CAMPBELL & REECE (2007)

1. Un organisme ancré dans le substrat par un appareil souterrain assurant aussi le prélèvement de la solution du sol : l'appareil racinaire

a. Notion d'appareil racinaire et de racines

- On appelle **appareil racinaire** l'ensemble des organes (nommés **racines**) qui assurent l'**ancrage** de l'Angiosperme dans son substrat, généralement le sol, et le **prélèvement de la solution hydrominérale** de ce sol.

Notez que l'**appareil souterrain** correspond à l'**ensemble des organes végétaux situés dans le sol**.
S'il correspond généralement à l'**appareil racinaire**, il peut toutefois exister des **organes souterrains relevant de l'appareil caulinaire** (rhizomes, tubercules caulinaires, bulbes...).

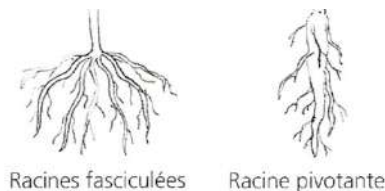
Il existe aussi des **racines aériennes** (**rares**) telles que les **pneumatophores** qui sont des **racines émergeant du sol et du milieu aquatique, caractérisant certaines plantes de milieux marécageux ou très humides** (ex. Palétuviers des mangroves).

On peut aussi citer les **racines adventives** (= **racines qui prennent naissance sur une tige aériennes** comme on en trouve chez **certaines lianes** comme le **Lierre** (assurant l'accrochage de la liane).

Un **organe adventif** est un **organe mis en place par un méristème néoformé, c'est-à-dire un méristème formé par dédifférenciation de tissus différenciés, généralement à un endroit en dehors du processus classique de ramification**.

b. Appareil fasciculé vs. pivotant

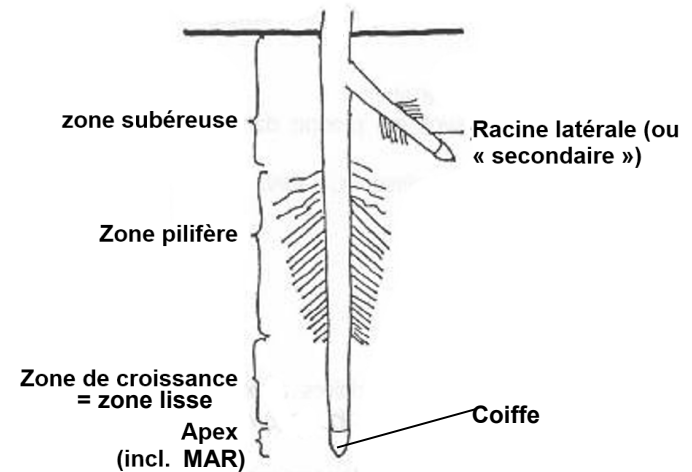
- Le **réseau racinaire** peut être (figure 9) :
 - fasciculé** (**multiples racines fines émergeant au niveau du collet**)
 - ou **pivotant** (**une racine principale [pivot] qui croît verticalement vers le bas sur laquelle s'insèrent des racines latérales**).



▲ FIGURE 9. **Réseau racinaire fasciculé vs. pivotant**. D'après MEYER et al. (2008)

c. La zonation fondamentale de l'appareil racinaire

- Un **appareil racinaire typique**, par exemple de **type pivotant**, comprend fondamentalement (figures 8 et 10) :
 - Une **racine principale** ou **racine pivot** ;
 - Des **racines latérales** (« **secondaires** »), qui prennent **naissance** sur le **pivot** ;
 - La zone de **chaque racine** (voir **chapitre 18** sur le développement) est organisée comme suit [de l'**apex** vers la **base**] :
 - Une **zone apicale** (= **apex**) où l'on trouve le **méristème apical racinaire (MAR)** et où s'effectue la **mérèse** (= **multiplication cellulaire par mitoses**) ; il est protégé par une **coiffe** ;
 - Une **zone subapicale** ou **zone de croissance** (= **zone lisse**) où s'effectue l'**auxèse** (= **allongement cellulaire**) ;
 - Une **zone de différenciation** qui correspond à la **zone** (= **assise**) **pilifère** où se trouvent les **poils absorbants** ;
 - Une **zone subéreuse** où le **rhizoderme se subérifie** (et devient une **assise subéreuse** chez les Eudicotylédones, ou un **subéroïde** chez les Monocotylédones)
 - [La mise en place de **tissus secondaires** est ensuite possible].



▲ FIGURE 10. **Organisation d'une racine**. Dessin O. CHASSAING (BCPST1, Lycée Faidherbe, Lille).

2. Un organisme dont une partie se trouve en dehors du sol et où se déroule notamment la photosynthèse et la reproduction : l'appareil aérien

a. Notions d'appareil aérien et d'appareil caulinaire

- On appelle **appareil aérien** l'**ensemble des organes situés en dehors du sol**. Nous l'avons vu, les **racines aériennes** existent mais sont plutôt rares.
- Il se confond généralement avec l'**appareil caulinaire** (figure 8) rassemblant **la (ou les) tige(s) et l'ensemble des organes qu'elle porte (feuilles, bourgeons, fleurs, fruits)**, même s'il arrive que des **organes caulinaires** soient **souterrains** (cas des **organes de réserve**, notamment).

b. La présence d'organes végétatifs : tige, feuilles et bourgeons

- La **tige** est un **axe dressé généralement vertical (mais horizontal dans ses ramifications, quand elles existent) et le plus souvent cylindrique qui porte les autres organes aériens**.

Certaines plantes sont « **acaules** », c'est-à-dire que **la tige est réduite à un plateau au ras-du-sol portant les feuilles**. C'est le cas des plantes en **touffes** ou en **rosettes**.

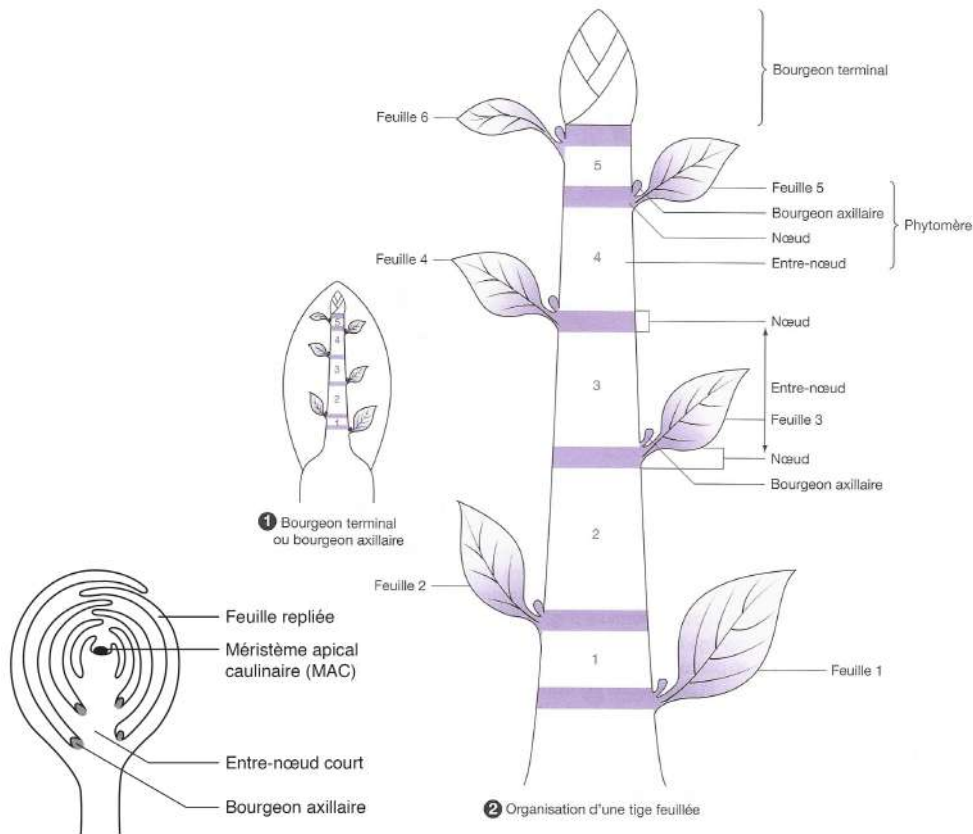
- Comme la racine, la tige peut être **primaire** (espèces herbacées ou individus jeunes) et devenir **secondaire** (lignifiée) chez les espèces ligneuses.
- Elle comprend des **organes végétatifs*** (figure 8) :
 - Des **feuilles, organes aplatis (et généralement portés par un axe cylindrique nommé pétiole) et étendus réalisant notamment intensément la photosynthèse**.
 - Des **bourgeons** (figure 11), **organes aériens protégeant et incluant des méristèmes caulinaires (apicaux ou latéraux) réalisant la mérèse**.

Les feuilles portent toujours un **bourgeon axillaire** (généralement inhibé) à leur **aisselle**.

* Notez que l'expression « **appareil végétatif** » désigne l'ensemble des organes concourant aux fonctions autres que la reproduction (donc l'ensemble de l'organisme, sauf les organes reproducteurs). L'appareil racinaire y est évidemment inclus.

La zone de transition entre l'appareil racinaire et la tige s'appelle le **collet**. Au niveau anatomique, on y observe entre autres un changement de l'organisation des tissus conducteurs : regroupés dans la stèle centrale et à disposition alterne dans la racine, ils deviennent plus périphériques et forment des **faisceaux cribrovasculaires** (= association de xylème et du phloème en massifs superposés) dans la tige et autres organes qu'elle porte.

c. Une organisation fondamentale en unités répétitives : les phytomères ou modules



▲ Organisation générale d'un bourgeon typique.
D'après SEGARRA et al. (2015).

▲ FIGURE 11. L'appareil caulinaire, un ensemble de phytomères (= modules).
D'après BREUIL (2007)

Organisation d'une tige en phytomères
La tige est entièrement incluse dans le bourgeon.
Son allongement provient d'un allongement des entre-nœuds.
1. Bourgeon dans ses écailles. 2. Rameau issu du bourgeon.

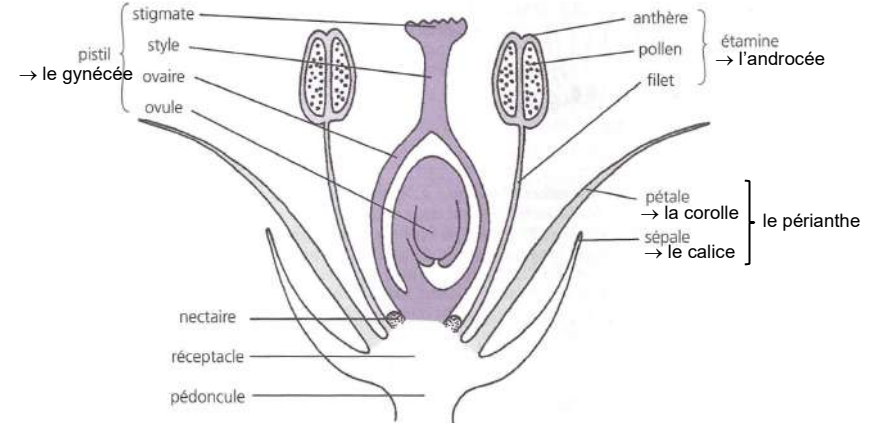
- On appelle **phytomère** ou **module** (figure 11) une **unité répétitive de l'organisation d'une tige constituée d'un entrenœud, d'un nœud, d'une feuille et de son bourgeon axillaire**.

Voir là encore le chapitre de BCPST2 sur le développement végétal

d. La présence d'organes reproducteurs : fleurs puis fruits (incl. graines)

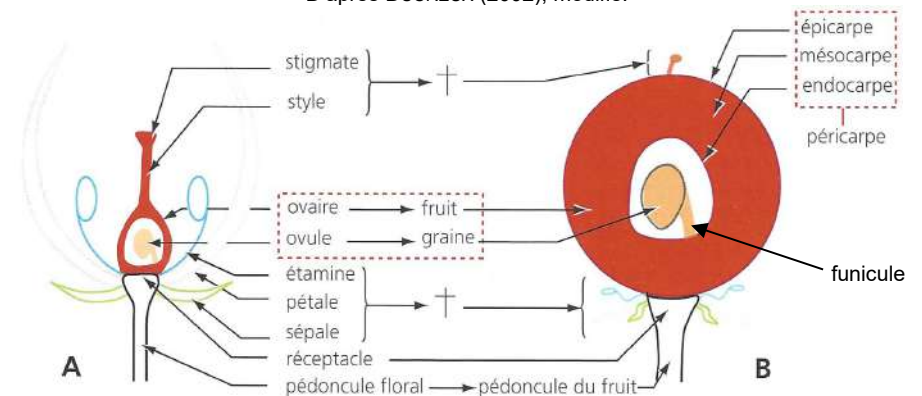
- La tige porte enfin l'**appareil reproducteur**, c'est-à-dire les **organes** (en l'occurrence les fleurs + les fruits et graines qui en dérivent) qui assurent la reproduction sexuée (puis la dissémination) (figure 12 + encadré D).
- Les fleurs fécondées se transforment en **fruits** (figure 13 + encadrés F-G) qui contiennent les **graines** (encadré E) ; ces organes permettent ensuite la dissémination des nouveaux individus (notons qu'il s'agit donc d'une phase de mobilité, souvent passive, dans le cycle de vie des Angiospermes !).

Voir le chapitre de BCPST2 sur le développement végétal + TP SV G sur les fleurs



Organisation générale de la fleur d'angiosperme, ici en coupe longitudinale.

▲ FIGURE 12. Une fleur hermaphrodite syncarpe à carpelles soudés en ovaire unique.
D'après DUCREUX (2002), modifié.



▲ FIGURE 13. De la fleur (A) au fruit (B). D'après MEYER et al. (2008).

Encadré D La fleur : organe reproducteur des Angiospermes

Voir le TP SV G (et ses compléments) et le cours sur la reproduction végétale (BCPST2)

Un organe s'organisant autour d'un plan typique comprenant des pièces stériles et des pièces fertiles

➤ Une **fleur** (figure 12 + figure a) est un **dispositif reproducteur des Angiospermes composé de 4 séries de pièces verticillées** qui sont (des plus externes aux plus internes) :

▪ 2 séries de **pièces stériles** (qui forment le **périanthe**) :

° Les **sépales** (dont l'ensemble forme le **calice**) : ce sont des **structures d'allure foliacée (fines, plates, souvent chlorophylliennes)**. Leur rôle semble essentiellement **protecteur** (que ce soit dans un **bourgeon** ou après **épanouissement** de la fleur).

Le mot « **sépale** » est **masculin** !

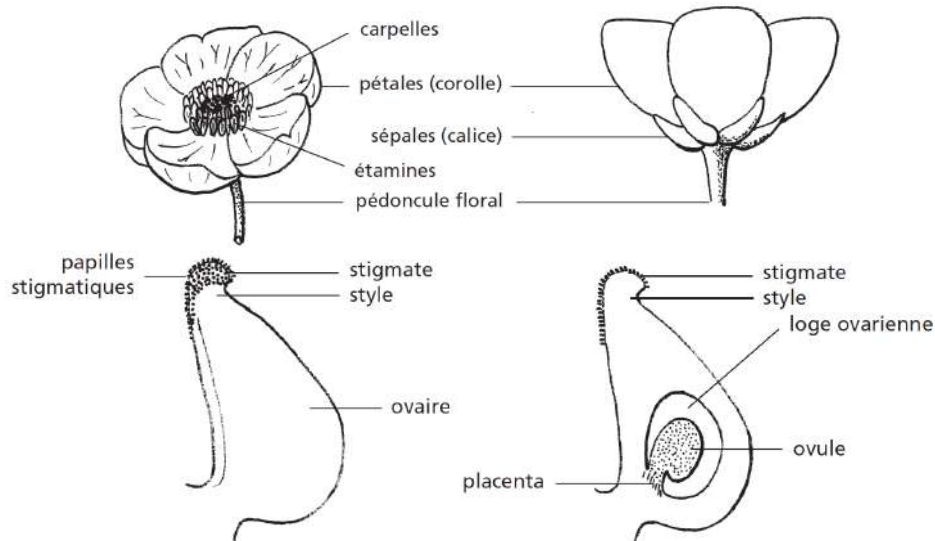
° Les **pétales** (dont l'ensemble forme la **corolle**) : ce sont des **structures aplaties à surface plus ou moins importante, très souvent pourvues de couleurs vives**. Leur rôle protecteur est parfois avancé mais, clairement, leur fonction principale est la **signalisation vis-à-vis des Insectes pollinisateurs** qui **détectent leurs couleurs** ; c'est aussi une **zone d'atterrissage** ou de **support** pour les **Insectes auxiliaires**, notamment **pollinisateurs**.

Le mot « **pétale** » est **masculin** !

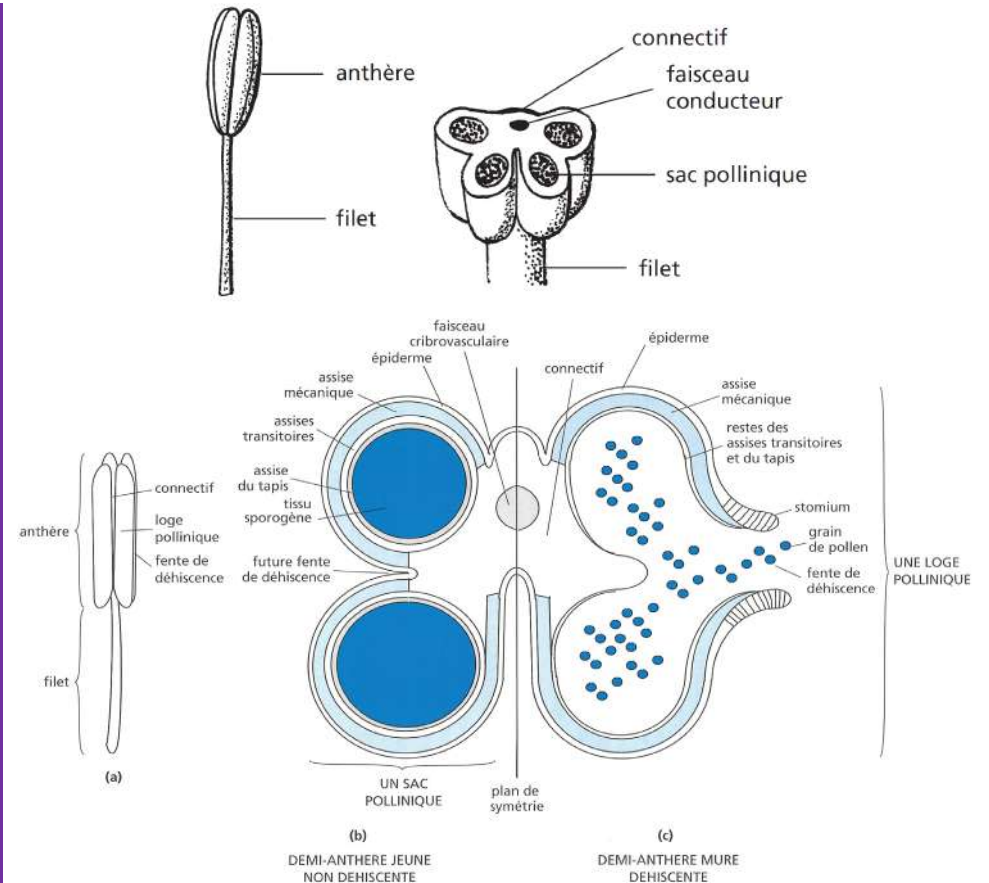
▪ 2 séries de **pièces fertiles** au sein desquelles se forment les **gamétophytes** :

° Les **pièces mâles** ou **étamines** (dont l'ensemble forme l'**androcée**) (figure b) : ce sont des **structures comprenant un axe fin nommé **filet** portant à son extrémité une structure renflée nommée **anthère** au sein de laquelle on trouve quatre **sacs polliniques** où se développent les **gamétophytes mâles** ou **grains de pollen****. La **zone reliant le filet à l'anthère** s'appelle **connectif** et on y trouve un **faisceau cribro-vasculaire**.

Les mots « **étamine** » et « **anthère** » sont **féminins** ! Les mots « **filet** » ou « **androcée** » (malgré le E) sont **masculins** !



▲ FIGURE a. Une fleur hermaphrodite cœnocarpe à carpelles libres (en haut) avec un gros plan sur un carpelle (en bas). D'après PEYCRU et al. (2010b).



Morphologie d'une étamine (a) et coupes transversales de deux demi-anthères jeune (b) et déhiscente (c).

▲ FIGURE b. **Vue externe (à gauche) et en coupe transversale au niveau de l'anthère (à droite), détaillée en bas, d'une étamine.** D'après PEYCRU et al. (2010b).

° L'ensemble des **pièces femelles** aussi appelé le **gynécée** (figures 4-5 et 7). Celles-ci comprennent :

→ Un ou plusieurs **carpelles**, **unités de base pourvues d'une paroi délimitant un espace creux nommé **loge carpellaire**, d'un tissu nourricier nommé **placenta** et d'**ovules**, structures ovoïdes (branchées sur le placenta) où se développe le **gamétophyte femelle** ou **sac embryonnaire**.**

→ Un ou plusieurs **styles**, **structures plus ou moins allongées surmontant les carpelles et où s'effectuera la germination du tube pollinique.**

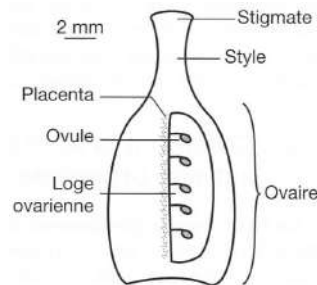
→ Un ou plusieurs **stigmates**, **structures pourvues de papilles souvent muqueuses où peuvent se déposer et s'accrocher les grains de pollen.**

- La **fleur** est portée par un **axe dressé souvent chlorophyllien** qu'on nomme le **pédoncule** (figure 12). Cet axe peut porter de petites **structures foliacées à sa base**, les **bractées**.
- Cet axe se termine par une **zone aplatie qui porte les pièces florales** : c'est le **réceptacle floral** (figure 12). S'il a une **forme concave**, on peut l'appeler **conceptacle floral** (cas fréquent si l'ovaire est infère).

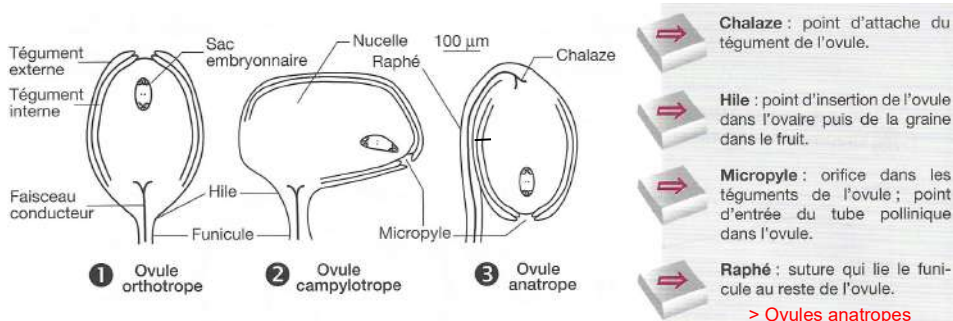
Les fleurs **apocarpes** (= **cœnocarpes**) sont **constituées de carpelles libres** (figure a). Les fleurs **syncarpes** sont **constituées de carpelles soudés ou d'un carpelle unique** (figure 12) ; le gynécée présente alors un **ovaire unique** constitué des différents **carpelles fusionnés**, un **style unique** et un **stigmate unique** dont l'**apex** est éventuellement **divisé** ; un **tel gynécée** s'appelle un **pistil**.

Focus sur l'ovaire

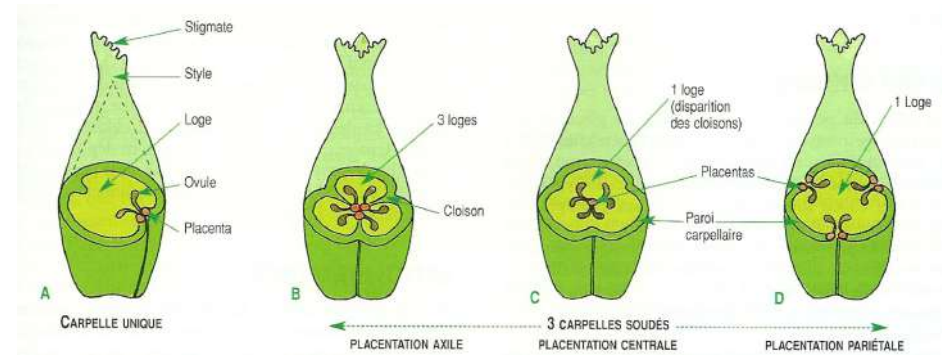
- Un **ovule** (figures c-d-e) est une **structure ovoïde composée d'un tissu central, le nucelle, au milieu duquel on trouve le sac embryonnaire** (gamétophyte femelle), et limitée extérieurement par deux **enveloppes tégumentaires**. Ces téguments s'interrompent au niveau d'un **orifice par où pénètre le tube pollinique lors de la fécondation** : le **micropyle**.
- L'ovule est **relié** par un **funicule** au **tissu alimentant l'ovule (comprenant des tissus conducteurs)** qu'on nomme **placenta** et qui est une **expansion de la paroi de l'ovaire** (placentation pariétale) ou **de sa zone centrale (placentation axile, s'il y a des cloisons intercarpelles / centrale s'il n'y en a pas)** (figure e).
- On peut distinguer **trois types d'ovules** (figure d) : les **ovules droits (= orthotropes)**, les **ovules couchés ou courbés (= campylotropes)** et les **ovules retournés ou renversés (= anatropes)**.



▲ FIGURE c. Localisation des ovules. D'après DENŒUD et al. (2011).



▲ FIGURE d. Diversité des ovules (et terminologie associée). D'après DENŒUD et al. (2011).



▲ FIGURE e. Types de placentation. D'après MORÈRE, PUJOL et al. (2013).

Variations de l'organisation florale

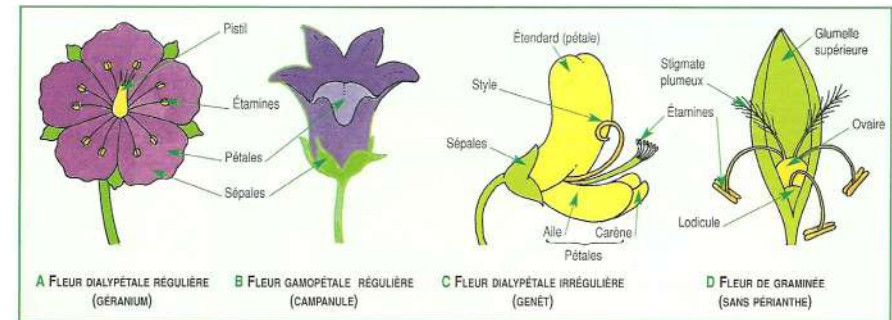


Fig. 1 : Différents types de fleurs.

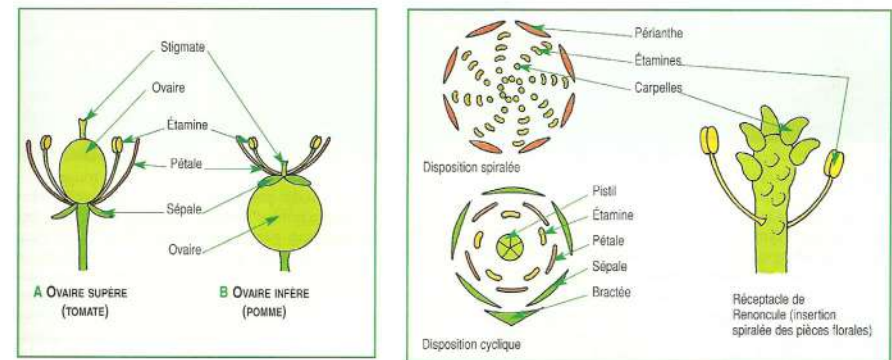


Fig. 2 : Position des pièces florales par rapport au pistil.

Fig. 3 : Disposition des pièces florales.

▲ FIGURE f. Diversité de l'organisation florale. D'après MORÈRE, PUJOL et al. (2013).

➤ Les fleurs peuvent (figure f + tableau 1) :

- présenter une **symétrie axiale** (**fleurs actinomorphes = régulières**) ou **bilatérale** (**fleurs zygomorphes = irrégulières**),
- présenter des **pièces stériles** peuvent être **soudées** ou **libres** (**fleurs gamo- / dialysépales** ou **gamo- / dialypétales**),
- présenter un **ovaire infère** (*situé sous l'insertion des pièces stériles*) ou **supère** (*situé au-dessus de l'insertion des pièces stériles*)

▪ ...

➤ Notons, en outre, que parfois certaines pièces florales font défaut.

Hermaphroditisme, monoécie, dioécie

➤ Les fleurs que nous venons de traiter sont **bisexuées** ou **hermaphrodites**, c'est-à-dire **conjointement porteuses de pièces mâles et femelles**.

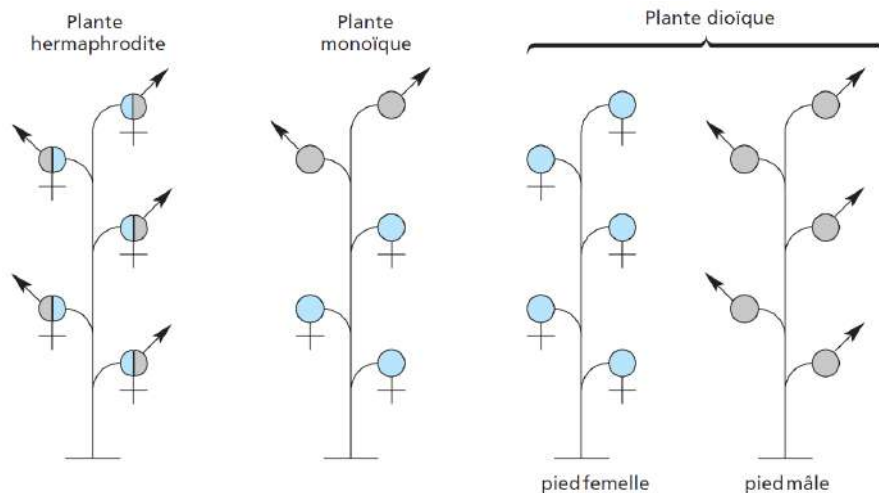
➤ Il existe aussi des **fleurs unisexuées**, soit **mâles** (= *présence d'un androcée mais pas de gynécée*), soit **femelles** (= *présence d'un gynécée mais pas d'androcée*).

➤ On peut donc finalement distinguer **trois types d'Angiospermes** de ce point de vue (figure g) :

° Les **espèces hermaphrodites** où **les individus présentent des fleurs hermaphrodites**. C'est le cas le plus fréquent (75 % des Angiospermes dont les **Fabacées**).

° Les **espèces monoïques** où **les fleurs sont unisexuées mais avec les deux sexes représentés sur un même pied**. La monoécie concerne 20 % des Angiospermes (ex. Chênes, Bouleau, Maïs...).

° Les **espèces dioïques** où **les fleurs sont unisexuées, les deux sexes étant portés par des individus différents** : il y a donc des **pièdes mâles** (avec uniquement des **fleurs mâles**) et des **pièdes femelles** (avec uniquement des **fleurs femelles**). La dioécie est plutôt rare et concerne 5 % des espèces (ex. Ortie dioïque, Peuplier, Mercuriale...). Il existe alors des **chromosomes sexuels**, comme chez les Métazoaires.



▲ FIGURE g. **Hermaphroditisme, monoécie, dioécie**. D'après PEYCRU et al. (2010b).

▼ **TABLEAU 1. Vocabulaire descriptif des fleurs.**

D'après CHASSANY et al. (2012).

Forme générale	fleur spiralee Nénuphar Nymphaeacées			fleur verticillée Lis Liliacées			fleur actinomorphe Renoncule Renonculacées		fleur zygomorphe Haricot Fabacées					
	tépales Tulipe Liliacées			sépales + pétales Silène Caryophyllacées			absence de pétale Betterave Chénopodiacées			type 3 Lis Liliacées		type 4 Colza Brassicacées		type 5 Cerisier Rosacées
Péricorolle	fleur dialypétale Silène Caryophyllacées			fleur gamopétale Campanule Campanulacées			étamines soudées à la corolle Primevère Primulacées			fleur syncarpe Geranium Géraniacées				
	ovaire supère Fraisier Rosacées			ovaire infère libre Cerisier Rosacées			ovaire infère adhérent Pommier Rosacées							
Position de l'ovaire	placentation axile Lis Liliacées			placentation pariétale Violette Violacées			placentation centrale Primevère Primulacées							
	3 carpelles soudés fermés Lis Liliacées			3 carpelles soudés ouverts Violette Violacées			3 carpelles soudés ouverts Primevère Primulacées							

Des fleurs souvent groupées en inflorescences

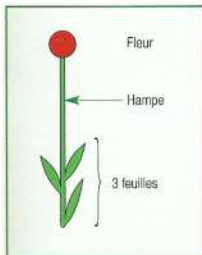


Fig. 1 : Fleur solitaire (tulipe).

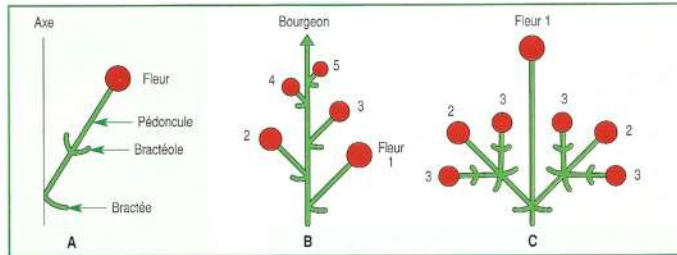


Fig. 2 : Inflorescences : B. Indéfinie (type grappe) ; C. Définie (type cyme).

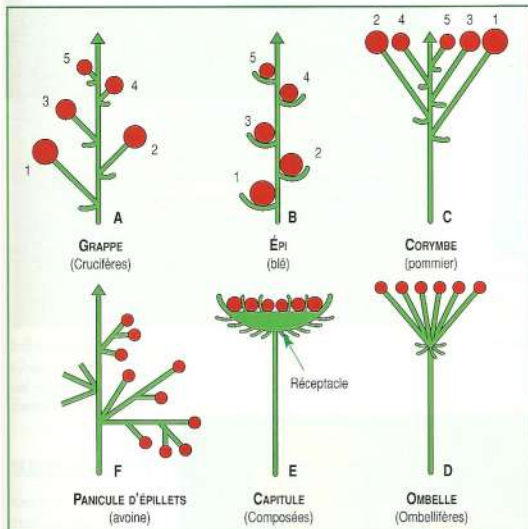


Fig. 3 : Inflorescences de type grappe.

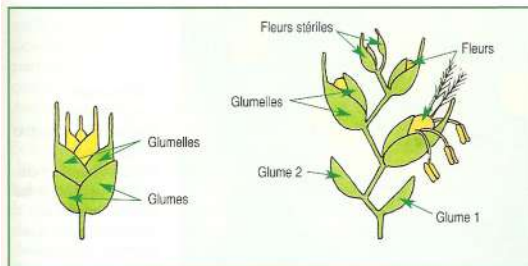


Fig. 5 : Structure d'un épillet de Graminées (blé).

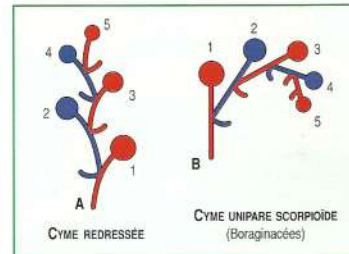


Fig. 4 : Inflorescences de type cyme.

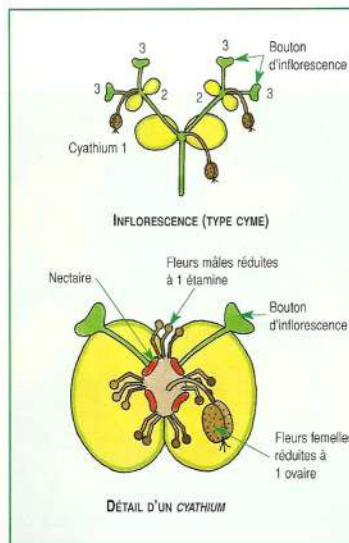


Fig. 6 : Cyathium d'euphorbe.

▲ FIGURE h. Types d'inflorescences. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003).

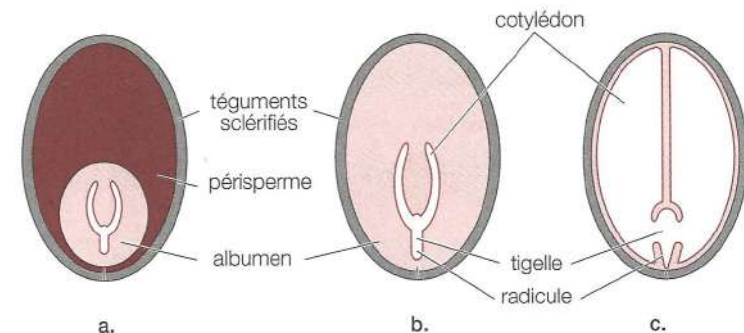
➤ Les **inflorescences** sont des **regroupements de fleurs caractérisés par une disposition donnée**. Il existe aussi des **fleurs solitaires**.

➤ Rappelons simplement qu'on distingue **deux grands types d'inflorescences** (figures h) :

- Les **grappes, inflorescences à croissance indéfinie** : le **méristème apical** met en place les **nouvelles fleurs latéralement** et demeure **fonctionnel**, l'inflorescence subissant une **croissance apicale indéfinie**. Généralement, les **fleurs les plus anciennes** (1, 2...) sont situées **en périphérie** de l'inflorescence.
- Les **cymes, inflorescences à croissance définie** : le **méristème apical** se transforme en fleur et **disparaît** alors, les **nouvelles fleurs** étant mises en place par des **méristèmes latéraux** qui eux-mêmes **se transforment en fleurs, etc.**, l'inflorescence subissant donc une **croissance apicale interrompue** par la **mise en place de la fleur**. Généralement, les **fleurs les plus anciennes** (1, 2...) sont situées au **centre de l'inflorescence** (mais attention aux **cas trompeurs**!).

Encadré E Les graines

Voir le cours sur la **reproduction végétale (BCPST2)**



Différents types de graines.— a. Graine à périsperme (Nymphéacées, Caryophyllacées). b. Graine albuminée (Poacées, Renonculacées, Apiacées). c. Graine exalbuminée (Fabacées, Brassicacées, Astéracées).

▲ FIGURE a. Typologie des graines. D'après KLEIMAN (2001).

➤ Un **ovule fécondé** devient une **graine** :

- Les **téguments de l'ovule** deviennent le **tégument de la graine** (parfois appelé le **spermodermis**).
- Le **zygote principal** formé lors de la **double fécondation** donne l'**embryon principal** et donc la **plantule**.
- Le **zygote accessoire** formé lors de la **double fécondation** donne l'**albumen**, un **tissu de réserve triploïde**.

➤ Il existe trois grands **types de graines** chez les **Angiospermes** (figure a) :

- Les **graines albuminées** comme celle du Ricin. L'**albumen y est développé et constitue le tissu de réserve**. Le nucelle a disparu.
- Les **graines exalbuminées** comme celle des **Fabacées**. Les **réserves sont localisées dans les cotylédons, transformés en tissus d'accumulation**. L'albumen et le nucelle ont été consommés par le **développement embryonnaire**.

- Les **graines à périsperme** sont des **graines** (plutôt rares) chez lesquelles le nucelle n'a pas été complètement digéré et forme un tissu de réserve, le **périsperme**. Le périsperme peut être le seul tissu de réserve ou bien cohabiter avec l'albumen (cas de la graine de Poivrier).

Encadré F Les fruits

Voir le TP SV G (et ses compléments) et le cours sur la reproduction végétale (BCPST2)

Le fruit, organe dérivant de l'ovaire

- Les **ovules fécondés** se transforment en **graines** et l'**ovaire** se transforme en **fruit** (figure 13). Les **fruits** sont ainsi les **structures** dérivant de l'**ovaire** et renfermant la ou les **graines**. Ce phénomène s'accompagne du **flétrissement** (allant parfois jusqu'à la chute/disparition) des autres pièces florales : **sépales**, **pétales**, **étamines**, **style**, **stigmates** (figure 13).

Ces **pièces flétries**, quand elles **perduent**, sont un **indice clair** de l'**origine ovarienne** du fruit (que vous devez signaler dans une **diagnose de fruit**).

- La **paroi de l'ovaire** se transforme en **paroi du fruit** qu'on appelle **péricarpe** et qui se compose de **trois couches** (figure 13) :
 - Le **épicarpe** : **couche externe dérivée de l'épiderme externe de la paroi ovarienne**.
 - Le **mésocarpe** : **couche moyenne dérivant du parenchyme de la paroi ovarienne**.
C'est la couche qui se développe et se gorge de substances nutritives consommées par les Animaux dans les fruits charnus.
 - Le **endocarpe** : **couche interne dérivée de l'épiderme interne de la paroi ovarienne**.

- Au sein de l'ovaire, le **placenta** et les **funicules** sont **conservés** et **se développent**, permettant la nutrition des **graines en formation** (figure 13).

Notons que, chez les **fruits complexes** (= faux-fruits = pseudo-fruits), les **parties charnues** **proviennent en partie d'autres pièces florales que l'ovaire**, notamment le **réceptacle floral** (qu'on nomme **conceptacle** lorsqu'il est concave).

- Enfin, il existe des **fruits parthénocarpiques** : ce sont **des fruits qui se développent sans fécondation et dont les ovules ne se développent pas en graines** (exemples : Bananes cultivées, fruits variés « sans pépins »...) (voir BCPST2). Leur **déterminisme** peut être **génétique** (cas des variétés cultivées) ou **accidentel** (par exemple, un accident de gel).

Diversité des fruits

- La **diversité des fruits** est abordée en BCPST2 mais aussi, de fait, dans le TP SV G, avec les subtilités de vocabulaire qui y sont associées. Une **clef de détermination** y est associée. Nous ne reprendrons pas ici toutes ces notions *in extenso*, de manière à ne pas alourdir le cours.
- Pour faciliter la **mémorisation**, nous proposons toutefois ci-après plusieurs figures de synthèse illustrant la **diversité des fruits** (figures a-c) et un tableau (tableau III) qui la résume.
- Prolongeant les paragraphes précédents, l'**encadré G** montre comment se forment quelques fruits typiques ; cela peut être utile pour la **détermination** et les TP.

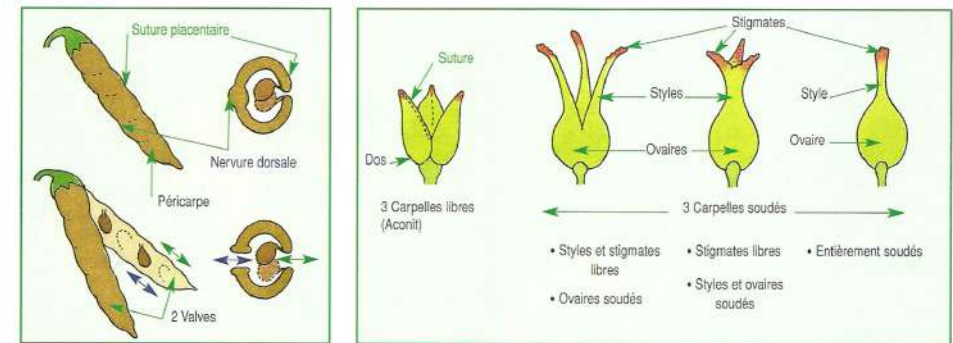


Fig. 1 : Gousse ou légume (Papilionacées).

Fig. 2 : Pistils formés de trois carpelles.

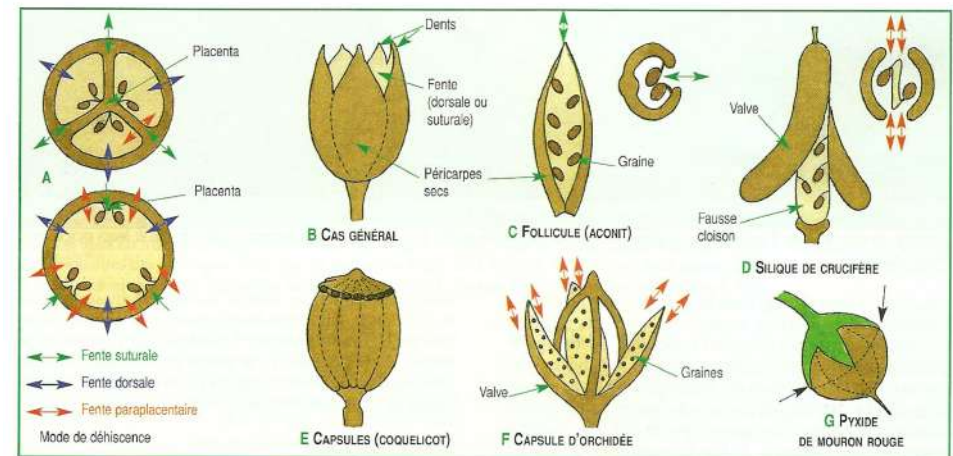


Fig. 3 : Fruits secs déhiscents.

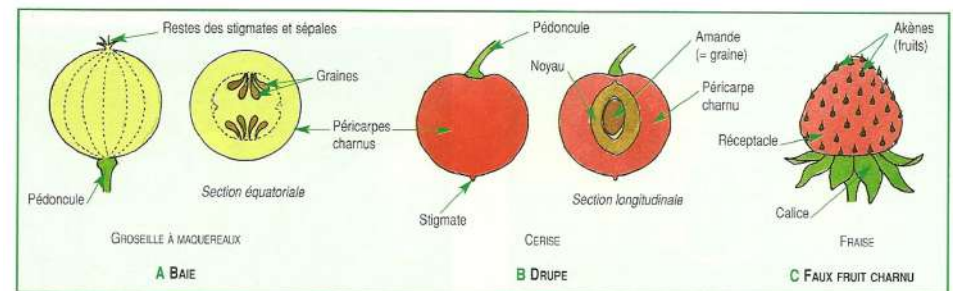
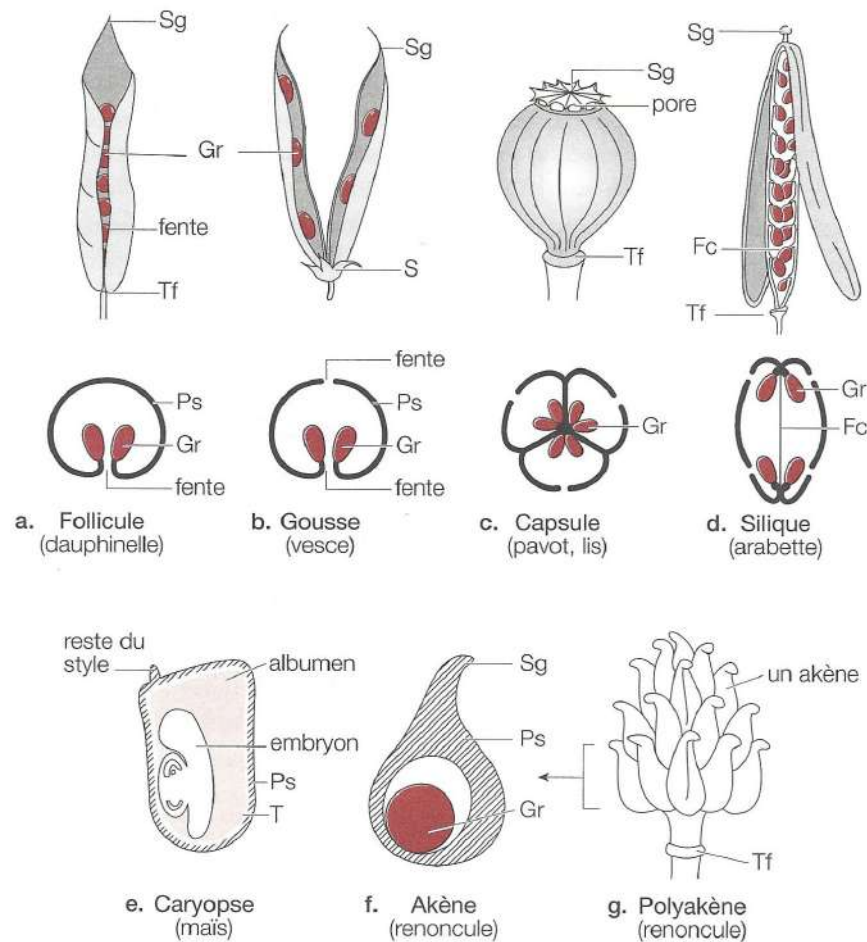


Fig. 4 : Fruits charnus.

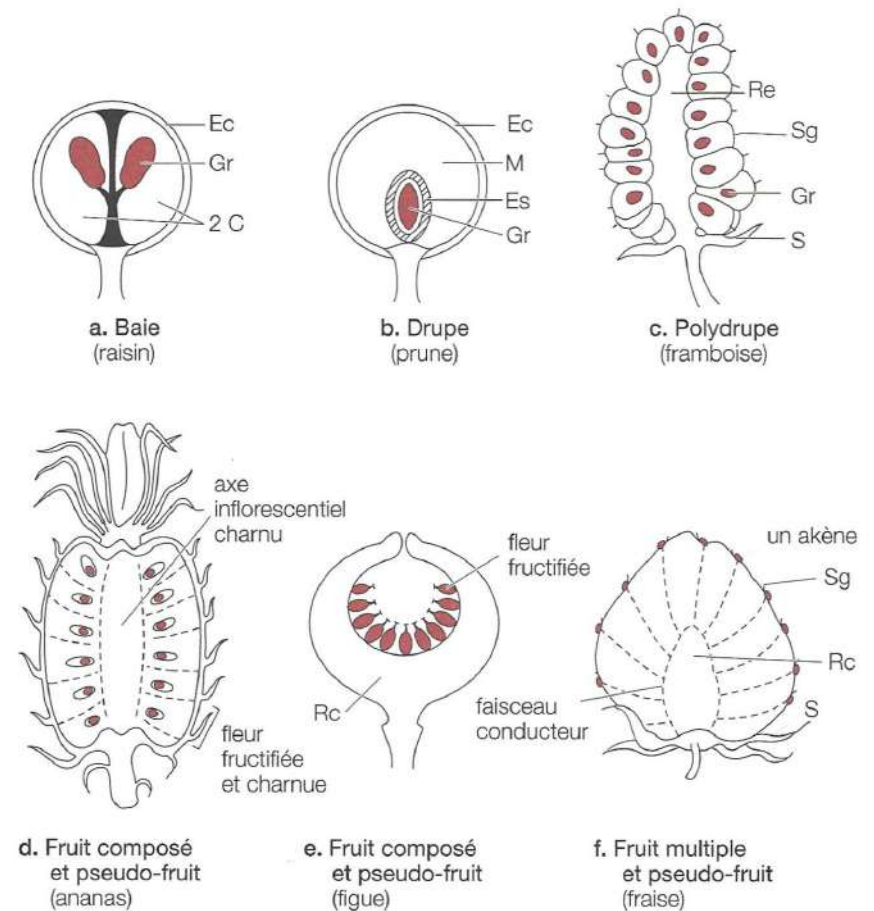
▲ Figure a. **Les principaux fruits simples (+ un faux-fruit)**. D'après Meyer et al. (2008).



Quelques exemples de fruits secs.— a à d. Fruits secs déhiscents. e à g. Fruits secs indéhiscents.

Fc, fausse cloison ; *Gr*, graine ; *Ps*, péricarpe sclérifié ; *S*, sépale ; *Sg*, stigmate ; *T*, tégument de la graine soudée au péricarpe ; *Tf*, trace d'insertion du périanthe et des étamines.

▲ **FIGURE b. Quelques exemples de fruits secs (simples ou multiples).** D'après KLEIMAN (2001).



Quelques exemples de fruits charnus.— *C*, carpelle ; *Ec*, épicarpe ; *Es*, endocarpe sclérifié ; *Gr*, graine ; *M*, mésocarpe ; *Rc*, réceptacle charnu de l'inflorescence ; *Re*, réceptacle ; *S*, sépale ; *Sg*, stigmate.

▲ **Figure c. Quelques exemples de fruits charnus (simples ou multiples), fruits complexes et fruits composés.** D'après KLEIMAN (2001).

▼ TABLEAU III. **Les principaux types de fruits.** Original 2015.

NB : un fruit simple qui ne contient qu'une seule graine est dit **monosperme** (ou **monospermé**) alors qu'un fruit simple qui contient plusieurs graines est dit **polysperme** (ou **polyspermé**).

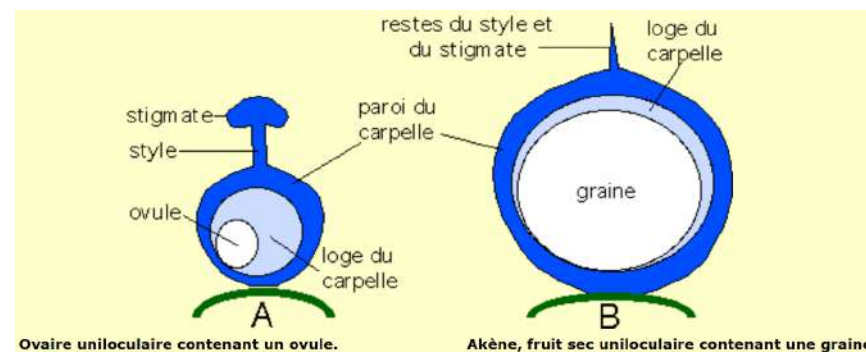
Fruit simple = fruit unique, dérivant d'un ovaire syncarpe (1 carpelle ou plusieurs carpelles soudés)	Fruit charnu = fruit dont le péricarpe est hypertrophié et gorgé de nutriments souvent sucrés comestibles par les Animaux	Baie (= fruit à pépin[s]) = fruit dont le péricarpe est complètement charnu Souvent polysperme (mais pas toujours !)	
		Drupe (= fruit à noyau[x]) = fruit dont le péricarpe est charnu sauf l' endocarpe qui est lignifié Souvent monosperme (mais pas toujours !)	
	Fruit sec = fruit dont le péricarpe est fin et tend à sécher à maturité	Fruit sec indéhiscence = fruit dont le péricarpe ne présente pas de zone d'ouverture <u>Monosperme</u>	Caryopse = fruit dont le péricarpe est soudé aux téguments de la graine [Poacées]
			Akène = fruit dont le péricarpe n'est pas soudé aux téguments de la graine (graine « libre ») NB Cas particuliers : samare (présence d'une aile), akène à aigrette ...
		Fruit sec déhiscence = fruit dont le péricarpe s'ouvre le long d' ouvertures préférentielles , souvent linéaires <u>Polysperme</u>	Gousse = fruit dérivant d'un seul carpelle et présentant deux fentes de déhiscence longitudinale (suivant la suture du placenta) [Fabacées]
			Silique = fruit présentant quatre fentes de déhiscence longitudinale « paraplacentaire » (= à côté du placenta) et une fausse-cloison (le replum) formée à partir des placentas NB silicule (longueur moins de trois fois plus grande que la largeur) [Brassicacées]
			Follicule = fruit dérivant d'un seul carpelle et présentant une seule fente de déhiscence longitudinale qui est la suture du carpelle localisé au niveau du placenta . Capsule = fruit présentant un autre mode de déhiscence (pores, couvercle, dents...)

Fruit multiple = fruit constitué de plusieurs fruits simples associés , dérivant d'un ovaire cœnocarpe (plusieurs carpelles libres)	Sec (polyakène, polyfollicule...) ou charnu (polydrupe = drupéole ...)
Fruit complexe = faux-fruit = pseudo-fruit = « fruit » charnu dont les parties charnues dérivent en partie d' autres pièces florales que l'ovaire, typiquement le réceptacle (qu'on nommera conceptacle s'il est concave)	2 cas : - Réceptacle soudé aux ovaires (Piridion : Pomme/Poire) - Réceptacle non soudé aux ovaires : graines visibles en surface (ex. Fraise) ou à l'intérieur d'un conceptacle (ex. Cynorrhodon des Rosacées)
Fruit composé = infrutescence = « fruit » charnu constitué d' unités répétitives associées issues d'une inflorescence , chaque unité provenant d'une seule fleur.	

Encadré H La formation de quelques fruits

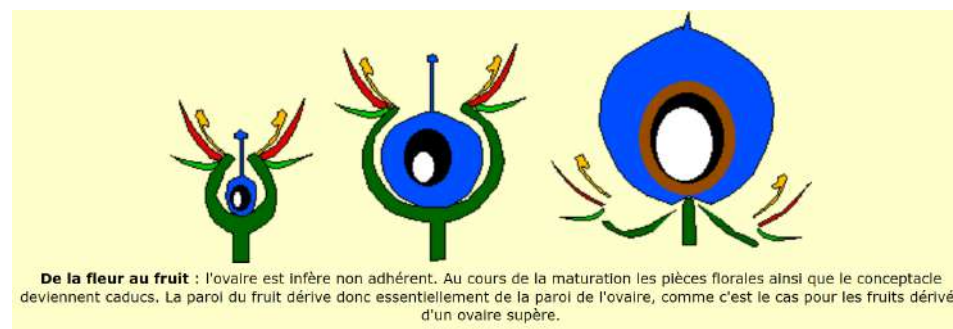
Pour information ?
 D'après le site Biologie & Multimédia (Jussieu) (consultation février 2017)

Formation d'un akène (← ovaire supère à un ovule) :



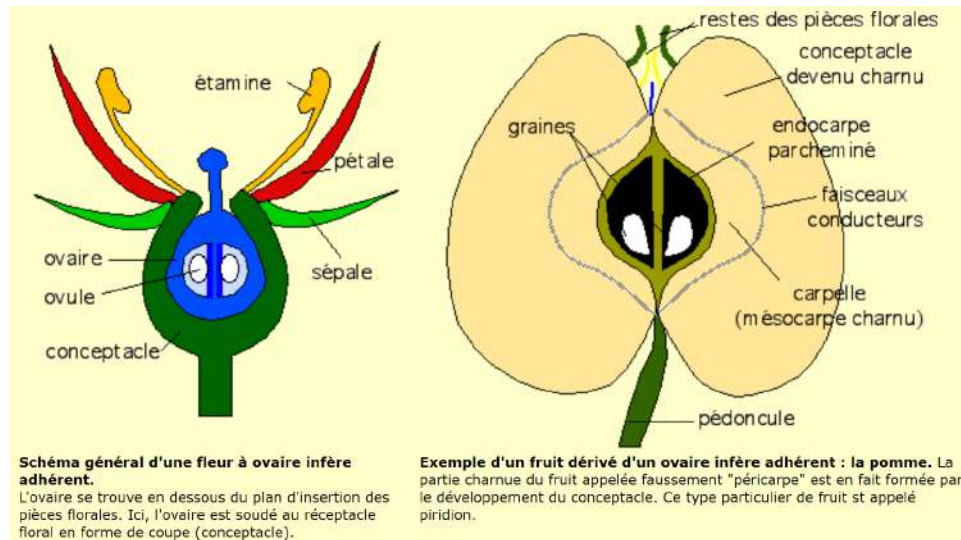
Formation d'une drupe (← ovaire infère avec réceptacle non soudé à l'ovaire !) :

Cas traître où l'on penserait le fruit issu d'un ovaire supère...
 À savoir !

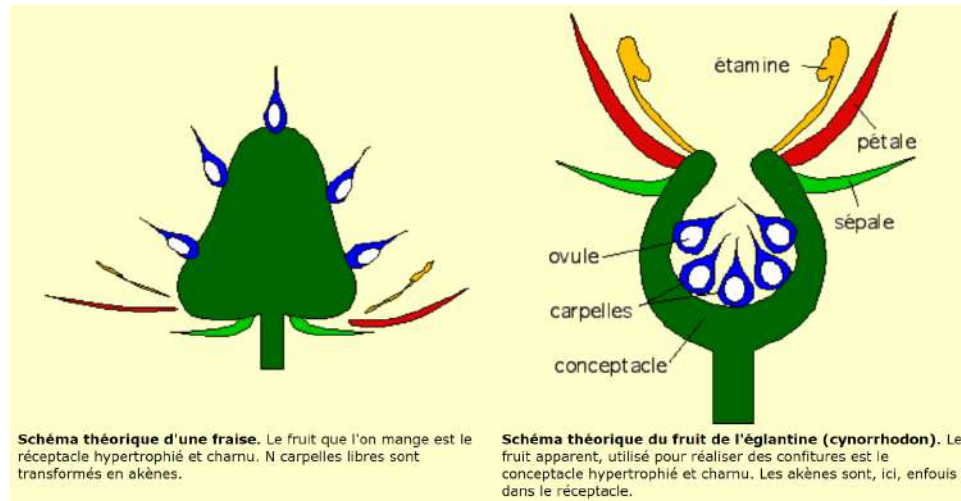


De la fleur au fruit : l'ovaire est infère non adhérent. Au cours de la maturation les pièces florales ainsi que le conceptacle deviennent caducs. La paroi du fruit dérive donc essentiellement de la paroi de l'ovaire, comme c'est le cas pour les fruits dérivés d'un ovaire supère.

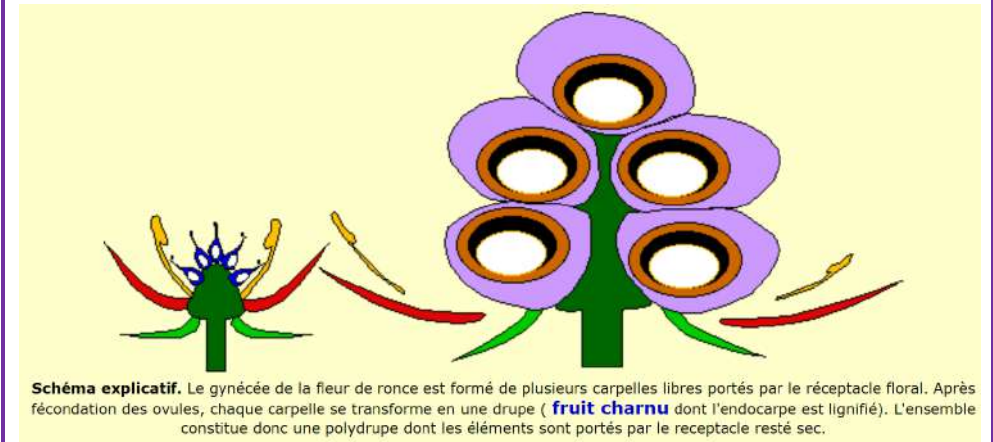
Formation d'un piridion (← ovaire infère avec réceptacle soudé à l'ovaire) :



Deux autres faux-fruits :

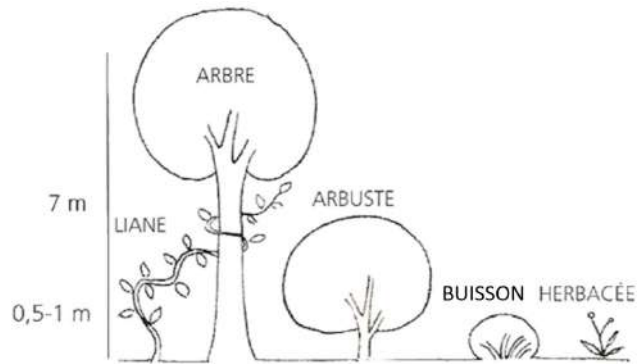


Formation d'un fruit multiple (polydrupe) (← x carpelles libres, ovaire supère) :



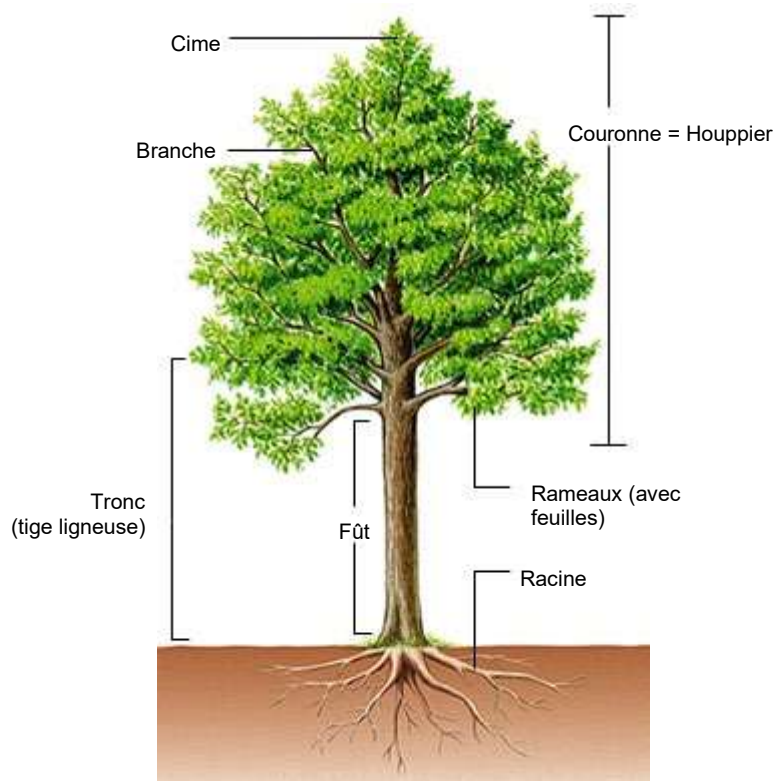
3. Les grands types de ports et la possibilité d'une lignification de l'appareil végétatif

- On peut appeler **port végétal** l'organisation générale d'une plante et la disposition de ses parties, notamment en conséquence de ses modalités de croissance.
- On peut distinguer principalement (figure 14) :
 - Le **port herbacé** (plantes herbacées) où la plante présente ne présente pas de tissus secondaires (ou alors en faible quantité).
 - Les **ports lignifiés** (plantes ligneuses) où la plante présente des tissus secondaires :
 - Le **port arborescent** (arbres) (encadré I) : plante ligneuse possédant une tige principale importante (tronc) et se ramifiant en hauteur.
On pourra alors préciser un **port élancé / en colonne, en boule, conique, en drapeau...**
 - Le **port arbustif** (arbustes) : port intermédiaire entre les deux précédents.
 - Le **port buissonnant** (buisson) : plante ligneuse se ramifiant dès sa base, près du sol, et généralement de taille plus modérée qu'un arbre âgé.
 - Le **port lianescent** (lianes) où la plante, ligneuse ou herbacée, s'enroule autour ou se fixe sur un support qui peut être un autre végétal.



▲ FIGURE 14. **Principaux types de ports.** D'après MEYER et al. (2008)

Encadré I Le vocabulaire descriptif d'un arbre



http://5fr.eu/Encyclopedie_Universelle/page/ARBRE.1581/ (consultation novembre 2015)

D. Les grands types de tissus chez les Angiospermes

Voir le TP SV B1 (Morphologie et anatomie primaire des Angiospermes) et les TP SV B de BCPST2 (Développement et anatomie des structures secondaires + Adaptations des Angiospermes)

- Il paraît opportun de s'arrêter un instant sur les **tissus** (= **ensembles plutôt homogènes de cellules de structure et fonctionnement semblables**) qui composent les Angiospermes.

1. Préambule : plusieurs façons de catégoriser les tissus végétaux

- Il existe **plusieurs manières** superposables de **sérier** et **typologiser** les tissus végétaux.

a. Deux classifications fonctionnelles

a. Des tissus végétatifs, méristématiques et reproducteurs

- Sans que cette classification ternaire soit officielle ou unanime, on peut reconnaître – dans une première approximation – **trois types de tissus chez les Angiospermes** :
 - Les **tissus végétatifs** qui, comme leur nom l'indique, **remplissent des fonctions végétatives (fonctions de relation et de nutrition au sens large)**, c'est-à-dire excluant le développement et la reproduction.
 - Les **tissus méristématiques** ou **méristèmes** (du gr. *meristos*, divisé) qui sont des **tissus composés de cellules indifférenciées (cellules méristématiques)** où l'on observe de nombreuses divisions cellulaires.

Le **développement végétal** est connu pour faire appel à **trois processus** majeurs :

- La **méiose** (qui a donné son nom aux méristèmes) qui est la **prolifération des cellules par mitoses**.
- L'**auxèse** qui est l'**allongement des cellules**.
- La **différenciation** qui est la **spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules**.

- Les **tissus reproducteurs** peuvent désigner :
 - Soit **l'ensemble des tissus qui composent les organes reproducteurs (fleurs) et les semences qui en dérivent (graines et fruits)**, ce qui inclut aussi des **tissus « végétatifs »** (parenchymes, xylème, phloème...).
 - Soit les **tissus spécifiques des organes reproducteurs, particulièrement les tissus à l'origine des gamétophytes**.

Quoi qu'il en soit, **l'organisation tissulaire des fleurs, graines et fruits est très particulière et même les tissus « classiques » (épiderme, parenchyme...) qu'on y trouve sont fortement modifiés**.

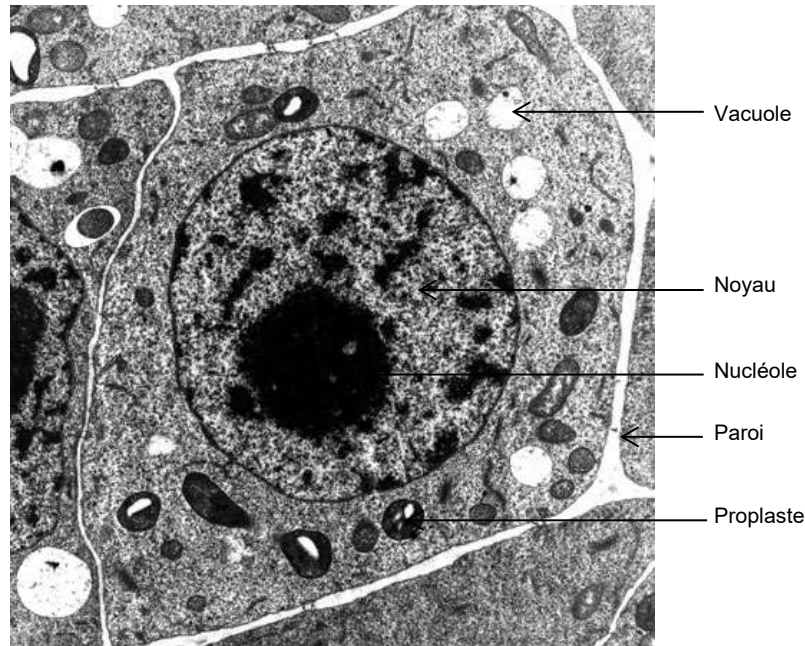
β. Des tissus de revêtement, de remplissage (aux fonctions variées), de conduction et de soutien

- On peut distinguer les tissus suivants :
 - Les **tissus de revêtement**, **tissus limitant extérieurement les organes assurant une protection (hydrique, mécanique...) mais aussi des échanges avec le milieu**.
 - Les **tissus de remplissage** ou **parenchymes**, **tissus aux fonctions variées (photosynthèse, réserves...)** composés de **cellules vivantes souvent en relativement grand nombre qui présentent un niveau de différenciation variable, souvent modérément poussée. La vacuole est souvent unique et importante. Des plasmodesmes permettent une circulation symplasmique**.
 - Les **tissus conducteurs**, **tissus assurant la conduction des sèves : xylème pour la sève brute, phloème pour la sève élaborée**.
 - Les **tissus de soutien**, **tissus assurant la consolidation des organes, leurs parois étant fortement épaissies**.

b. Une classification génétique : les tissus primaires et les tissus secondaires

α. Méristèmes primaires et tissus primaires

- Les **méristèmes primaires** sont des **méristèmes situés dans les parties terminales des organes** (**méristèmes apicaux racinaires** ou **caulinaires**) ou **parfois latéralement** (exemple des feuilles : **méristèmes axillaires**). Ils permettent typiquement la **croissance en longueur** des plantes et les tissus qui en dérivent subissent un **faible épaissement en l'absence de méristèmes secondaires**.
- Leurs **cellules** (**figures 15-16**) sont caractérisées par :
 - Une **petite taille**,
 - Un **rapport nucléocytoplasmique élevé** (taille du noyau importante),
 - Un ou des **nucléoles de grande taille**,
 - Des **organites peu structurés**, dont des **plastides indifférenciés (proplastides)**,
 - Des **vacuoles de petite taille et nombreuses** (**provacuoles** → **vacuole divisé**)
 - Une densité en **ribosomes** élevée,
 - Des **parois minces** (**parois primaires**).



▲ FIGURE 15. **Cellule méristématique (méristème primaire) au MET.**
<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/protoplastes/3-protoplaste-paroi.htm> (novembre 2015).

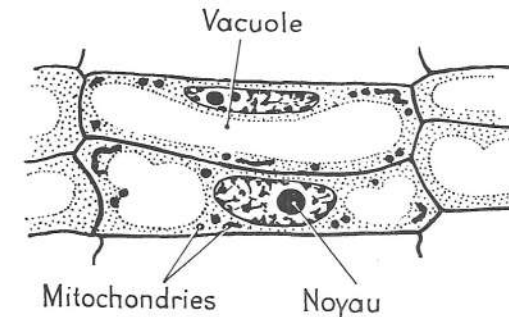
Compartiments et structures propres à la cellule végétale



▲ FIGURE 16. **Structure schématique d'une cellule méristématique.**
 D'après ROBERT & ROLAND (1998a).

- Les **tissus dérivant de méristèmes primaires** sont appelés **tissus primaires**.

β. Méristèmes secondaires et tissus secondaires

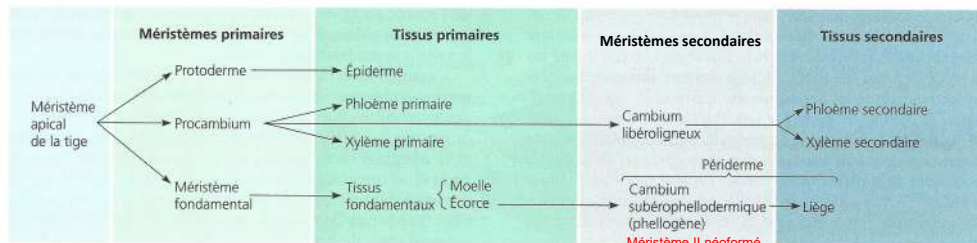


▲ FIGURE 17. **Cytologie des cellules cambiales (= cellules méristématiques secondaires).**
 D'après CAMEFORT (1977).

- Les **méristèmes secondaires** (= **assises génératrices**) sont des **méristèmes permettant l'épaississement des organes cylindriques chez les espèces ligneuses**. Leurs **cellules** (figure 17) sont généralement **rectangulaires**, avec une **vacuole importante** et des divisions souvent **périclines** (= **parois dont sont issues les cellules parallèles entre elles**).
- Les **tissus dérivant de méristèmes secondaires** sont appelés **tissus secondaires** et permettent notamment la **croissance en épaisseur des organes cylindriques** (tiges, racines).

y. La filiation des méristèmes et l'existence de méristèmes néoformés

- Les **méristèmes primaires** (**MAC** : méristème apical caulinaire, méristème latéral caulinaire [d'un bourgeon axillaire], **MAR** : méristème apical racinaire) sont issus des **méristèmes déjà présents dans la plantule de la graine, sauf le MAC des racines latérales qui néoformé par dédifférenciation de péricycle**.
- Les **méristèmes secondaires** sont **en partie hérités** de la plantule et **en partie néoformés** (je fais simple...) (figure 18).



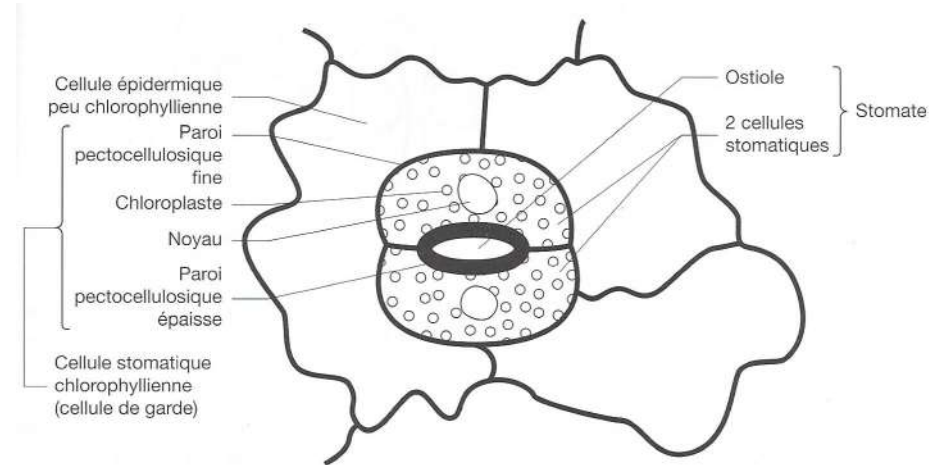
▲ FIGURE 43. **Cellules dérivant du MAC**. D'après CAMPBELL & REECE (2004), légèrement modifié.

2. Les tissus primaires de revêtement

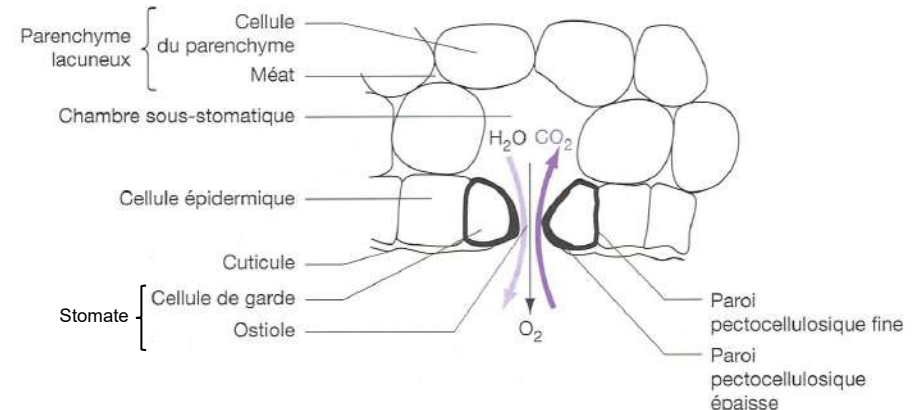
a. Les épidermes

- On trouve un **épiderme** (figure 19) à la **périphérie des organes aériens** (tiges, feuilles, bourgeons, pièces florales...). On y trouve souvent des **stomates** (figure 20), **ouvertures par lesquelles s'effectuent les échanges gazeux avec l'extérieur**. Un stomate comprend un **orifice refermable, l'ostiole, et deux cellules stomatiques ou cellules de garde**; ce sont souvent les **seules cellules chlorophylliennes de l'épiderme**.

Certaines cellules épidermiques peuvent présenter des **différenciations autres** : cellules sécrétrices, poils épidermiques...



▲ FIGURE 19. **Épiderme avec un stomate (face inférieure)**. D'après BREUIL (2007).



▲ FIGURE 20. **Coupe transversale au travers d'un stomate**. D'après BREUIL (2007).

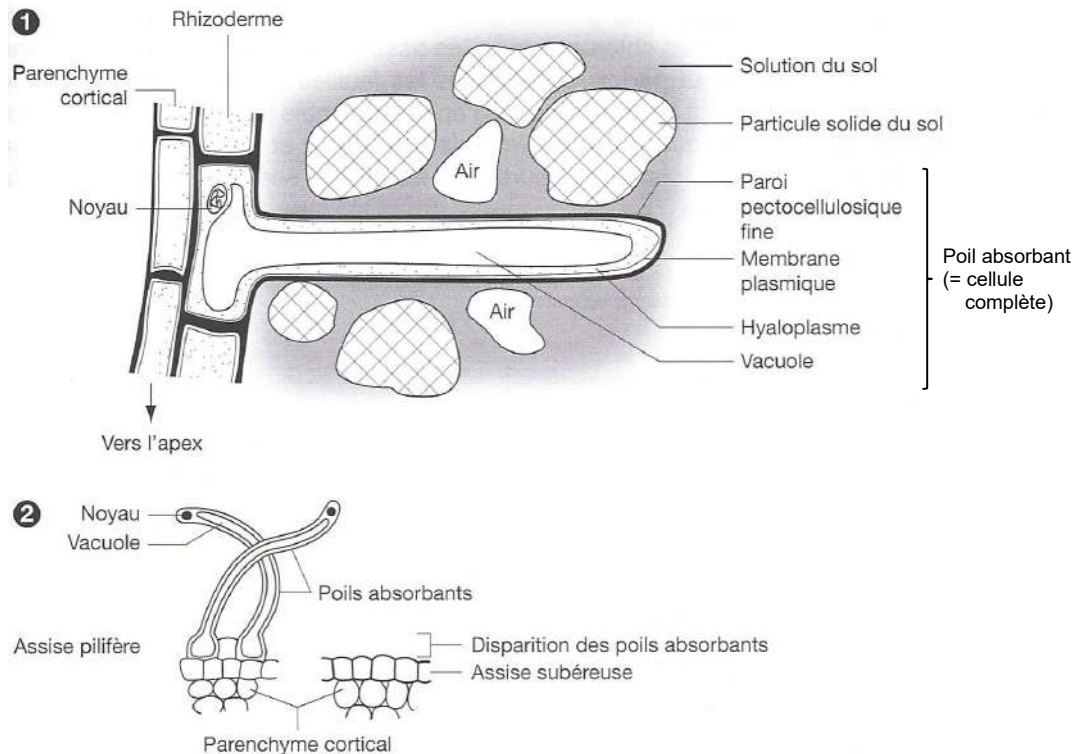
b. Le rhizoderme et les couches subérficiées qui en dérivent

- Voir figures 21-22.
- On trouve un **rhizoderme** (parfois simplement appelé **épiderme racinaire**) à la **périphérie des organes racinaires**. Il présente localement des cellules différenciées en **poils absorbants** (dont l'ensemble forme l'**assise pilifère**) qui **augmentent la surface d'échanges avec le milieu souterrain**.

- En amont de la zone pilifère, le rhizoderme est remplacé par la **couche sous-jacente de cellules parenchymateuses qui se subérifie** (donc se rigidifie et s'imperméabilise, devenant incapable d'absorption) qui se **différencie** en **assise subéreuse** (chez les 'dicotylédones', **monocouche**) ou **subéroïde** (chez les **Monocotylédones**, **plusieurs couches**). Ces structures limitent la déshydratation et assurent une **protection mécanique** en milieu souterrain.

Ne pas confondre ces tissus avec le **suber**, un **tissu secondaire**.

- Notons que les racines s'associent souvent avec des **champignons mycorhiziens** ou peuvent encore s'associer avec des **bactéries de type « Rhizobium »**. Leur organisation s'en trouve modifiée (voir **plus loin**).



Poils absorbants
1. Relation du poil absorbant avec le sol. **2.** Remplacement fonctionnel de l'assise pilifère par la subérification de la couche de cellules corticales sous-jacentes.

▲ FIGURE 21. Le rhizoderme et sa subérification. D'après BREUIL (2007).

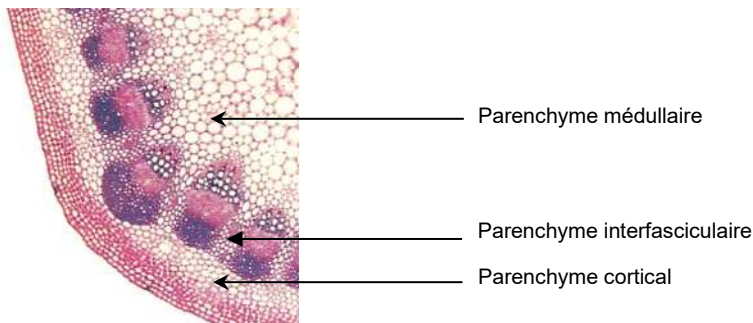


▲ FIGURE 22. Coupe transversale dans le rhizoderme d'une Angiosperme (MO, carmino-vert). D'après BOUTIN et al. (2010).

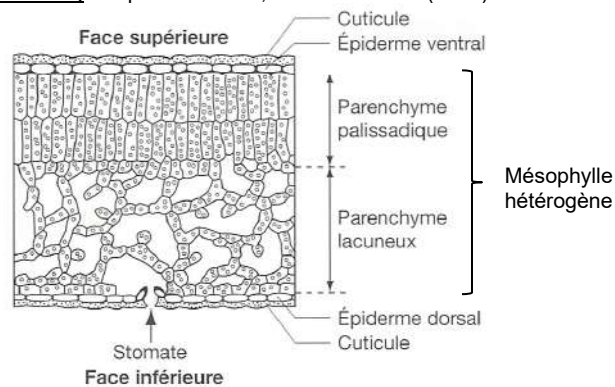
3. Les parenchymes primaires, des tissus de remplissage

a. Localisations principales dans les organes de structure primaire

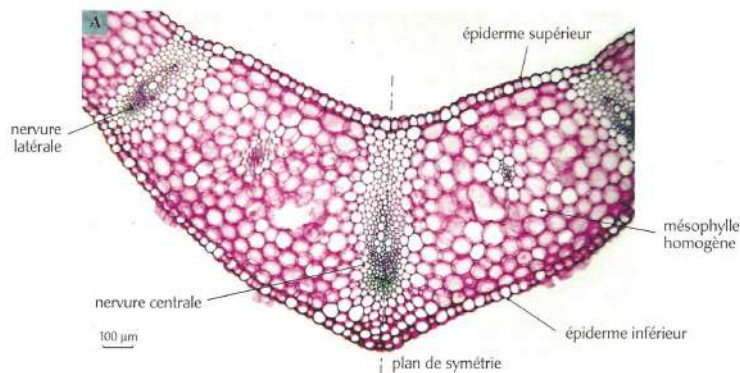
- Les **principales localisations** des parenchymes sont :
 - Au niveau des **tiges** (modérément à peu chlorophylliennes) et des **racines** (non chlorophylliennes) (figure 22) :
 - En **position centrale** = **parenchyme médullaire**
 - En **position périphérique** = **parenchyme cortical**
 - Entre les faisceaux cribrovasculaires** (dans les organes de l'appareil caulinaire) = **parenchyme interfasciculaire**
 - Au niveau des **feuilles** (souvent très chlorophyllien ; on l'appelle **mésophylle**) :
 - Dans les feuilles de 'dicotylédones', il est généralement **hétérogène** : **parenchyme palissadique** (partie **supérieure**) + **parenchyme lacuneux** (partie **inférieure**, riche en **lacunes aérifères**) (figure 23)
 - Dans les feuilles de **Monocotylédones**, il est **homogène** (figure 24).



▲ FIGURE 22. Coupe transversale de tige d'Eudicotylédone (MO carmino-vert ou bleu de toluidine). D'après PREVOST, REBULARD *et al.* (2020).



▲ FIGURE 23. Coupe transversale de feuille d'Eudicotylédone montrant le parenchyme hétérogène. D'après BREUIL (2007).



▲ FIGURE 24. Coupe transversale de feuille de Monocotylédone montrant le parenchyme homogène (MO, carmino-vert). D'après BOUTIN *et al.* (2010).

b. Principaux types fonctionnels

- Les parenchymes ont principalement pour principaux **types fonctionnels** :
 - Les **parenchymes chlorophylliens (= assimilateurs)** ou **chlorenchymes** dans lesquels on trouve des **chloroplastes** et qu'on n'observe **que dans les organes aériens**.
 - Les **parenchymes de réserve** qui permettent le **stockage de substances variées** dans tout type d'organe (racines, tiges, feuilles, hypocotyles...) :
 - Sous forme d'**amyloplast**es (amidon), d'**oléoplast**es (lipides), de **protéoplast**es (protéines) ;
 - Sous forme de **grains d'aleurone** (protéine) dans les **vacuoles** ;
 - Sous forme de **gouttelettes lipidiques** en émulsion dans le **cytosol** ;
 - Sous forme de **glucides solubles** (saccharose, inuline...) dans les **vacuoles**...
 - Les **parenchymes aquifères** ou **aquenchymes** qui présentent **des vacuoles riches en mucilages retenant l'eau** (adaptation aux milieux arides chez les **plantes grasses** ou **malacophytes**).
 - Les **parenchymes aérifères** ou **aérenchymes** qui **comprennent de larges espaces intercellulaires remplis d'air et qui assurent la flottaison** – les **échanges gazeux** – chez les **plantes aquatiques submergées**.

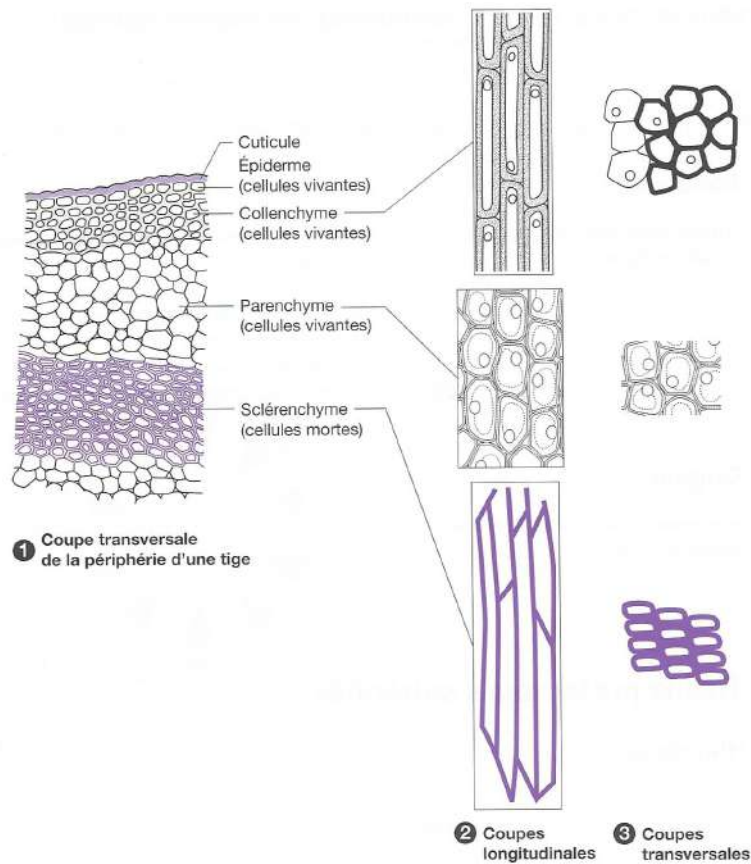
4. Collenchyme et sclérenchyme, des tissus primaires de soutien

a. Le collenchyme

- Le **collenchyme** est un **tissu de soutien formé de cellules vivantes à paroi pectocellulosique secondaire épaisse (plusieurs couches de cellulose)** (figures 25-26). **Les cellules du collenchyme sont souvent allongées (longitudinalement)** et étroitement **associées entre elles**. Il existe des **plasmodesmes**.
- On trouve souvent les collenchymes **sous l'épiderme** sous forme de **massifs** ou de **couronnes**. Certains collenchymes permettent une **relative souplesse** voire peuvent encore subir un **peu d'élongation cellulaire** si la paroi n'est pas trop épaisse.

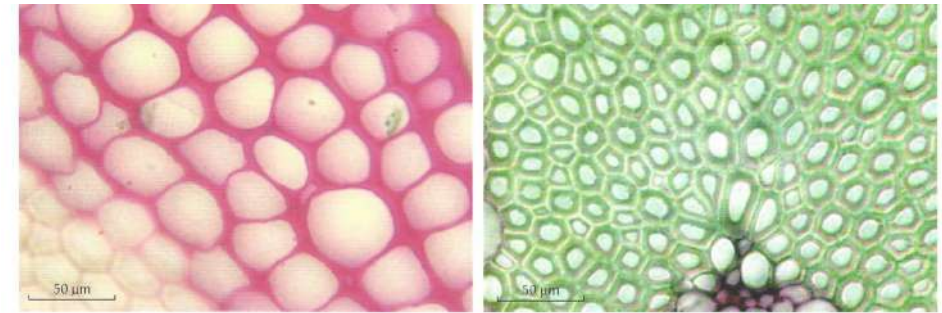
b. Le sclérenchyme

- Le **sclérenchyme** est un **tissu de soutien dont les parois sont imprégnées de lignine et dont les cellules sont mortes (formant des fibres plus ou moins allongées longitudinalement)** (figures 25-26).
- On trouve le sclérenchyme dans les **parties de la plante ne subissant plus d'élongation**.



Tissus de soutien primaires
1. Coupe transversale dans une tige d'aristoloche. **2.** Coupes longitudinales dans les tissus de soutien et de remplissage. **3.** Coupes transversales dans ces mêmes tissus.

▲ FIGURE 25. Collenchyme et sclérenchyme. D'après BREUIL (2007).



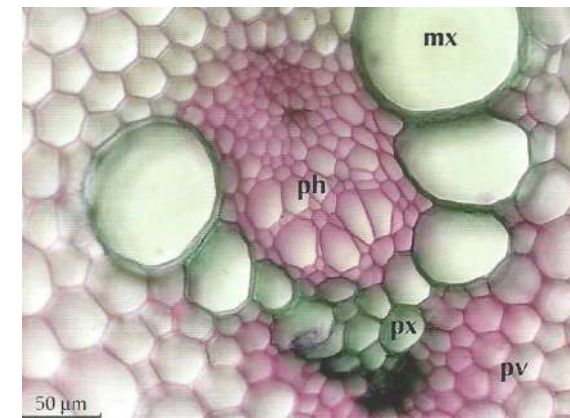
Collenchyme

Sclérenchyme

▲ FIGURE 26. Collenchyme et sclérenchyme en coupes transversales (MO, carmino-vert).
 D'après BOUTIN *et al.* (2010).

5. Xylème I et phloème I, des tissus conducteurs primaires

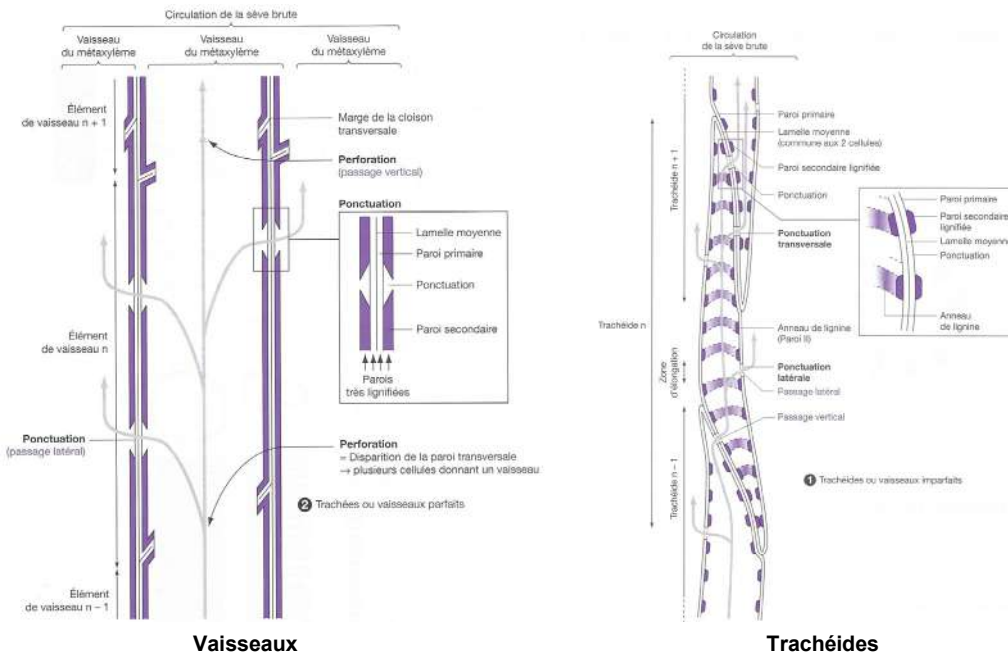
- Les **tissus conducteurs** assurent la **conduction des sèves** (*sève brute pour le xylème et sève élaborée pour le phloème*). Dans les **organes aériens**, ils sont regroupés en **massifs** où **xylème et phloème sont superposés** qu'on appelle **faisceaux conducteurs** ou **faisceaux cribro-vasculaires** (figure 27).



▲ FIGURE 27. Un faisceau cribrovasculaire (FCV) ou faisceau conducteur, réunion superposée du xylème I et du phloème I dans les organes caulinaires (MO, carmino-vert).
 [Ici de Monocotylédone... je changerai de cliché l'an prochain...]
 D'après BOUTIN *et al.* (2010).

a. Cytologie du xylème primaire

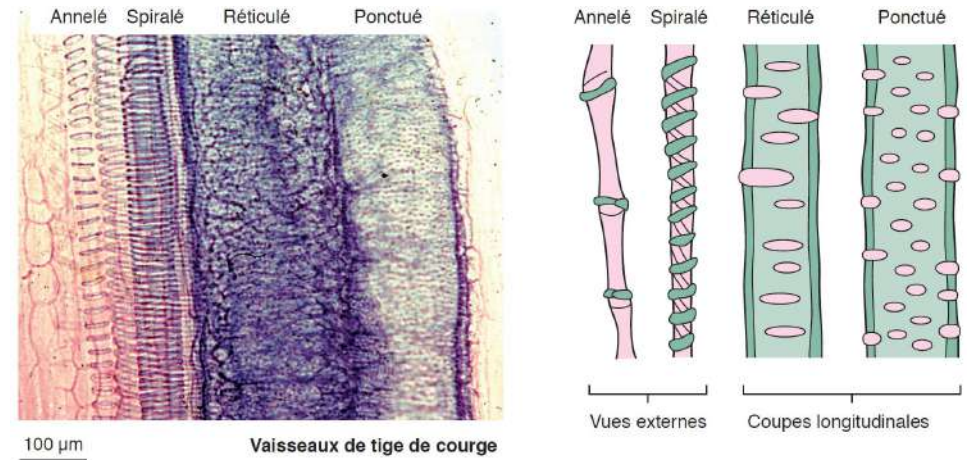
- Le **xylème primaire** comprend principalement **deux types de cellules** qui constituent les **éléments conducteurs** sont des **cellules mortes, allongées, à paroi secondaire portant des épaissements de lignine plus ou moins importants**. On peut distinguer deux types d'éléments conducteurs :
 - Les **vaisseaux parfaits** (= **trachées** = **éléments de vaisseaux** = **vaisseaux** tout court) qui **présentent des zones sans lignine qu'on appelle **punctuations** et ne présentent quasiment plus de parois transverses (présence de **perforations**)**, ce qui assure une continuité des cellules situées les unes au-dessus des autres, permettant la circulation de la sève brute (figure 28). On les trouve surtout dans le **métaxylème** (partie nettement différenciée du xylème) [on les retrouvera aussi dans le xylème secondaire].
 En fonction du **type d'ornementation latérale dû aux lignines**, on distinguera les **vaisseaux rayés, réticulés et ponctués** (figure 29).
 - Les « **vaisseaux** » **imparfaits** ou **trachéides** qui **présentent uniquement des **punctuations** (interruptions de la lignification pariétale) assurant le passage de la sève brute** (figure 28).



Vaisseaux

Trachéides

▲ FIGURE 28. **Vaisseaux vrais et trachéides**. D'après BREUIL (2007).

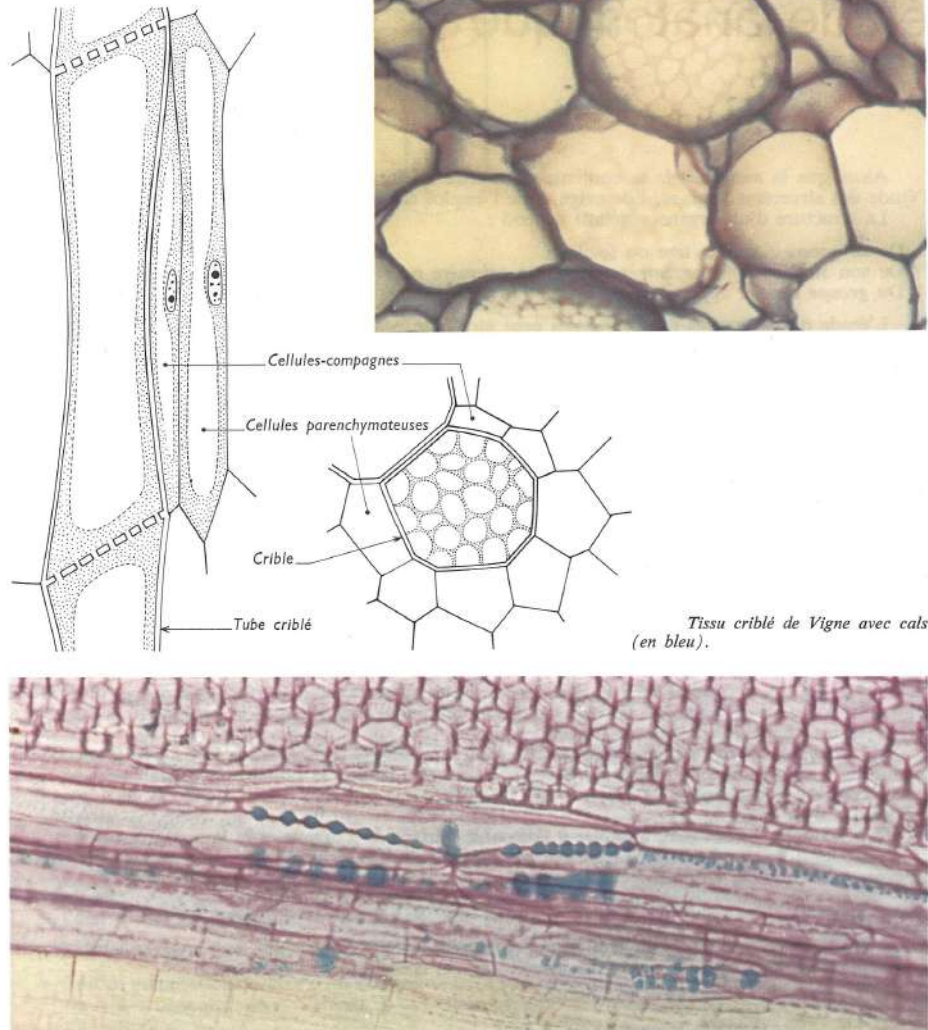


▲ FIGURE 29. **Typologie des éléments de vaisseaux**. D'après SEGARRA et al. (2015).

b. Cytologie du phloème primaire

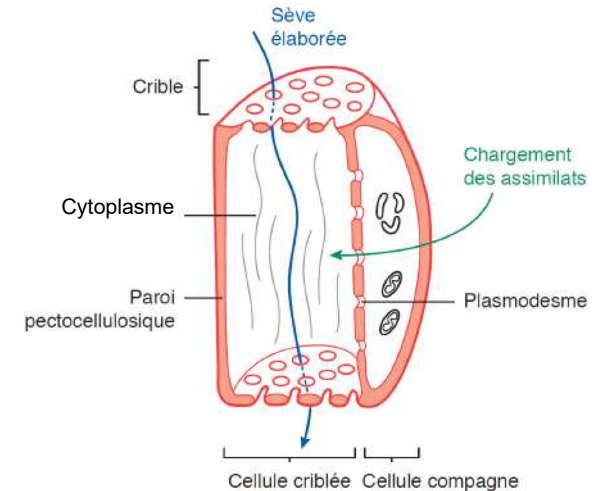
- Le **phloème primaire** (figures 30-31) comprend principalement **deux types de cellules** :
 - Les **cellules criblées** : **cellules dont l'enchaînement vertical forme les tubes criblés**. Il s'agit de **cellules vivantes, allongées, de petite taille (longueur jusqu'à 1 mm pour 0,01 mm de diamètre) et dont la paroi pectocellulosique est percée de petites perforations nommées **punctuations**, rassemblées en **cribles** transversalement** (notez que de la **callose** les obstrue à la mauvaise saison). Bien que vivantes, ces cellules n'ont **pas de noyau ni de vacuole** en fin de différenciation (mais on trouve quelques plastides et mitochondries modifiés, ainsi que du REL).
 - Les **cellules compagnes** : **cellules vivantes à noyau, à organites « classiques », fines et allongées associées à chaque cellule criblée qui participent à la fourniture d'énergie à la cellule criblée mais aussi (et surtout) à la charge ou la décharge du phloème**.

Tige de Cucurbitacée (fin) : étude du tissu criblé ; coupes longitudinale et transversale montrant des cribles.



▲ FIGURE 30. **Phloème en coupe transversale et longitudinale.**
D'après VINCENT (1964).

Une cellule criblée et sa cellule compagne forment le **complexe phloémien**.



▲ FIGURE 31. **Le complexe phloémien.** D'après SEGARRA et al. (2015).

c. Origine et mise en place des tissus conducteurs

a. Origine des tissus conducteurs primaires

- Le **xylème primaire** et le **phloème primaire** proviennent de la **différenciation de cellules issues des méristèmes primaires apicaux racinaire et caulinaire**. Ces cellules indifférenciées s'éloignent de leur méristème d'origine et forment le **procambium** dont les cellules génèrent les **tissus conducteurs**. Le procambium peut, dans les parties âgées des tiges ou racines, devenir un **cambium**.

β. Différenciation des tissus conducteurs primaires

- Au sein du **xylème primaire**, on peut distinguer le **protoxylème en pointe** et le **métaxylème aux cellules plus volumineuses**. Dans les **racines**, la **différenciation du xylème I est centripète** (elle va vers le centre). Dans les **tiges**, la **différenciation du xylème est centrifuge**.
- La **différenciation du phloème I est toujours centripète**, ce qui aboutit à une **disposition superposée de xylème et du phloème dans les tiges (ou encore les feuilles)** – formant alors des **faisceaux cribrovasculaires** – alors que ces tissus sont **alternés dans les racines** (figure 32).

6. Endoderme et péricycle, tissu d'interface interne

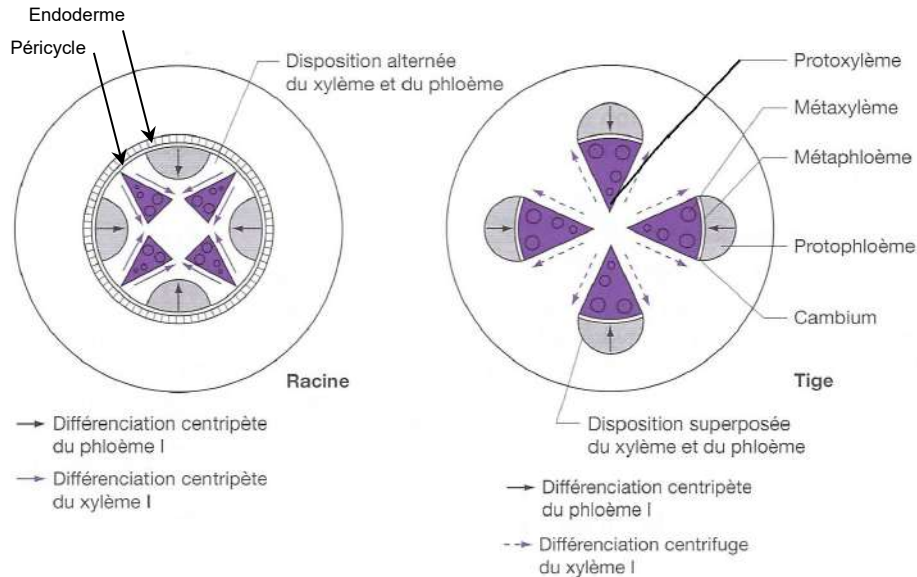
a. L'endoderme, assise la plus profonde de l'écorce des racines

- On appelle **endoderme** (figure 32) l'**assise la plus profonde du cortex (= écorce au sens botanique, non au sens commun) des racines** : cette **monocouche de cellules** comprend un revêtement de **subérine** (et parfois de **lignine**) forçant l'eau et les sels minéraux à emprunter la voie **symplasmique** quand ils atteignent la **stèle**.

- Chez les 'dicotylédones', la subérification est un **cadre entourant transversalement les cellules** qu'on nomme **cadre de CASPARY**. Chez les **Monocotylédones**, l'endoderme a une **forme « en U »** ou encore dite « **en fer à cheval** ».

b. Le péricycle, première assise du cylindre central (ou stèle) des racines

- Le **péricycle** est la **première couche de cellules la plus externe de la stèle des racines** ; la paroi des cellules est **primaire** dans les **jeunes tissus** puis **secondaire** quand ils **vieillissent**. Ce sont des **cellules vivantes de type parenchymateux**. Ce tissu **participe à la formation des racines secondaires** par **dédifférenciation** (mise en place d'un méristème secondaire) (figure 6).



Comparaison des sens de différenciation du xylème I et du phloème I dans la racine et dans la tige

Ces tissus se forment à partir du procambium. La différenciation du cambium est d'autant plus poussée que l'on se place dans les parties les plus âgées de la tige et de la racine et que l'on se situe vers l'intérieur pour la racine (différenciation centripète) et vers l'extérieur pour la tige (différenciation centrifuge).

▲ FIGURE 32. **Comparaison et formation des tissus conducteurs primaires.**
D'après BREUIL (2007).

7. Quelques données sur les tissus secondaires

Voir surtout le cours (Développement végétal) et le TP (Développement et anatomie des structures secondaires) de BCPST2

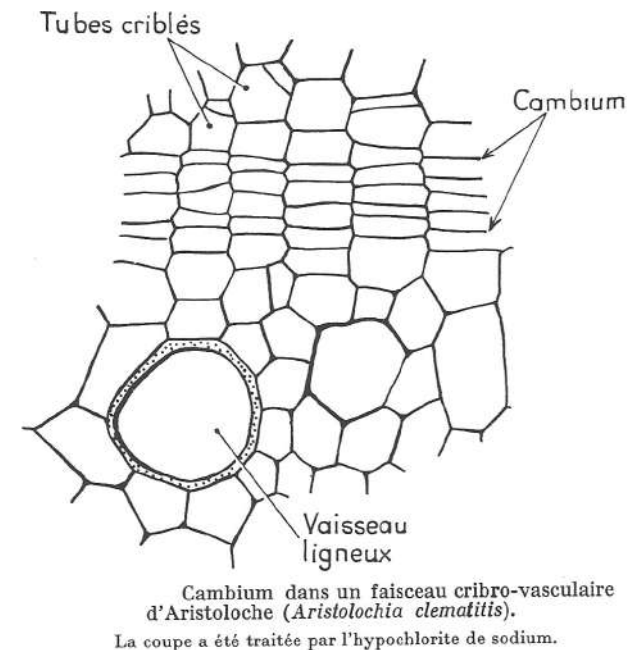
- Les **tissus secondaires** se trouvent dans les **racines** ou **tiges** de '**dicotylédones**' présentant une **lignification** mais se rencontrent aussi dans leurs **feuilles**. Ces structures assurent notamment la **croissance en épaisseur** des organes.

a. Cambium libéro-ligneux et phellogène, des méristèmes secondaires (= assises génératrices)

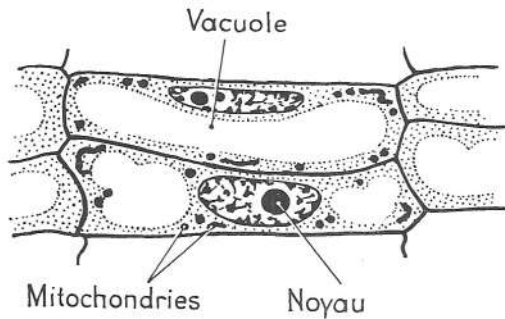
- Les **méristèmes secondaires** peuvent aussi s'appeler **cambiums (= cambia)** au sens large ou **assises génératrices**. On peut les détecter grâce à l'**alignement de leurs cellules** souvent **rectangulaires** (caractère non exclusif de ces cellules néanmoins).

a. Le cambium libéro-ligneux, assise générant les tissus conducteurs secondaires

- Le **cambium libéro-ligneux (= assise génératrice libéro-ligneuse)** ou plus souvent simplement « **cambium** » produit **initialement du xylème primaire et du phloème primaire** (figures 33) : il est vraiment actif lorsqu'il **produit du xylème secondaire ou bois (vers l'intérieur) et du phloème secondaire ou liber (vers l'extérieur)**. On le repère alors **entre ces deux tissus** grâce à ses **cellules basiquement rectangulaires alignées en files régulières** (souvent plusieurs couches) à **paroi cellulosique fine** (figure 34). Ce sont des **cellules vivantes** évidemment non différenciées (**paroi fine, gros noyau mais vacuome moins fragmenté que dans les méristèmes primaires**).



▲ FIGURE 33. **Localisation et allure histologique du cambium libéro-ligneux (entre xylème et phloème).** D'après CAMEFORT (1977).



▲ FIGURE 34. Cytologie des cellules cambiales (= cellules méristématiques secondaires).
D'après CAMEFORT (1977).

β. Le phellogène ou assise subéro-phellodermique, assise générant les tissus protecteurs secondaires (périderme)

- Le **phellogène** ou **assise subéro-phellodermique** se forme grâce à la **dédifférenciation** (= retour des cellules à un état indifférencié) de cellules du **parenchyme cortical** ou de **collenchyme**. C'est une assise de cellules à **paroi cellulosique fine** de forme proche des cellules cambiales libéro-ligneuses (**cellules basiquement rectangulaires alignées en files régulières**) situé en **position corticale** de l'organe.

Ne confondez pas :

- Assise subéreuse** : **tissu primaire** constitué d'une couche subérifiée en périphérie d'une racine primaire âgée. Quand il y a **plusieurs assises subéreuses superposées** [2-3] (cas des **Monocotylédones**), on parle de **subéroïde**.
- Assise subéro-phellodermique** = **phellogène** : **méristème secondaire** qui met en place le **phelloderme** et surtout le **liège** (= **suber**).
- Liège** = **suber** : **tissu secondaire** constitué de **plusieurs couches de cellules mortes et subérifiées** en **périphérie des organes secondaires**.

- Le **phellogène** **permet de produire des enveloppes protectrices externes aux tiges ou racines s'épaississant** : le **phellogène produit du liège** (= **suber**) vers l'**extérieur** et du **phelloderme** vers l'. L'**ensemble du phellogène et des deux tissus qui en dérivent** forme le **périderme**.

b. Xylème II et phloème II, des tissus conducteurs secondaires

a. Le xylème secondaire ou bois, un ensemble

i. Constitution cellulaire

- Le **xylème secondaire** ou **bois** est un **tissu constitué d'éléments de vaisseaux, de parenchyme ligneux** (à fonction de réserve) et de **fibres ligneuses** (à fonction de soutien).
- Les **trachéides** sont généralement **absentes** dans les bois des **Angiospermes** (il semblerait toutefois qu'il y en ait en faible quantité chez certaines espèces).

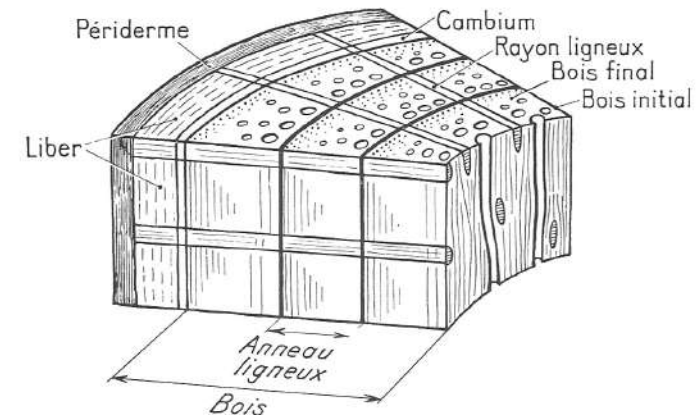
Contrairement aux **Gymnospermes** qui n'ont que des **trachéides** dans leur **xylème secondaire** (**bois homoxylé**), on dit que le **bois des Angiospermes** est **hétéroxylé** en référence à la **combinaison de fibres et de vaisseaux**.

Attention aux trachéides : certains ouvrages (notamment d'origine anglosaxonne) confondent les **fibres du bois** (à rôle non conducteur) avec les « **trachéides** » (à rôle conducteur, mais normalement le plus souvent absentes du bois des Angiospermes). Il semblerait donc que le terme « **trachéide** » puisse avoir **plusieurs acceptions**, soyez donc vigilants...

- Les **types cellulaires principaux** du bois sont donc au nombre de **trois** :
 - Les **vaisseaux**, avec les **mêmes caractéristiques que dans le xylème primaire**. Notons que leur **diamètre varie** en fonction de la **saison** à laquelle ils se mettent en place (voir b).
 - Le **parenchyme ligneux** (= **parenchyme xylémien**), **cellules vivantes parenchymateuses à paroi pectocellulosique plus ou moins lignifiée** (figure 14). Son rôle est essentiellement un **rôle de réserve** (tissu riche en **amidon**) voire de **défense contre les xylophages** (tissu riche en **tanins**). On peut distinguer :
 - Le **parenchyme vertical** à **cellules allongées verticalement**.
 - Le **parenchyme horizontal** à **cellules allongées radialement et formant des rayons ligneux**.
 - Les **fibres ligneuses** sont des **cellules mortes, allongées, disposées parallèlement aux éléments conducteurs et à paroi fortement lignifiée qui assurent un rôle de soutien**. Elles ne participent normalement pas à la conduction de la sève. Elles sont **alignées** et forment **50 à 80 % du bois**.

Remarque : on peut parfois trouver quelques fibres ou un peu de parenchyme ligneux dans le **xylème primaire**.

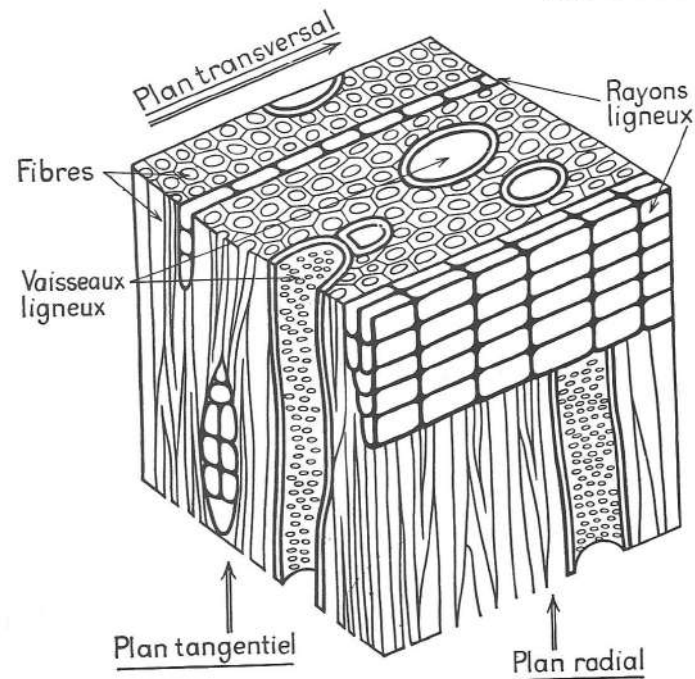
ii. Une organisation en anneaux concentriques laissant apparaître un bois initial et un bois final



▲ FIGURE 35. Bloc diagramme montrant l'organisation du bois. D'après CAMEFORT (1977).



Cliché H. CAMEFORT.

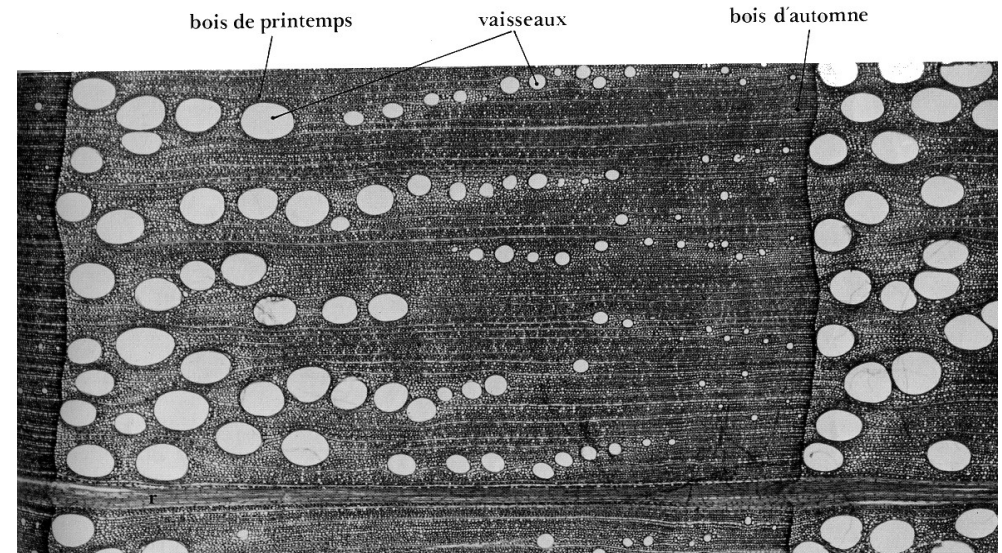


En haut : coupe longitudinale tangentielle dans un bois d'Érable (Gr : $\times 120$).

f, fibres ; r, rayon ligneux ; v, vaisseau.

En bas : bloc diagramme présentant la structure du bois d'Érable.

▲ FIGURE 36. Autre bloc diagramme montrant l'organisation du bois. D'après CAMEFORT (1977).



▲ FIGURE 37. Gros plan sur un cerne. (r = rayon ligneux). D'après ROLAND et al. (2008)

- Le **xylème secondaire** bien développé présente, **en coupe transversale, une structure en anneaux concentriques** ; on parle d'**anneau ligneux** ou de **cerne** (figures 35-36-37).
- Chaque **cerne** correspond à une **formation annuelle** :
 - La **partie claire et large** correspond au **bois initial** ou **bois de printemps** mis en place lors de la **reprise de la vie active**. Cytologiquement, les **vaisseaux** y ont un **diamètre important** (figure 37).
 - La **partie sombre et fine** correspond au **bois final** ou **bois d'automne** mis en place **avant l'arrivée de la mauvaise saison**. Cytologiquement, les **vaisseaux** y ont un **diamètre faible** (figure 37).

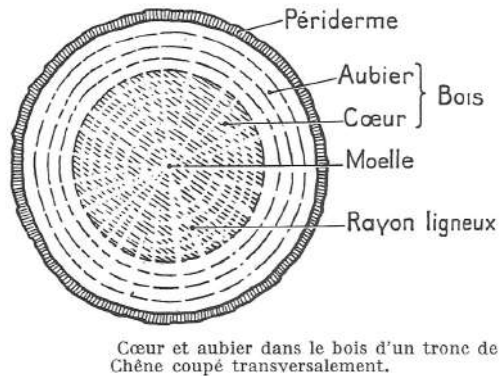
iii. La présence de rayons ligneux (un parenchyme secondaire de réserve)

- Dans le **sens radial**, on note la présence de **rayons ligneux (= rayons xylémiens)** qui sont des **formations plus claires constituées essentiellement de parenchyme ligneux à fonction de réserve** (figures 35-36).

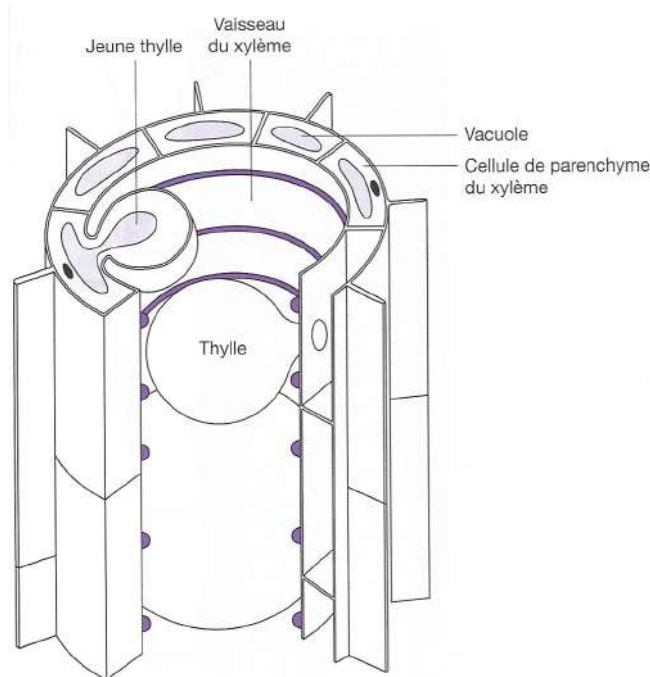
iv. Un bois de cœur ancien (duramen) et un bois tendre fonctionnel (aubier) dans les troncs ou racines âgés

- Dans les **troncs** ou les **racines âgées**, on note la présence de **deux parties dans le bois** (figure 38) :
 - Le **bois de cœur** ou **duramen** correspond à du **bois « mort » qui n'est plus fonctionnel** : la **sève brute n'y circule plus**. Cette partie est plus **sombre et plus dure** que l'aubier. Les **cellules du parenchyme ligneux y meurent** et les **vaisseaux sont souvent obstrués par des thylls** (qui sont des **excroissances de cellules parenchymateuses, formées à l'époque où celles-ci étaient vivantes, et qui accumulent – avant la mort de la cellule – des tanins, des résines... qui rigidifient la structure**. Voir figure 39).

- L'**aubier** est constitué du **bois encore fonctionnel où circule la sève brute** ; il est situé en **périphérie**. Des **thylles** s'y forment généralement en **automne** mais ils sont **résorbés au printemps** et les **cellules parenchymateuses** qui les forment **ne meurent pas**.



▲ FIGURE 38. Coupe transversale d'un tronc montrant le bois de cœur (duramen) et l'aubier. Liber non représenté. D'après CAMEFORT (1977).



▲ FIGURE 39. Formation d'une thylle. D'après BREUIL (2007).

β. Le phloème secondaire ou liber

- On appelle **phloème secondaire** ou **liber** comprend :
 - Des **cellules criblées** et **cellules compagnes** : *cellules semblables à celles du phloème primaire, la différence fondamentale résidant dans leur nombre plus important et surtout leur organisation en couches de cellules alignées.* Notons que le **liber** est beaucoup moins épais que le bois et se met en place beaucoup plus lentement.
 - Le **parenchyme phloémien** : *cellules vivantes parenchymateuses à fonction de réserve.* Elles prolongent les rayons ligneux et forment les **rayons libériens** ou **rayons phloémiens**.
 - Des **fibres de soutien** : *cellules mortes à rôle de soutien pouvant être un peu lignifiées.*

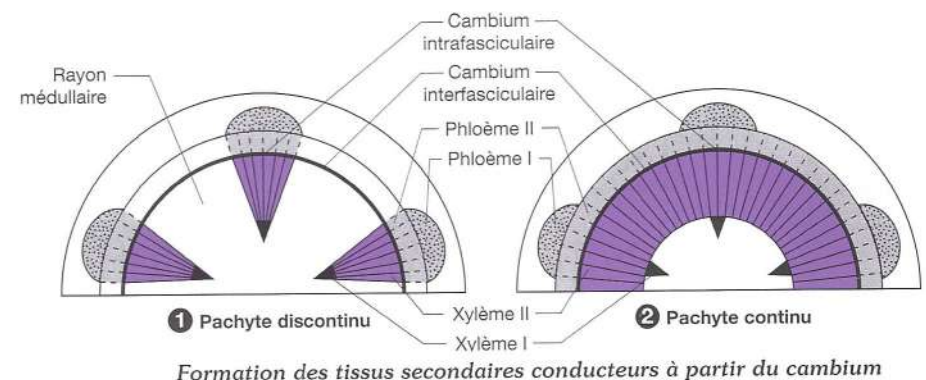
γ. La notion de pachyte continu ou discontinu

- On appelle **pachyte** (du gr. *pakhutês*, épaisseur) (**tableau IV**) l'**ensemble formé par le cambium libéro-ligneux et les deux tissus qui en dérivent : xylème II et phloème II (= liber)**. Initialement, le pachyte est constitué de **faisceaux cribro-vasculaires** qui acquièrent des **tissus conducteurs secondaires** (formant un **pachyte discontinu**) puis **ces tissus conducteurs secondaires finissent par se rejoindre et former un continuum (pachyte continu)** (**figure 24**).

▼ TABLEAU IV. Organisation spatiale d'un pachyte. D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

Bois	Cambium libéro-ligneux	Liber
Trachéides Éléments de vaisseaux Parenchyme vertical Fibres	Initiales fusiformes, longues, à l'origine du système vertical.	Tubes criblés Cellules compagnes Parenchyme vertical Fibres
Rayons ligneux	Initiales radiales, courtes, à l'origine du système horizontal.	Rayons libériens

Intérieur de l'organe ← → Extérieur de l'organe



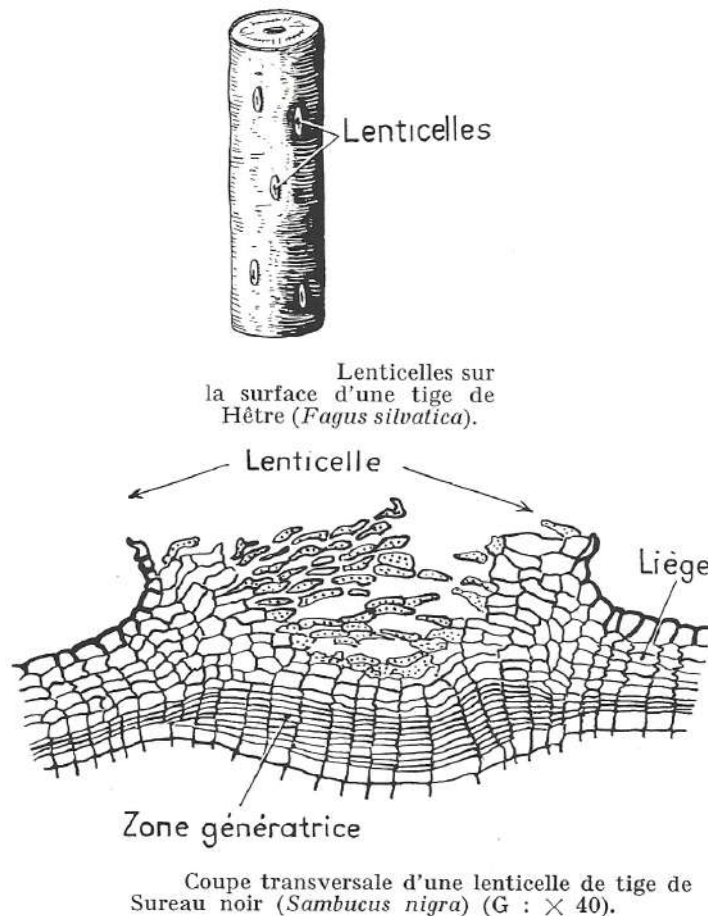
▲ FIGURE 40. Du pachyte discontinu au pachyte continu. D'après BREUIL (2007).

c. Phelloderme et suber (= liège), des tissus secondaires de revêtement formant le périderme

- Une assise subéro-phellodermique produit :
 - Vers l'extérieur : du **suber** ou **liège** constitué de plusieurs couches de cellules alignées dont la paroi est riche en subérine (figures 41-42). Dans les tiges ou racines âgées, il n'y a plus d'épiderme et le liège est le tissu le plus externe.

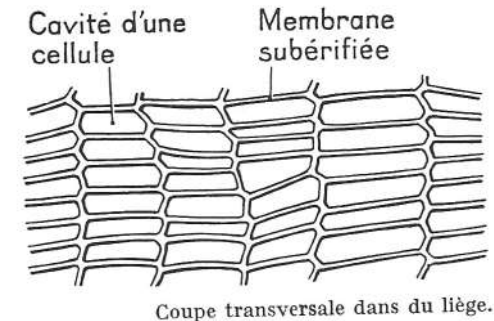
Attention, le suber n'est pas le seul tissu dont les parois contiennent de la subérine !

- Vers l'intérieur : du **phelloderme** (figure 41) constitué de quelques couches de cellules quadrangulaires alignées, à paroi cellulosique. Ce tissu est souvent assez réduit.



▲ FIGURE 41. **Liège (= suber) et lenticelles**. D'après CAMEFORT (2007).

- L'ensemble du phelloderme, du liège et de l'assise subéro-phellodermique s'appelle le **périderme** ; il correspond « l'écorce » des arbres au sens courant mais, pour le botaniste, **écorce** est synonyme de **cortex** (dans les troncs, tout ce qui est à l'extérieur du cambium constitue donc l'écorce ou cortex). La partie externe du périderme qui se desquame et se fissure porte le nom de **rhytidome**. Localement, le périderme présente généralement des **zones ovoïdes où le liège est plus fin, les cellules moins jointives et qui permettent les échanges gazeux** : ce sont les **lenticelles** (figure 41).



▲ FIGURE 42. **Liège (= suber)**. D'après CAMEFORT (2007).

E. Caractères morpho-anatomiques principaux et diversité des Fabacées

- À présent que nous connaissons le **plan d'organisation*** général d'une **Angiosperme** ainsi que son **histologie** nous sont **familiers**, il devient plus aisé de caractériser les **Fabacées**.

* On appelle **plan d'organisation** la **constitution anatomique et morphologique d'un organisme et notamment la disposition relative de ses parties**.

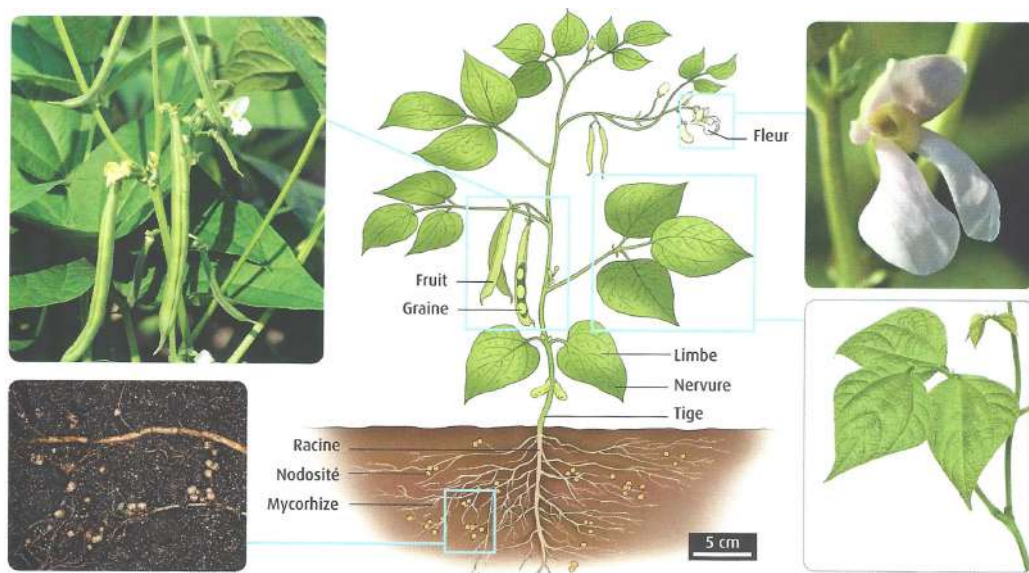
1. Un appareil végétatif herbacé ou ligneux

Voir figures 43-44

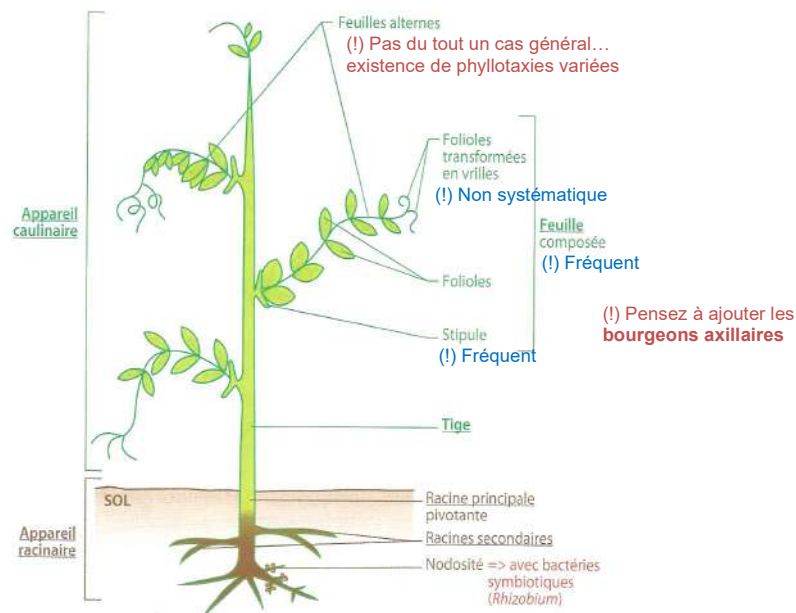
a. Un appareil racinaire plutôt pivotant, mycorhizé et pouvant présenter des nodosités

- Les **Fabacées** présentent généralement une **racine pivotante** pourvue de **nombreuses racines latérales**. Les racines réalisent des **symbioses** :
 - Des **mycorhizes**, **associations symbiotiques entre plantes et mycélium de champignons du sol**.
 - Des **nodosités**, **associations symbiotiques entre Fabacées et Bactéries (surtout du genre Rhizobium) produisant des protubérances racines**. Celles-ci ne sont **pas systématiques** et se mettent surtout en place en cas de **carence en azote du sol**.

DAUTEL et al. (2021) citent l'existence d'**organes de réserve souterrains** mais **sans en préciser la nature**... J'avoue n'avoir **pas trouvé d'informations** à ce sujet mais il faudrait sans doute que je creuse...



▲ FIGURE 43. Appareil végétatif d'un haricot *Phaseolus vulgaris* (Fabacées).
D'après PREVOT, REBULARD *et al.* (2020).



▲ FIGURE 44. Appareil végétatif 'type' d'une Fabacée. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

b. Un port herbacé ou ligneux

- On trouve tous les types de **ports** chez les **Fabacées** :
 - Des **herbacées** : Trèfles, Luzernes, Haricots, Fèves...
 - Des **buissons** : Ajonc nain...
 - Des **arbustes** : Ajonc d'Europe, Genêts...
 - Des **arbres** : nombreux Acacias, Robinier faux-acacia...
 - (Et même des **lianes** ?).

c. Une tige cylindrique, parfois ailée

- La **tige herbacée** de Fabacée est typiquement **cylindrique** (rien d'extraordinaire...) et parfois **ailée** (figure 45) (cas des Gesses *Lathyrus* spp. dont le Pois de senteur *Lathyrus odoratus*).



▲ FIGURE 45. Tige ailée de Gesse à larges feuilles (*Lathyrus latifolius*).
<https://plantes-sauvages-comestibles.com/la-gesse-a-larges-feuilles-comestible/>
Cliché N. DESHAYES (consultation octobre 2021)

d. Des feuilles à nervures ramifiées, souvent composées, souvent à stipules, parfois vrillées

- Les **feuilles** sont :
 - Primitivement alternes** mais la **phyllotaxie** (encadré J) peut en réalité varier ;
 - À **nervures ramifiées**, comme l'immense majorité des 'dicotylédones' et notamment des **Eudicotylédones** ;
 - Souvent composées**, malgré l'existence de **feuilles simples** chez diverses espèces ;
 - Avec une **foliole terminale** pouvant se transformer en **vrille** ;
 - Et la présence fréquente de **stipules** (**appendices foliacés insérés à la base du pétiole**) à la base de la feuille qui **parfois supplantent** même le limbe foliaire.



➤ FIGURE 46. Stipules de Gesse de prés (*Lathyrus pratensis*).
Cliché F. LE DRIANT (*FloreAlpes.com*) (consultation octobre 2021)

Encadré J Les feuilles et la phyllotaxie : une vue d'ensemble

D'après GODINOT et al. (2010)

Quelles sont les caractéristiques générales des feuilles ?

Une feuille comporte typiquement un **limbe**, un **pétiole**, des **stipules** et un ou plusieurs **bourgeons axillaires** (cf. Fig. 6). Elle a une croissance définie dans le temps (ce n'est pas un organe pérenne). Le **limbe** est une lame chlorophyllienne aplatie de forme très variée et parcourue de nervures dont la disposition est également variable d'une plante à l'autre. Le **pétiole** est l'intermédiaire entre la tige et le **limbe**. Les **stipules** sont de petits appendices verts et membraneux présents à la base du pétiole (ex. pois), mais qui sont absents ou réduits chez de nombreuses espèces.

Quelles sont les caractéristiques des feuilles de Monocotylédones ?

Les feuilles de Monocotylédones (Fig. 4) présentent moins de diversité que celles des Dicotylédones. Elles présentent généralement un **limbe entier** (Fig. 7) à **nervation parallèle** et leur base **engainante** est insérée au niveau d'un nœud de la tige. Elles n'ont pas de pétiole (feuilles **sessiles**).

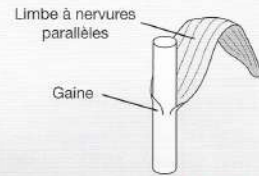


Figure 4
Feuille de Monocotylédone (ex. tulipe).

Savoir décrire les feuilles de Dicotylédones



Conseils méthodologiques

La morphologie des feuilles est l'un des critères retenus pour l'identification des espèces de Dicotylédones. Pour décrire une feuille de Dicotylédone, six critères sont à prendre en compte.

- **La disposition des feuilles sur la tige** (phyllotaxie, Fig. 5) : selon le nombre de feuilles par nœud, on distingue les **feuilles alternes** (une seule feuille par nœud, ex. orme), **opposées** (deux feuilles par nœud, ex. troène), **opposées décussées** (deux feuilles par nœud et angle de 90° d'un nœud à l'autre, ex. lilas) ou **verticillées** (au moins trois feuilles par nœud, ex. gaillet).

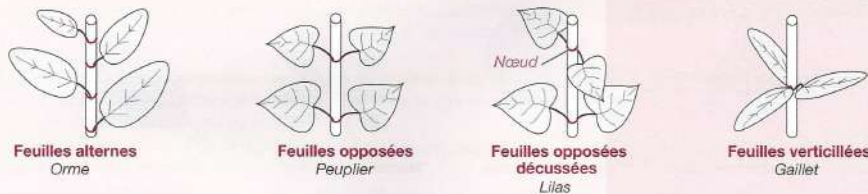


Figure 5
Arrangement des feuilles de Dicotylédones sur les tiges.

- **Le pétiole** : on distingue les feuilles **pétiolées** (présence d'un pétiole, ex. aulne) des feuilles **sessiles** (absence de pétiole, ex. chêne). Le pétiole peut éventuellement être engainant. Observez également la présence ou l'absence de **stipules**.
- **Une éventuelle subdivision du limbe** (Fig. 6) : on distingue les feuilles simples (limbe d'un seul tenant) des feuilles composées (limbe découpé en folioles autour d'une nervure principale, le **rachis**).

Ne confondez pas *feuille* et *foliole*. Pour les distinguer, repérez s'il y a ou non des bourgeons axillaires à la base des feuilles : seules les feuilles en possèdent.

Le **pétiole** est le pétiole particulier de chaque foliole d'une feuille composée.

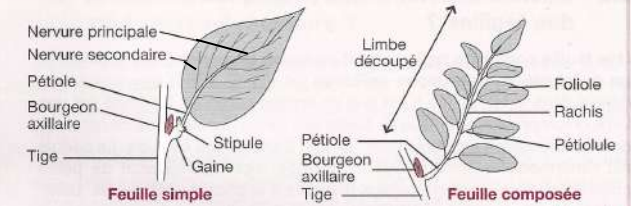


Figure 6
Morphologie d'une feuille simple et d'une feuille composée de Dicotylédones.

- **Les bords du limbe** (Fig. 7) : on distingue les limbes **entiers** (bords lisses), **dentés**, **lobés** ou **découpés**.



Figure 7
Les différents types de limbe de Dicotylédones.

Attention, il existe également quelques Dicotylédones présentant une **nervation parallèle**, comme le plantain par exemple (Fig. 8).

- **La nervation** (disposition des nervures sur le limbe, Fig. 8) : on distingue les feuilles à nervation **pennée** (nervures secondaires disposées de part et d'autre de la nervure principale), **palmée** (toutes les nervures partent de l'extrémité du pétiole) ou **pédalée** (trois nervures partent de l'extrémité du pétiole et portent des nervures latérales orientées vers la base de la feuille).

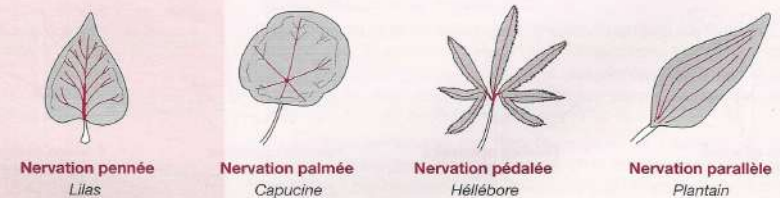


Figure 8
Les différents types de nervation des feuilles de Dicotylédones.

- **Les éventuelles particularités** : repérez également la présence de **poils**, d'une **couleur particulière**, d', de **vrilles** (organes permettant l'accrochage des plantes grimpantes à leur support ; ex. pois)...

Chez plus de 1000 espèces de Fabacées, on recense des **nectaires extrafloraux** (= **nectaires extranuptiaux** = **pseudonectaires**), **nectaires situés en dehors des fleur et sans lien avec la pollinisation, nourrissant des Insectes auxiliaires non pollinisateurs** (typiquement des prédateurs ou des parasitoïdes protégeant des phytophages). Il a été suggéré que beaucoup de Fourmis (figure 47) seraient aussi peut-être ainsi **détournées des nectaires floraux** (utilement réservés aux pollinisateurs) ou de la « tentation » d'un élevage de Pucerons.



➤ FIGURE 47. Fourmis venant lécher le nectar des nectaires extrafloraux situés sur les stipules de cette Vesce des haies (*Vicia sepium*).
Cliché G. GUILLOT (Zoom-nature.fr) (consultation octobre 2021)

2. Un appareil reproducteur (s. l.) caractéristique

a. Une fleur papilionacée, à pollinisation entomophile (= entomogame), et une inflorescence en grappe

- La **fleur papilionacée** (figure 48) des Fabacées (qu'on peut aussi appeler **Papilionacées**, rappelons-le) est une fleur **hermaphrodite** et **typiquement zygomorphe**, composée :
 - D'un **calice gamosépale** de 5 **sépales** (qui peuvent rarement se regrouper en lèvre comme dans les Genêts) ;

Le **calice** protège le **bouton floral** avant épanouissement et réalise un peu de **photosynthèse**.

- D'une **corolle** de 5 **pétales** avec un pétale supérieur important (l'**étendard**), deux pétales latéraux (les **ailes**) et un duo de pétales inférieurs plus ou moins soudés par des bords communs (constituant tous deux la **carène**) ;

Chez certaines espèces à fleurs très serrées (ex. Trèfles), les **pétales** peuvent tous se **souder** et former une **corolle gamosépale**.

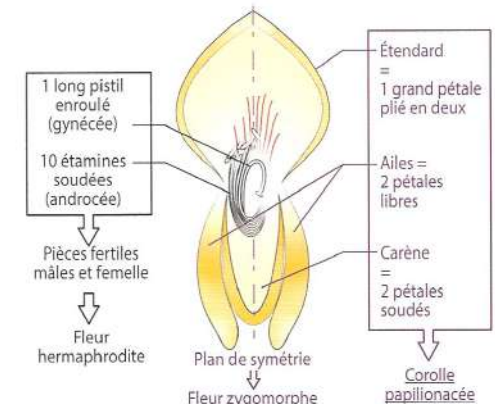
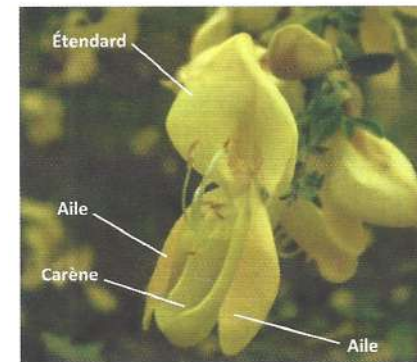
La **corolle**, dont les **vacuoles** de la plupart des **cellules** contiennent des **pigments hydrosolubles** (ici essentiellement des **anthocyanes**), a une fonction de **signalisation-attraction** vis-à-vis des **Insectes pollinisateurs** : la plante est **entomophile** ou **entomogame** (= à **pollinisation par les Insectes**). La **carène** (comme souvent les **pétales** bas dans les fleurs **zygomorphes**) fait office de « **piste d'atterrissage** » pour ces Insectes ; une **bascule des pièces florales** est alors possible. Les **nectaires** sont des **organes floraux généralement situés à la base des pièces florales et exsudant un liquide sucré, le nectar**, attirant et nourrissant les **pollinisateurs**.

- D'un **androcée** de 10 **étamines** libres ou liées selon les espèces, le cas le plus fréquent étant neuf **étamines soudées par les filets** et une **libre** ;

Les **étamines** sont composées d'un **axe** (le **filet**) et d'une **anthère**, lieu de production des **gamétophytes mâles** (**grains de pollen**).

- Et d'un **gynécée** d'un seul **carpelle** (**uniloculaire**) **allongé et porteur de nombreux ovules campylotropes à placentation pariétale, évidemment surmonté d'un style** (de structure variable) et d'un **stigmate**, le tout formant un **pistil**.

- Le **stigmate** permet la **captation**, la **fixation** (par des sécrétions plus ou moins mucilagineuses) et la **réhydratation** des **grains de pollen**.
- Le **style** comprend des **tissus guidant, nourrissant et hydratant le tube pollinique** en croissance.
- L'**ovaire** comprend et protège des **ovules**, ceux-ci s'ancrant par un **funicule** sur un **tissu nourricier** nommé **placenta**, au sein desquels se trouvent pour chacun un **sac embryonnaire** (**gamétophyte femelle**) subissant une **double fécondation** par le **tube pollinique**.



▲ FIGURE 48. Fleur d'une Fabacée (Genêt à balai *Cytisus scoparius*).
D'après DAUTEL et al. (2021).

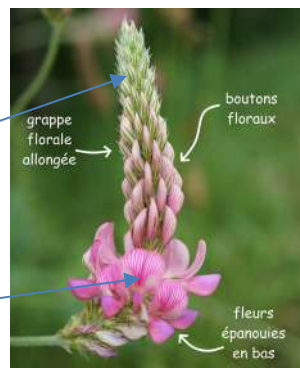
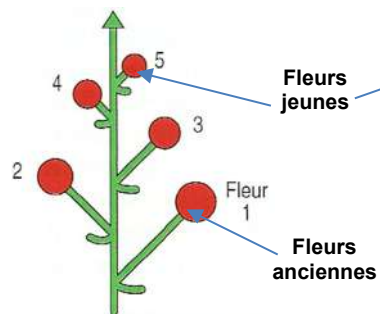
Formule florale fréquente : ♀ • | • (5S) 3P+(2P) (9E)+1E 1C

- L'**inflorescence** est toujours une **grappe** (figure 49), c'est-à-dire une **inflorescence à croissance indéfinie avec mise en place latérale des fleurs par le MAC (méristème apical caulinaire) qui demeure donc fonctionnel**. Il s'ensuit des fleurs plus anciennes à la **base** et en **périphérie** de &l'inflorescence.

Et les bractées ?

Un **certain nombre** d'espèces est **dépourvu de bractée** mais ce n'est **pas majoritaire**. Certaines **bractées** sont **par deux** (à la **base** des fleurs ou des **inflorescences**) et sont « **stipuliformes** » de sorte qu'elles sont **parfois appelées stipules** (même si, en théorie, cette structure est foliaire).

Bourgeon terminal avec MAC toujours fonctionnel → croissance indéfinie



▲ FIGURE 49. **Grappe de Fabacée (*Sainfoin Onobrychis viciifolia*).**

D'après MORÈRE, PUJOL et al. (2003).

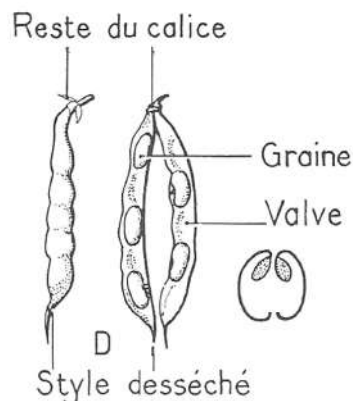
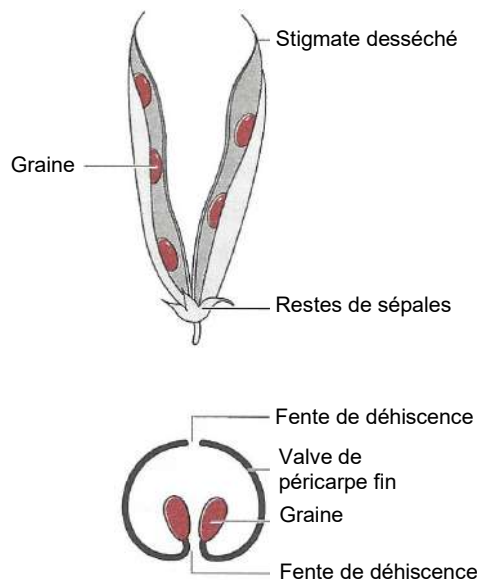
et <https://notesdeterrain.over-blog.com/2021/06/sainfoin.html> (consultation octobre 2021)

Super lien avec clichés légendés

b. La gousse, un fruit typique renfermant des graines exalbuminées riches en réserves à dissémination typiquement barochore

Voir cours et TP de BCPST2

a. Le fruit



▲ FIGURE 50. **Gousse (= légume au sens botanique) de Fabacée : deux représentations.**

D'après KLEIMAN (2001) et CAMEFORT & BOUÉ (1980)



▲ FIGURE 51. **Gousse de Lotier corniculé (*Lotus corniculatus*).**

<https://notesdeterrain.over-blog.com/2020/04/famille-des-fabaceae.html> (consultation octobre 2021)

Super lien avec clichés légendés

- Le fruit des Fabacées est une **gousse** ou **légume** (au sens botanique traditionnel) [encadré K] qui est un **fruit sec déhiscent allongé présentant deux fentes de déhiscence longitudinales et dont les graines sont à placétation pariétale** (figures 50-51).

L'ouverture ventrale correspond à la **ligne de suture du carpelle** et l'ouverture dorsale correspond à la **nervure principale du péricarpe**.

- Comme il y a **ouverture spontanée des fruits par déhiscence (suite au dessèchement en l'occurrence) avec dispersion des semences**, on peut parler d'**autochorie**, même si celle-ci est plutôt modérée chez les Fabacées. Les **graines, volumineuses**, subissent ensuite une **chute et un déplacement par gravité** qu'on peut nommer **barochorie** (encadré L).

- Essayons de proposer une **diagnose** de ce fruit :

Diagnose d'une gousse

- Organe **massif**, renfermant des **graines**, pourvu d'un **tégument** (= **péricarpe**) et présentant des **parties florales desséchées ou flétries** (style, sépales...) ⇒ **FRUIT**
- Fruit **seul / unique**, non immédiatement associé à des entités semblables ⇒ **FRUIT SIMPLE** (dérivant d'un **carpelle unique** – **cas ici** – ou de **carpelles soudés**)
- Péricarpe fin et peu expansé**, se **desséchant à maturité** (mais **pas sec avant maturité** !) ⇒ **FRUIT SEC**
- Fruit présentant **une ou plusieurs zones d'ouverture préférentielle** s'ouvrant généralement à maturité sous l'effet de la **dessiccation** + **Graines multiples** ⇒ **FRUIT SEC DÉHISCENT**
- 2 fentes de déhiscences** + **une seule loge carpellaire** (1 seul carpelle) ⇒ **GOUSSE** (fruit typique des **Fabacées**)

- Une **diversité** dans la **forme** mais aussi la **différenciation** des **gosses** peut s'observer (figure 52) : une **fausse cloison** peut apparaître (ex. Astragales), la **déhiscence** peut être **perdue** (ex. fruit de l'Arachide (cacahuète), fruit du Sainfoin devenu un akène...)...

Encadré K Les légumes au sens courant : un ensemble peu homogène

➤ Le mot « **légume** » au sens botanique a disparu mais reste utilisé dans le langage courant sans définition rigoureuse : il désigne classiquement **toute partie comestible d'une plante potagère, c'est-à-dire une plante utilisée dans l'alimentation humaine dont la culture relève du maraîchage**. On y inclut des fruits, des graines, des parties végétatives (tiges, racines, organes de réserve...)...



▲ FIGURE 52. Gousses variées de Fabacées.
D'après Wikipédia

Encadré L Les modalités de dissémination des semences

Notions de semence (= diaspore) et de dissémination

➤ Les **graines** et les **fruits** des **Angiospermes** constituent les **semences (= diaspores)** qui sont, au sens botanique, les **structures reproductives qui permettent la dissémination de l'espèce**.
➤ On appelle **dissémination** les **processus qui assurent la dispersion de structures reproductives à l'origine d'un nouvel individu, ce qui permet l'augmentation de l'espace occupé par une espèce donnée au sein d'un milieu**. Ce sont soit les fruits, soit les graines, soit les deux qui subissent ce processus. *In fine*, ce sont bien les **graines** qui sont à l'origine de nouveaux individus.

Principales modalités de dissémination (les « -chories ») : anémochore, barochorie, zoochorie, autochorie, hydrochorie

➤ Les **principales modalités de dissémination des fruits ou des graines** qui en proviennent (= « -chories ») sont (**tableau**) :

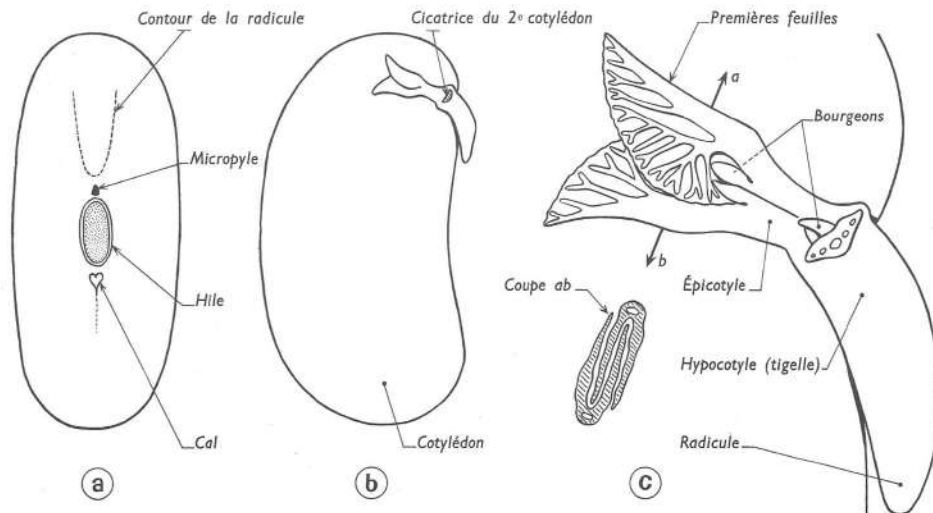
- L'**anémochorie** : **dispersion des semences par le vent**. Le transport peut alors s'effectuer sur de **grandes distances**.
- La **barochorie** : **dispersion des semences issu de leur chute lourde, sous leur propre poids, assurant un transport à faible distance, au pied de la plante**.
- La **zoochorie** : **dispersion des semences par les Animaux (entomochorie si Insectes, ornithochorie si Oiseaux...)** suite à leur **ingestion (endozoochorie)** ou après **accrochage sur le tégument animal (épizoochorie)** (les Animaux peuvent aussi faciliter un transport de semence **au moment de la prise alimentaire**, déplaçant alors la semence alors qu'ils la consomment). Le transport peut s'effectuer sur de **grandes distances**.
- L'**autochorie** : **dispersion des semences par la plante elle-même, souvent par explosion ou déhiscence forte du fruit**.
- L'**hydrochorie** : **dispersion des semences par l'eau**.

Autochorie (du grec <i>auto</i>, soi) Fruits explosifs (balsamine) Transport à courte distance	
Barochorie (du grec <i>baros</i>, poids) Fruits et/ou graines lourds tombant par son propre poids au pied de la plante mère en traversant le feuillage (cupule avec châtaignes) Transport à très courte distance	
Anémochorie (du grec <i>anemo</i>, vent) Fruits et/ou graines légers, petits, à aigrettes plumeuses (akène de pissenlit) ou à ailes (samare d'érable) faisant prise au vent Transport à grande distance	
Hydrochorie (du grec <i>udôr</i>, eau) Fruits en coupe (<i>Mitella</i>) aux graines disséminées par les gouttes d'eau reçues près des torrents Espèces aquatiques aux fruits et/ou graines disséminés par les courants Transport à grande distance dans le cas des courants fluviaux ou marins	
Zoochorie (du grec <i>zoo</i>, animal) Fruits et/ou graines munis de crochets (bardane) ou d'aiguillons s'accrochant au pelage, au plumage ou aux vêtements (épizoochorie) D'autres fruits et/ou graines ingérés par l'animal (endozoochorie) Transport à grande distance par les animaux migrateurs	

➤ TABLEAU. Les modalités de dissémination de semences chez les Angiospermes.
D'après MEYER *et al.* (2008)

β. Les graines

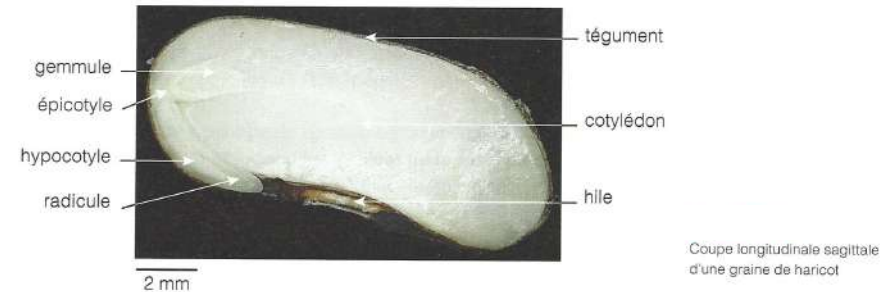
- Les **graines**, dérivant des **ovules**, peuvent **passer la mauvaise saison** et assurent du **développement différé** d'un **nouvel individu** ; elles sont caractérisées par :
 - Un **tégument** (parfois nommé **spermoderm**) dérivant des **téguments de l'ovule** ;
 - Des **réserves**, situées **soit dans un tissu spécialisé (albumen) (graines albuminées)**, **soit dans des cotylédons transformés en cas de résorption de l'albumen (graines exalbuminées)** ;
Les cotylédons sont normalement les premières feuilles embryonnaires d'une plantule.
 - Un **embryon végétal** ou **plantule**, ébauche du futur individu.
- Les graines de **Fabacées** (figures 53-54) :
Proposition de diagnose : tableau
 - Dérivent d'un **ovule campylotrope** (« couché »),
 - Sont **exalbuminées** (les réserves sont dans les cotylédons, transformées ici en organes de stockage)
 - et souvent plutôt **massives** d'où la **barochorie fréquente** ;
 - les **réserves** étant de **nature variée** : réserves **amylacées** (amidon), **protéiques** (une conséquence de la symbiose avec les *Rhizobium*) et **lipidiques**...
 - ... mais avec une **prédominance** pour chaque espèce : **graines amylacées** chez les Pois, Haricots, Fèves, Lentilles... **graines oléagineuses** chez l'Arachide... **graines protéagineuses** chez le Soja...



La graine du Haricot.
a : aspect d'ensemble ; b-c : dissection de la graine.

▲ FIGURE 53. **Graine de Haricot.**
D'après VINCENT (1974).

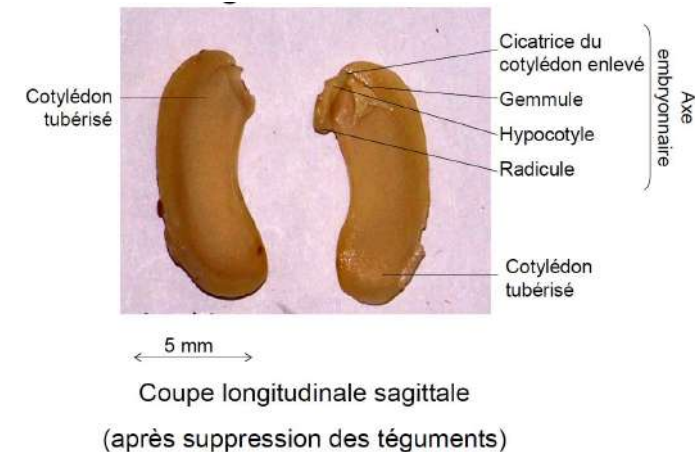
La dissection d'une graine de haricot par ouverture selon le plan de symétrie met en évidence 2 cotylédons bien visibles qui remplissent la graine, limitée par les téguments. Les cotylédons sont hypertrophiés car gorgés de réserves principalement glucidiques sous forme d'amidon. En séparant les deux cotylédons, on observe un embryon bien visible avec radicule, hypocotyle, gemmule et les premières feuilles (figure 54).



▲ FIGURE 54. **Graine de Haricot disséquée.** D'après SEGARRA et al. (2014).

Ainsi, on retrouve de façon externe et de façon interne les structures constitutives d'un ovule : ceci prouve que la graine dérive d'un ovule. Dans ce cas précis, il n'y a pas d'albumen, toutes les réserves sont dans les cotylédons, il s'agit d'une **graine exalbuminée**. Étant donné la présence de deux cotylédons, la graine de haricot est une graine de **dicotylédone**.

D'après SEGARRA et al. (2014)



▲ FIGURE 55. **Une autre vision.** Document C. PERRIER, BCPST2, Lycée du Parc (Lyon).
<http://agrovetoparc.free.fr/BCPST2/TP/BV5%20-%20Graines%20et%20germinations%20d'Angiospermes.pdf> (consultation novembre 2015)

Il y a **deux cotylédons** chez les '**dicotylédones**'.

▼ TABLEAU V. **Graine de Haricot : éléments de diagnose.**

En grisé : peu important

Observations	Interprétations	Conclusions
- Organe largement tubérisé	Cela révèle la présence de réserves (→ organe de résistance , adapté au passage de la mauvaise saison) <i>NB Déshydratation → Vie ralentie</i>	C'est donc une graine
- Présence d'une plantule (radicule, tigelle, feuilles embryonnaires)	C'est un embryon (→ organe de développement et de dissémination) <i>Vocabulaire associé : tigelle (hypocotyle / épicotyle), radicule, gemmule, cotylédons...</i>	
- Présence d'une enveloppe protectrice (que l'on peut ici ôter)	Ce sont des téguments (→ organe de résistance , adapté au passage de la mauvaise saison)	
- Présence d'une cicatrice	C'est sans doute la cicatrice du funicule qui alimentait la graine = le hile	Cela confirme que c'est une graine
- Présence d'un orifice où le tégument s'amincit	C'est probablement le lieu de pénétration du tube pollinique lors de la fécondation = le micropyle	
- Proximité entre hile et micropyle - Absence de raphé [- Aspect courbe de l'embryon]		La graine dérive sans doute d'un ovule campylotrope
- Les feuilles embryonnaires visibles sont très réduites et composent la gemmule (bourgeon embryonnaire)	Les « vraies » premières feuilles embryonnaires (= cotylédons) ont donc probablement été modifiées et tubérisées → les réserves sont donc cotylédonaires .	C'est une graine exalbuminée
- Pas d'autre tissu de réserve apparent	L' albumen semble avoir été résorbé lors du développement embryonnaire	
- Présence de deux cotylédons		C'est une graine de ' dicotylédone '
- La coloration au lugol (pensez à gratter un peu) révèle la présence d'amidon - Le montage de prélèvement de cotylédons entre lame et lamelle permet d'observer, en coloration au lugol , des amyloplastes .		Les réserves sont de nature amylacée

Un peu de vocabulaire :

- **Hile** : zone d'insertion de l'ovule puis de la graine sur le placenta (où se trouvait le funicule).
- **Micropyle** : zone d'amincissement des téguments (correspondant à la zone où le tube pollinique a jadis pénétré dans le sac embryonnaire).
- **Raphé** : petite saillie dans l'épaisseur des téguments de la graine héritée d'une vascularisation particulière de certains ovules (ovules anatropes). [absent ici]
- **Cal** : tissu de cicatrisation.
- **Gemmule** : bourgeon (apical caulinaire) de la plantule.
- **Cotylédons** : premières feuilles embryonnaires conservées comme telles (gr. albuminées) ou transformées en réserves (gr. exalbuminées).
- **Tigelle** : tige embryonnaire.
- **Hypocotyle** : partie de la tige située entre les cotylédons (soit le niveau d'insertion des premières feuilles) et le collet.

- **Épicotyle** : partie de la tige située au-dessus des cotylédons (donc de l'insertion des premières feuilles).
- **Radicule** : racine embryonnaire.

3. Un aperçu de la diversité

Revoir les figures 1-2 au début

a. Considérations taxonomiques

- Alors que certains auteurs anciens distinguaient un **grand groupe des Légumineuses** (notamment caractérisés par la **gousse**) et la famille, plus restreinte, des **Fabacées** dont étaient extraites les **Mimosacées** et les **Césalpinacées** aux fleurs différentes, la **classification actuelle (APG IV)** reconnaît **une seule grande famille** où les **Mimosoideae** (aux fleurs actinomorphes), les **Caesalpinioideae** (fleurs pseudo-papilionacées) et les **Faboideae** ou **Papilionoideae** (fleurs papilionacées typiques) sont **rassemblés en une seule famille des Fabacées = Légumineuses = Papilionacées**.
- Nombre d'espèces : **moins de 20 000** (Thomas et al. : 17 800 spp. dont 360 en France).

β. Quelques exemples d'espèces représentatives

- On peut citer comme exemples :
 - Des espèces fréquentes dans les **prairies** : **Trèfles** (*Trifolium* spp.), **Luzernes** sauvages (*Medicago* spp.), **Vescs** (*Vicia* spp.), **Lotier** (*Lotus corniculatus*), **Métilots** (*Melilotus* spp.)... Elles ont des **rôles écosystémiques** (= **liées au fonctionnement des écosystèmes et à la biodiversité**) comme
 - la participation au **cycle de l'azote**, les **nodosités** augmentant la quantité d'**azote organique** dans les écosystèmes ; la **biomasse des Fabacées qui se décomposent ensuite enrichit les sols en azote** : c'est un **engrais vert**.
 - la **décompaction du sol** en lien avec un **important système racinaire** qui peut être très profond (jusqu'à 2 m pour la Luzerne cultivée !)
 - l'attraction d'une **biodiversité importante**, comme **bon nombre d'espèces d'Abeilles attirées par les Fabacées** : on dit que ce sont des **plantes mellifères**.
 - Des **espèces alimentaires** (pour l'homme ou le bétail) dont est consommée la **graine** :
 - **Pois** (*Pisum sativum*), **Haricot** (*Phaseolus vulgaris*), **Fève** (*Vicia faba*), **Lentille** (*Lens culinaris*)... [amidon]
 - **Arachide** (*Arachis hypogaea*) [huile]...
Le saviez-vous ? Lorsqu'elle pousse, l'Arachide enterre ses gousses dans le sol...
 - **Soja** (*Glycine max*) [huile + protéines]
 - **Réglisse** (*Glycyrrhiza glabra*) (!) extrait de racines
 - Des **espèces fourragères**, alimentant le **bétail** : **tourteaux** de **Soja**, **Luzernes** (*Medicago* spp., notamment la version cultivée *Medicago sativa*), **Trèfles**, **Vescs**, **Sainfoin**...

(!) Les **Fabacées** étant plus riches en protéines que les autres familles de plantes (une des conséquences des **nodosités**), leur utilisation assure un **apport azoté** au bétail.

Derrière les **Poacées** (Riz, Blé notamment), les **Fabacées** sont la **deuxième famille d'Angiospermes** la plus consommée dans l'alimentation humaine.

Ses légumes verts

- sont riches en fibres et en fer (Pois, Haricots verts...)
- et ses légumes secs,
- quoique pauvres en vitamines,

- sont **riches en protéines** : les Fabacées contiennent en moyenne **20-25 % de protéines** (jusqu'à 45 % dans le Soja !) alors que la **viande** n'en contient que **16-25 %**,
- apportent **six des huit acides aminés essentiels** (= **acides aminés non ou insuffisamment synthétisés par l'organisme humain et devant donc être apportés par l'alimentation**),
- ont un **faible indice glycémique**, avec une **partie de leur amidon** difficilement digestible,
- sont **sans gluten**,
- sont donc **largement utilisés** dans les **régimes végétariens** ou **végétaliens**,
- et constituent un outil de choix pour l'**industrie vegan** afin de produire des **produits substitutifs à la viande** dont certains ont des origines ancestrales, notamment dans la **cuisine asiatique** (lait de soja, tofu, tempeh...) alors que d'autres sont très **modernes** (charcuterie *vegan*...).

- Des **espèces ornementales** ou **sauvages** : Mimosas (*Acacia* spp.), Cytise (*Laburnum anagyroides*), Genêt (genres variés), Glycines (*Wisteria* spp.), Robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*), Lupins (*Lupinus* spp.)...
- Des **espèces médicinales** : cosses de Haricots (diurétique), Coronille (cardiotonique)...
- Des **espèces permettant l'amendement des sols** (grâce aux **nodosités**), les fameux **engrais verts** dont nous parlions : assurant leur **recharge en azote** dans le cadre d'une **rotation des cultures** et pouvant être ensuite donnée en **fourrages** pour le **bétail** : Luzerne cultivée (*Medicago sativa*), Féverole (*Vicia faba*), Trèfle cultivé (plusieurs espèces).



▼ **TABLEAU VI. Caractéristiques des Fabacées : une vision synthétique.**
Extrait (modifié, actualisé 2021) d'un tableau original produit en ATS Bio (2015, 2016)

Élément morpho-anatomique			Fabaceae (= Leguminosae)
Appareil végétatif	Appareil souterrain	Appareil racinaire	Racine pivotante avec de nombreuses racines latérales
		Particularités	Présence de nodosités (symbioses avec des Eubactéries fixatrices de diazote <i>Rhizobium</i> sp.)
	Appareil caulinaire (partie aérienne)	Port	Majoritairement herbacé en zone tempérée Majoritairement arborescent en zone tropicale
		Tige	<i>Cylindrique</i> , parfois <i>ailée</i>
		Feuilles	Feuilles à nervures ramifiées , le plus souvent composées (= limbe divisé en folioles) et le plus souvent pourvues de stipules (= feuilles réduites insérées sur le pétiole au niveau de son branchement sur la tige)
	Particularités	La foliole terminale se transforme parfois en vrille	
Appareil reproducteur (sens large)	Inflorescence		Grappe (= croissance indéfinie, mise en place des fleurs centripète, fleurs les plus vieilles à l'extérieur)
	Fleur (app. repr. sens strict)	Formule	• (5S) + 3P + (2P) + 10E + 1C 2 pétales sont soudés (carène)
		Diagramme	 Vesce commune <i>Vicia sativa</i> ♀ • (5S) 3P+(2P) (9E)+1E 1C
		Particularités	▪ Fleur « papilionacée » : 5 pétales caractéristiques (1 étendard , 2 ailes et une carène faite de 2 pétales soudés) ▪ Étamines libres ou le plus souvent 9 soudées et 1 libre (ci-dessus) ou toutes soudées (Genêt) ▪ Carpelle unique pluriovulé ▪ Pollinisation souvent entomogame
	Semences	Graine	Exalbuminée à réserves variées (amylacées, lipidiques et/ou protéiques) (souvent une dominante)
		Fruit	Gousse : fruit sec déhiscent dérivant d'un unique carpelle et s'ouvrant par deux fentes de déhiscence . Existence de très rares situations atypiques (perte de la déhiscence, apparition d'une fausse cloison...)
Intérêts et usages	Alimentaires (humains ou du bétail)		Pois , Haricot , Fève , Lentille ... [amidon] Arachide [huile]... Soja [huile + protéines] Réglisse (extrait de racines)
	Fourragers		Tourteaux de Soja [apport protéique] Luzernes , Trèfles , Vesces , Sainfoin ...
	Ornementaux		Mimosa , Cytise , Genêt , Glycine ...
	Médicinaux		Utilisées en phytothérapie : cosses de Haricots (diurétique), Coronille (cardiotonique)...
	Autres		Amendement du sol (enrichissement en azote) : rotations avec Luzerne / Féverole / Trèfle

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Les **Fabacées** appartiennent au groupe des **Embryophytes**.
- ✓ Différents **organes** et **tissus** participent aux **fonctions** de **nutrition**, de **relation** et de **reproduction**.
- ✓ Certaines de leurs **caractéristiques** sont liées au **milieu de vie**.

II. Un organisme vivant dont le fonctionnement permet l'autotrophie et la vie fixée en milieu aérien

- Ayant revu tout le **vocabulaire botanique utile** et caractérisé les **Fabacées**, il devient plus aisé d'en étudier le **fonctionnement**, en lien avec deux données importantes caractérisant les **Angiospermes** :
 - La **vie fixée**,
 - L'**autotrophie**.

Capacités exigibles	✓ Mettre en relation l'organisation structurale et fonctionnelle des différents appareils et l'adaptation de l'organisme au milieu aérien. ✓ Caractériser le développement de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur des Angiospermes au cours du cycle biologique et argumenter le caractère d'organe « source » ou d'organe « puits ». ✓ Construire un schéma fonctionnel synthétique de la plante.
---------------------	--

A. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes : un panorama

- On rappelle que les **grandes fonctions d'un organisme** peuvent être classiquement réparties en :
 - Fonctions de **nutrition**,
 - Fonctions de **relation**,
 - Fonction de **reproduction**.
- La réalisation des fonctions s'opère, chez les **Angiospermes**, en lien avec la **vie fixée**.

1. Un organisme fixé qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement et la métabolise : les fonctions de nutrition (au sens large)

- Les **fonctions de nutrition au sens large** désignent (**tableau VII**) *l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme de réaliser ses échanges de matière et d'énergie avec son environnement ainsi que la transformation de cette matière.*

▼ TABLEAU VII. Un panorama des fonctions de nutrition chez les Angiospermes.

Fonctions	Structures impliquées	Précisions
Échanges gazeux respiratoires et photosynthétiques	- Diffusion des gaz au travers de la cuticule - Stomates - Lenticelles - Rhytidome	- Cuticule laissant passer les gaz mais évitant la déshydratation - Stomates à ouverture contrôlable (notamment en cas de stress hydrique)
Prélèvement d'eau et d'ions minéraux dans le milieu (absorption racinaire)	- Racines	- Localisation dans le sol (milieu humide et riche en ions) - Dispositifs de prélèvement (poils absorbants, associations symbiotiques comme des mycorhizes + Fab. nodosités) - Grande surface d'échanges, possibilités d'extension
Production de matière organique (photosynthèse + assimilation réductrice des nitrates)	- Surtout feuilles (+ tige herbacée) [Racines pour l'assimilation des nitrates des espèces ligneuses]	- Autotrophie (<i>le végétal n'a pas besoin de « rechercher » une source vivante de nourriture</i>) - Stomates à ouverture

		contrôlable (notamment en cas de stress hydrique) - Grande surface, faible épaisseur des feuilles ⇒ captation efficace d'énergie lumineuse (ressource abondante dans les milieux)
Déplacement des substances (circulation)	- Xylème (sève brute) - Phloème (sève élaborée)	- Xylème : résistance à des fortes pressions / tensions liées aux mécanismes de mise en mouvement des sèves - Tous les tissus conducteurs : permettent les corrélations trophiques entre parties photosynthétiques (organes-sources) et parties hétérotrophes (organes-puits)
Réserves	- Organites de nombreuses cellules stockant de l'amidon : chloroplastes, amyloplast - Autres plastes spécialisés (protéoplastes, oléoplastes) - Vacuoles stockant des composés variés (saccharose, acides aminés, protéines...) - Oléosomes dans plast, cytosol... - Organes spécialisés (organes végétatifs de réserve, graines) ou bois (parenchyme ligneux)	- Stockage / mobilisation des réserves permettant l'adaptation aux rythmes journaliers (alternance jour / nuit) - Organes spécialisés permettant l'adaptation aux rythmes saisonniers [Important pour une plante dépendante de la lumière et ne pouvant se déplacer]
Équilibre hydrominéral	- La plupart des parties de la plante : coopération racines / feuilles	- Racines produisant de l'ABA en cas de stress hydrique - Stomates à ouverture contrôlable (par exemple en cas de stress hydrique)
Gestion des déchets métaboliques (« excrétion »)	- Vacuole - Échangeurs gazeux (stomates, lenticelles, cuticule)	- Beaucoup de déchets stockés dans la vacuole - Déchets gazeux évacués par échangeurs

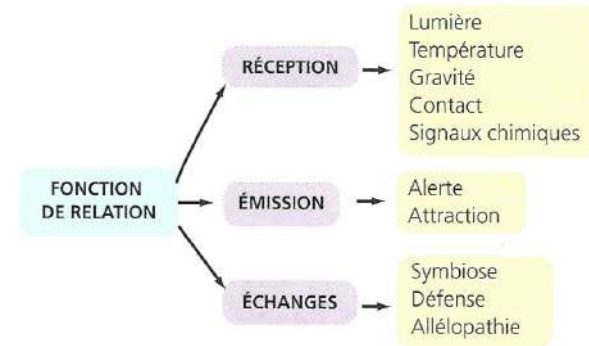
2. Un organisme fixé qui interagit avec son environnement et le perçoit : les fonctions de relation (au sens large)

- Les **fonctions de relation** (**tableau VIII**) désignent *l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme d'interagir avec son environnement* :
 - Plus précisément, ces fonctions sont celles qui permettent à l'organisme **de percevoir cet environnement, de s'y déplacer ou de s'y ancrer, et de s'adapter à ses fluctuations, contraintes ou agressions** (**fonctions de relation au sens strict**).
 - Les fonctions de relation au **sens large** incluent en outre également *les fonctions permettant la coordination des activités physiologiques et la communication entre les différentes parties de l'organisme* (**fonctions d'intégration**).
- Les **fonctions de relations** (= dimension **physiologique**) permettent les **relations** de la plante avec son environnement (= dimension **écologique**) (**figures 56-57**).
Ne pas confondre « fonctions de relation » et « relations » (même si les deux sont liés) !
- En lien avec la **vie fixée**, on retiendra notamment l'**action à distance** de **nombreuses substances** produites par la plante.

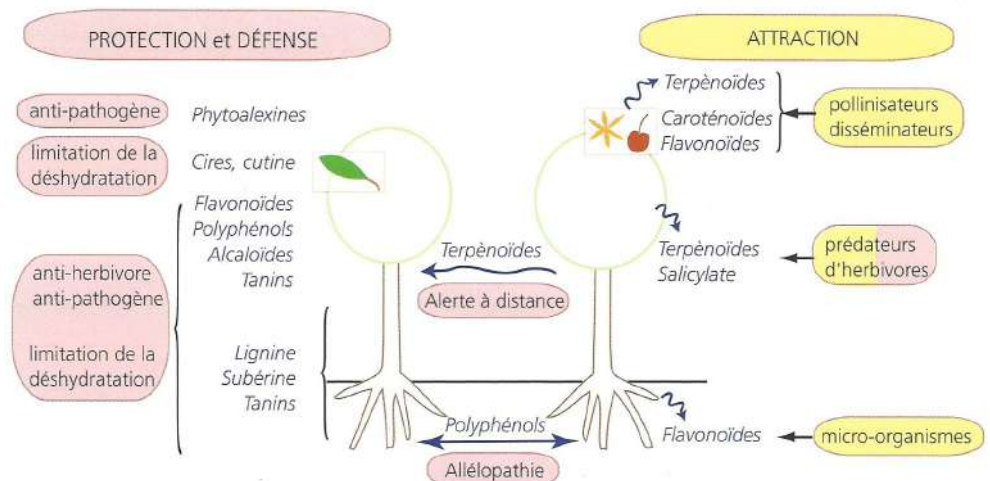
▼ **TABEAU VIII. Un panorama des fonctions de relations chez les Angiospermes.**

Fonctions	Structures impliquées	Précisions
Ancrage dans le milieu (⇒ vie fixée)	- Appareil racinaire	- Souvent aussi développé (et parfois plus !) que l'appareil caulinaire <i>(!) Pas de déplacement de l'individu ⇒ la colonisation du milieu se fait par dissémination des semences (phase mobile du cycle de reproduction)</i>
Soutien	- Hydosquelette des cellules végétales (couplage turgescence vacuolaire / paroi) - Formations secondaires (surtout le xylème II ou bois)	
Perception de l'environnement	- Cellules variées (figure 56)	- Présence de photorécepteurs (phytochrome, phototropines...), de systèmes de perception de la gravité (statolithes de la coiffe racinaire...), de chimiorécepteurs ... - Possibilité de percevoir des signaux provenant d'autres individus de la même espèce (ex. éthylène) - Possibilité de percevoir des signaux provenant d'une autre espèce (dialogue moléculaire lors de l'établissement d'une relation symbiotique ; ex. facteurs Nod) - Coordination d'une activité au sein d'une espèce (ex. éthylène et murissement) - Attraction de pollinisateurs, auxiliaires, micro-organismes... - Répulsion envers des ravageurs
Communication avec l'environnement biologique	- Substances variées émises (volatiles ou dissoutes dans le sol) (figures 56-57)	
Protection et défense	- Cuticule (cutine), stomates ; liège (subérine) ⇒ limitation de la déshydratation - Défenses constitutives et induites (voir chapitre d'écologie) Dont : substances toxiques ou désagréables pour les phytophages , contre les pathogènes (figures 56-57)...	
Fluctuations de l'environnement (journalières / saisonnières)	- Tous les organes	- Réserves (cf. fonctions de nutrition) - Physiologie diurne / nocturne - Cycle de vie surtout réalisé à la belle saison / structures de résistance à la saison défavorable
Communications au sein de l'organisme	- Tous les organes [Passage des substances par des voies diversifiées : symplasme , apoplasme , sève]	- Phytohormones [Un système calcique rappelant vaguement le système nerveux semble avoir été récemment mis en évidence (1)]

(1) <https://www.futura-sciences.com/planete/actualites/feuille-systeme-defense-cette-plant-attaquee-chenille-reaction-etonnante-72838/> (consultation octobre 2018)



▲ **FIGURE 56. Relations entre un végétal et son environnement (abiotique ou biologique).** D'après MEYER et al. (2008).



place des métabolites secondaires dans les relations du végétal avec l'environnement

▲ **FIGURE 57. Diversité des substances impliquées dans les relations entre un végétal et son environnement (abiotique et surtout biologique).** D'après MEYER et al. (2008).

La notion (fort peu précise et fort peu utile...) de « métabolite secondaire »

Un **métabolite secondaire** est souvent défini comme une **substance produite par un organisme végétal** (car le terme s'emploie surtout chez les 'plantes') **qui n'intervient pas directement dans la nutrition ou le développement de l'organisme**.

La notion est en réalité assez floue... d'autant que les **fonctions de nutrition** ou **développement** sont **liées aux autres fonctions** !

Dans les faits, les **métabolites secondaires** s'opposent aux **glucides / lipides / acides aminés / nucléotides** (**métabolites « primaires »**) dont ils dérivent de manière plus ou moins modifiée, ce qui les rend **plus ou moins « inclassables »** dans les **catégories biochimiques** traditionnelles.

3. Un organisme fixé qui produit de nouveaux individus et se développe : les fonctions de reproduction (au sens large)

- Les **fonctions de reproduction au sens large** désignent *l'ensemble des fonctions permettant à un organisme de générer de nouvelles générations d'individus semblables en leur transmettant son information génétique*. Cela comprend (**tableau IX**) :
 - La **reproduction au sens strict** : *ensemble des processus permettant la production de nouveaux individus, à partir d'un parent unique (reproduction asexuée) ou de deux individus parentaux (reproduction sexuée)*.
 - Le **cycle de vie** et ses différentes phases : le **cycle de vie** (= **cycle biologique** = **cycle biotique** = **cycle biontique** = **cycle vital** = **cycle de développement**...) est *l'ensemble chronologique et cyclique des étapes de la vie d'une espèce impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation*.
 - Le **développement** ou **ontogenèse** (du gr. *ontos*, être, et *genesis*, création, naissance), c'est-à-dire *l'édification et la construction d'un organisme capable de se reproduire* : développement embryonnaire, développement post-embryonnaire, croissance, différenciation...
 - On peut y ajouter les **processus plus ou moins programmés de baisse progressive des fonctions physiologiques de l'organisme** qu'on appelle **vieillesse** ou **sénescence**.

▼ **TABLEAU IX. Un panorama des fonctions de reproduction chez les Angiospermes.**

Fonctions	Structures et processus en jeu
Production de gamétophytes et gamètes	- Anthères, ovaire : production des gamétophytes au sein desquels se développent les gamètes
Rencontre des gamètes	- Adaptations de la fleur et du pollen à l' anémogamie ou l' entomogamie (principales modalités de dispersion* du pollen) <i>Fabacée : entomogamie</i>
Fécondation	- Siphonogamie : croissance du tube pollinique + double fécondation (→ embryon principal + embryon accessoire)
Dissémination	- Emploi d' agents de l'environnement : modalités variées de dissémination (barochorie, épizoochorie, endozoochorie, hydrochorie, autochorie...) <i>Fabacée : barochorie</i>
Développement	- Embryon principal → plantule -> développement post-embryonnaire (mèresse, auxèse, différenciation) fondamentalement indéfini [- Embryon accessoire → albumen (réserves)]
Sénescence	- Variable selon les types biologiques (classification de RAUNKIAER : encadré S, pages 88-89)

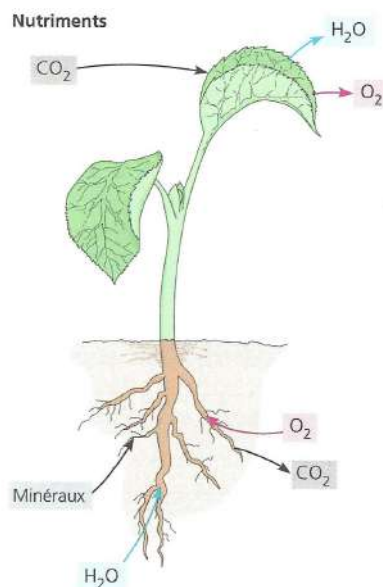
* Ce peut être l'occasion de rappeler qu'il y a **dispersion du pollen**, mais **pas dissémination** : la **dissémination** est un terme **réserve** aux **structures permettant l'implantation d'un nouvel individu dans le milieu et donc la colonisation du milieu**. Dans le cas des **Angiospermes**, le terme de « dissémination » est donc **à réserver aux semences**.

B. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé : les besoins inorganiques des plantes

- La **diversité des besoins minéraux** de la **plante** est rappelée dans le **tableau V**.
- Rappelons que la plante est fondamentalement **autotrophe** : elle **produit sa propre matière organique à partir de matière minérale**. Plus précisément, elle est **autotrophe** au **carbone** et à l'**azote** : pour ces deux atomes, elle est capable d'**assimiler des composés minéraux les contenant**.
- Cela suppose l'**approvisionnement de la plante en substances minérales** (**figure 58**), au niveau de **surfaces d'échanges** (que nous allons étudier **plus loin**), et de **mécanismes de transport** des ces substances dans la plante (que nous allons aussi étudier **plus loin**), notamment par les **sèves**. Rappelons que la plante demeure **fixée**.

▼ **TABLEAU V. Substances nécessaires aux plantes [pour information].**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Éléments essentiels aux Végétaux		
Éléments	Forme(s) disponible(s) pour les plantes	Fonction(s) principale(s)
Éléments majeurs		
Carbone	CO ₂	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.
Oxygène	CO ₂	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.
Hydrogène	H ₂ O	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.
Azote	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	Constituant des acides nucléiques, des protéines, des hormones et des coenzymes.
Soufre	SO ₄ ²⁻	Constituant des protéines et des coenzymes.
Phosphore	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	Constituant des acides nucléiques, des phosphoglycérolipides, de l'ATP et de plusieurs coenzymes.
Potassium	K ⁺	Cofacteur nécessaire à la synthèse des protéines ; soluté essentiel à l'équilibre hydrique ; ouverture et fermeture des stomates.
Calcium	Ca ²⁺	Élément important pour la formation et la stabilité de la paroi cellulaire ; maintien de la structure et de la perméabilité des membranes ; activation de certaines enzymes ; régulation de nombreuses réponses cellulaires aux stimulus.
Magnésium	Mg ²⁺	Constituant de la chlorophylle ; activation de nombreuses enzymes.
Éléments mineurs		
Chlore	Cl ⁻	Élément nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse ; rôle dans l'équilibre hydrique.
Fer	Fe ³⁺ , Fe ²⁺	Constituant des cytochromes ; activation de certaines enzymes.
Bore	H ₂ BO ₃ ⁻	Cofacteur dans la synthèse de la chlorophylle ; peut jouer un rôle dans le transport des glucides et dans la synthèse des acides nucléiques.
Manganèse	Mn ²⁺	Participation à la synthèse des acides aminés ; activation de certaines enzymes ; nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse.
Zinc	Zn ²⁺	Participation à la synthèse de la chlorophylle ; activation de certaines enzymes.
Cuivre	Cu ⁺ , Cu ²⁺	Constituant de nombreuses enzymes d'oxydoréduction et d'enzymes assurant la synthèse de la lignine.
Molybdène	MoO ₄ ²⁻	Élément essentiel à la fixation de l'azote ; cofacteur nécessaire à la réduction des nitrates.
Nickel	Ni ²⁺	Cofacteur d'une enzyme participant au métabolisme de l'azote.



Absorption des nutriments par une plante: vue d'ensemble. Les racines absorbent l'eau et les minéraux du sol grâce aux poils absorbants et aux mycorhizes qui augmentent considérablement la surface d'absorption. Le dioxyde de carbone de l'air, qui fournit le carbone nécessaire à la photosynthèse, diffuse dans les feuilles par les stomates. (Une plante a aussi besoin de dioxygène pour la respiration cellulaire, même si elle en libère.) À partir de ces éléments inorganiques, la plante peut produire toutes les substances organiques dont elle a besoin.

▲ FIGURE 58. Vue d'ensemble des principaux flux de matière chez une plante.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

1. L'eau, constituant majeur des cellules et moteur de la circulation des sèves

- L'eau est un élément indispensable à la survie de **tout être vivant** puisqu'il compose au **moins 70 % des cellules** – et même plutôt **80 à 90 % des cellules végétales** (jusqu'à parfois plus de 95 %).
- Les principaux rôles de l'eau dans la **vie de la plante** sont :
 - **1. Rôle de solvant** : l'eau permet la **dissolution** et la **conservation** de la plupart des **molécules** et **ions** que l'on trouve chez les **êtres vivants**.

Il existe des **molécules hydrophobes** (lipides) qui permettent des **réserves** (gouttelettes), la réalisation de **membranes** (phospholipides amphiphiles)...
⇒ L'eau est **importante**, même vis-à-vis des **molécules biologiques** qui n'y sont pas solubles (ou pas complètement).

- **2. Rôle métabolique** : l'eau est un **réactif** ou un **produit** de nombreuses réactions : c'est notamment un réactif de la **photosynthèse** !

[Voir ce chapitre ou le cours sur la photosynthèse](#)

- **3. Rôle structural (hydrosquelette)** : la pression de **turgescence** dans les **cellules** permet le **port dressé** de la plante chez les végétaux herbacés.

[Revoir le cours sur la cellule eucaryote](#)

- **4. Rôle dans le développement** : La pression de **turgescence** (en lien avec un relâchement de la paroi) participe à l'**auxèse** (allongement cellulaire).

[Voir le cours \(BCPST2\) sur le développement végétal](#)

- **5. Rôle dans le transport de substances** : c'est le principal constituant des sèves (évidemment) dont la mise en mouvement répond aux principes physiques régissant le **potentiel hydrique**.

[Voir ce chapitre ou le cours sur le métabolisme](#)

- **Surfaces d'échanges** impliquées :

- L'eau est **captée** au niveau de l'**appareil racinaire**, essentiellement la **zone pilifère** ou les **mycorhizes**.
- L'eau est essentiellement **perdue** au niveau des **stomates**, même si des **pertes minimes** sont **possibles** sur l'ensemble de l'organisme.

2. Les ions minéraux (dont les nitrates, principale substance azotée assimilable), composants des cellules et de molécules variées

- Les plantes nécessitent un certain nombre d'**ions indispensables** à leur **fonctionnement** (**tableau V**).
- Pour les **ions**, on pourra retenir deux exemples :
 - Les **nitrates NO₃⁻** (et dans une moindre mesure, les **ions ammonium NH₄⁺**, plutôt captés par les mycorhizes) assurant l'approvisionnement azoté de la plante ;
 - L'**ion magnésium Mg²⁺** présent dans la **chlorophylle**.
 - [De multiples **ions importants** : calcium Ca²⁺, potassium K⁺...]
- **Surfaces d'échanges** impliquées :
 - **Captation** par l'**appareil racinaire**, essentiellement la **zone pilifère** ou les **mycorhizes**... + les **nodosités** chez les **Fabacées**.
 - **Pas d'évacuation** : c'est la **sénescence** qui permettra le **retour au sol** de ces **éléments sous forme de nécromasse**.

3. Le dioxygène, composant nécessaire à la respiration cellulaire

- Comme (presque) tous les **Eucaryotes**, les **Angiospermes** respirent ! La **respiration cellulaire aérobie** – qui permet la **production de l'essentiel de l'ATP** utilisé dans les **activités cellulaires** – est réalisée dans les **mitochondries**.
- L'**ensemble de la plante** respire et donc **toutes les surfaces externes** permettent la **captation d'O₂** qui circule notamment dans les **méats**.
Remarques :
 - La **cuticule** (composée de **cérides**, notamment de **cutine**), si elle est imperméable à l'eau, **laisse passer les gaz** et notamment le **dioxygène** ;
 - L'**ouverture des stomates** **augmente** évidemment grandement les **échanges gazeux** ;
 - Le **liège** (dont les parois cellulaires sont **subérifiées**) est beaucoup **moins perméable** aux gaz, ce qui explique la présence de **lenticelles** ou de **rhytidome** au niveau des **tiges** et **racines secondaires**.

Les plantes respirent tout le temps ! Même si les **échanges gazeux respiratoires** peuvent être **masqués** en intensité par les **échanges gazeux photosynthétiques** en journée, **la plante n'arrête pas de respirer pour autant !**

4. Le dioxyde de carbone, composant incorporé par photosynthèse à la matière organique

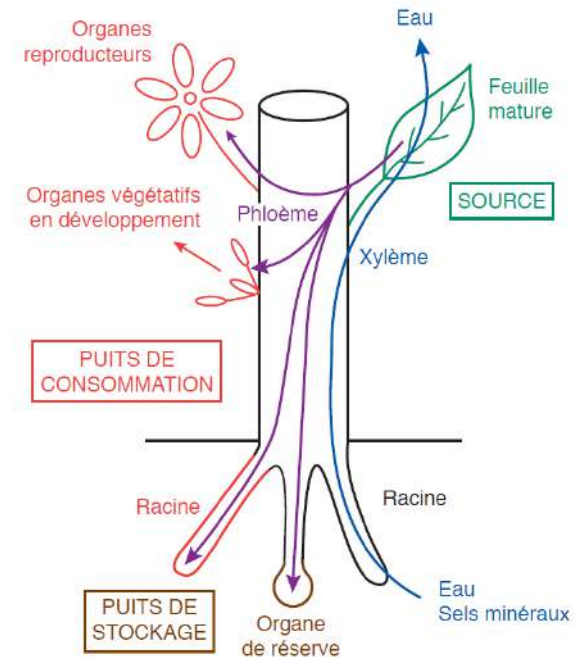
- Le **dioxyde de carbone** est capté au niveau des **parties chlorophylliennes** (donc caulinaires et aériennes) qui réalisent la **photosynthèse**, notamment des **feuilles**. Il s'agit de la **source de carbone assimilée** par les 'plantes' permettant la **production de matière organique**.
- L'**autotrophie** du végétal est permise par les **cellules chlorophylliennes**, particulièrement **abondantes** dans le **parenchyme assimilateur des feuilles** (= **mésophylle**).
- Les **substances organiques produites grâce à la photosynthèse** (= **photoassimilats**) sont ensuite transportées par la sève élaborée vers l'ensemble de la plante (voir **plus loin**).
- Cette autotrophie se manifeste à la fois vis-à-vis de la **matière carbonée** (**autotrophie au carbone**) et de la **matière azotée** (**autotrophie à l'azote**). On sait que, dans le premier cas, l'énergie utilisée est l'**énergie lumineuse**.

C. Les Fabacées, organismes fixes dont l'autotrophie est permise par la photosynthèse

1. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules

- Les **cellules végétales chlorophylliennes** (et les **Cyanobactéries**) sont **capables de produire leur propre matière organique à partir de matière minérale** : ce sont donc des **cellules autotrophes** ou **cellules lithotrophes**.
- Une **plante de type Angiospermes** comprend typiquement (**figure 59**) :
 - Des **parties chlorophylliennes**, essentiellement représentées par le **limbe des feuilles** (mais englobant aussi les **tiges** et **pétiotes**). À la belle saison, ce sont des **organes-sources** (**organes qui libèrent de la matière organique alimentant toute la plante dans la sève élaborée**). Cela est permis parce que s'y déroule la **photosynthèse** responsable de l'autotrophie des cellules au carbone.
 - Des **parties non chlorophylliennes** : **racines**, **fleurs**, **fruits**. À la belle saison, ce sont des **organes-puits** (**organes qui prélèvent de la matière organique dans la sève élaborée**). Les cellules qui les composent sont typiquement **hétérotrophes au carbone**.
- On peut parler de **corrélations trophiques** pour désigner l'ensemble des **flux de matières nutritives** qui existent **entre les organes** d'une plante, **les racines fournissant l'eau et les sels minéraux aux organes-sources** (**photosynthétiques**) **qui à leur tour produisent et fournissent des assimilats photosynthétiques aux organes-puits**. Il y a donc une **coopération trophique** entre les organes.

Rappelons bien que **toutes les cellules végétales**, qu'elles soient **autotrophes** ou **hétérotrophes**, réalisent le **catabolisme oxydatif** (dont la **respiration cellulaire**) !



Le cas présenté est celui d'une angiosperme pendant une journée d'été. Flèche bleue : sève brute ; flèche violette : sève élaborée.

▲ **FIGURE 59. Corrélations trophiques entre organes chez une Angiosperme type (été).**
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

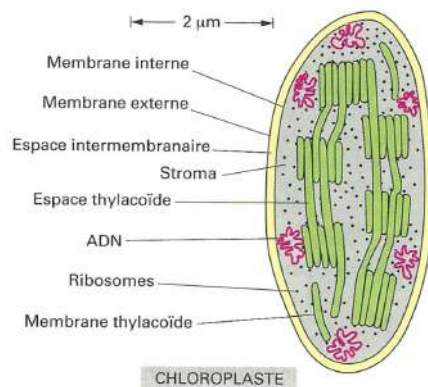
2. La réduction du CO₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein des chloroplastes : la photosynthèse en C3

Les mécanismes précis de la photosynthèse seront détaillés dans le **chapitre 9** (Approvisionnement en matière organique)

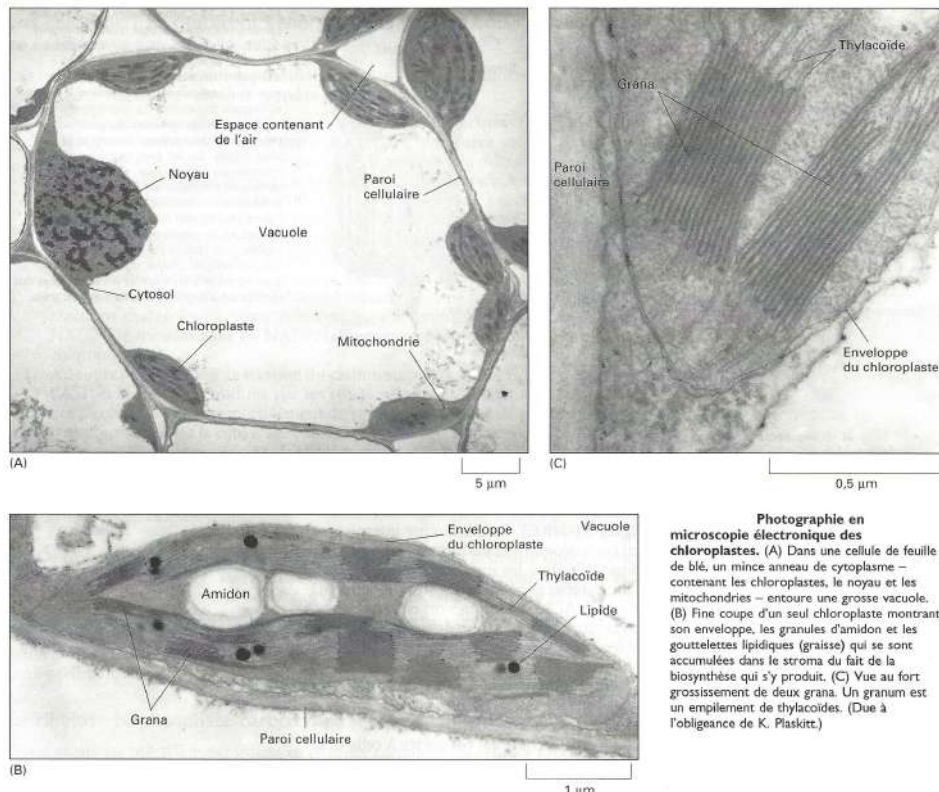
a. La photosynthèse, une réduction du CO₂ en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes

- On appelle **photosynthèse** l'ensemble des **mécanismes permettant de produire de la matière organique (carbonée) à partir de matière minérale (CO₂) grâce à l'énergie lumineuse**.
- La plupart des plantes présentent un **métabolisme en C3** (c'est-à-dire que la **fixation du CO₂ se déroule lors du cycle de CALVIN, aboutissant à un composé à 3 carbones**) et c'est ce cas que nous examinons dans cette **partie**.
- Les phénomènes concernés se déroulent dans le **chloroplaste** (**figures 60-61**).

Vous devez maîtriser parfaitement l'ultrastructure des chloroplastes et l'ensemble des informations qui s'y rapportent abordées dans le **chapitre sur la cellule eucaryote**. N'oubliez pas l'**origine endosymbiotique de ces organites**.

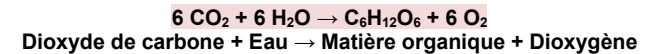


▲ FIGURE 60. Organisation d'un chloroplaste : rappels. D'après ALBERTS *et al.* (2004)



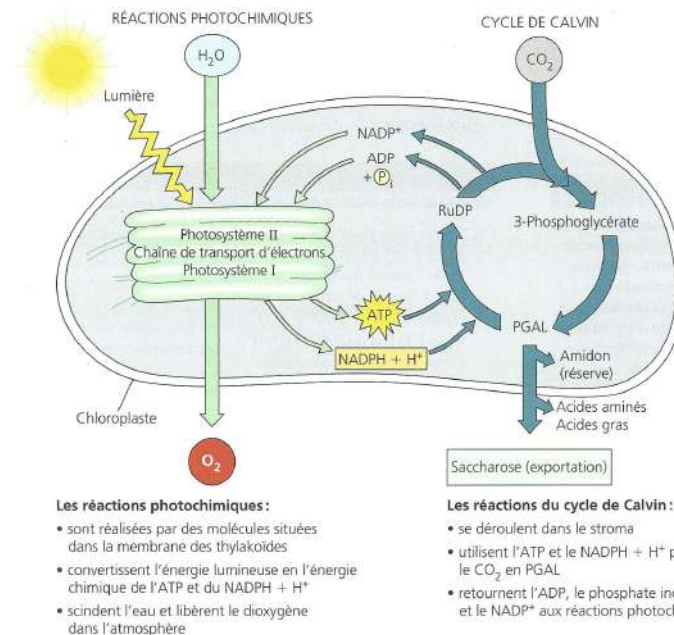
▲ FIGURE 61. Ultrastructure d'une cellule végétale chlorophyllienne avec un gros plan sur le chloroplaste : rappels. D'après ALBERTS *et al.* (2004)

- Si l'on considère la formation d'une molécule de **glucose**, l'équation bilan de la **photosynthèse** est souvent exprimée comme suit :



b. Une réaction qui suppose un couplage entre deux phases

- On distingue **deux grandes étapes** dans la photosynthèse (figure 62).



Résumé de la photosynthèse.
Ce diagramme présente les produits et les réactifs principaux des réactions photochimiques et de celles du cycle de Calvin à mesure qu'elles se déroulent dans les chloroplastes. La bonne marche de l'opération repose sur l'intégrité structurale des chloroplastes et de leurs membranes. Les enzymes situées dans les chloroplastes et dans le cytosol convertissent le phosphoglycéraldéhyde (PGAL), le produit direct du cycle de Calvin, en plusieurs autres composés organiques.

Les réactions photochimiques :

- sont réalisées par des molécules situées dans la membrane des thylakoïdes
- convertissent l'énergie lumineuse en l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH + H⁺
- scindent l'eau et libèrent le dioxygène dans l'atmosphère

Les réactions du cycle de Calvin :

- se déroulent dans le stroma
- utilisent l'ATP et le NADPH + H⁺ pour convertir le CO₂ en PGAL
- retournent l'ADP, le phosphate inorganique et le NADP⁺ aux réactions photochimiques

▲ FIGURE 62. Résumé de la photosynthèse en C3. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

a. La phase photochimique : une conversion d'énergie lumineuse en pouvoir réducteur (NAPH, H+) et en ATP

- La **phase photochimique** (jadis appelée « **phase claire** ») est un ensemble de réactions qui, **en employant l'énergie lumineuse, produit du pouvoir réducteur (coenzymes réduits) et de l'énergie chimique sous forme d'ATP**. Cette phase oxyde de l'eau et du dioxygène est libéré. Elle a lieu au niveau de la **membrane des thylakoïdes des chloroplastes**.

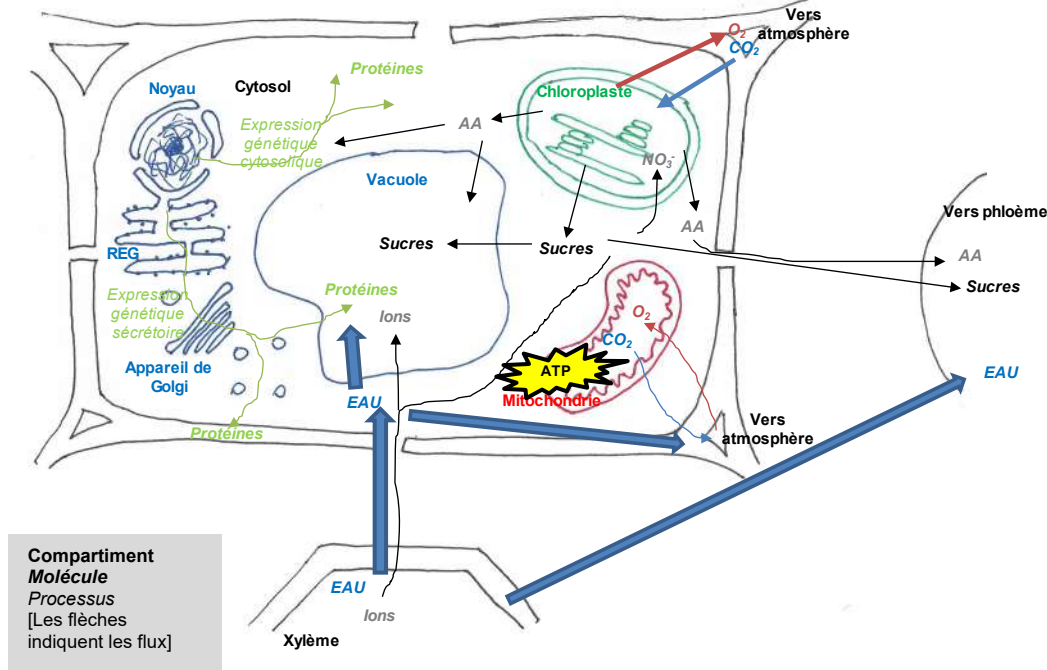
β. La phase chimique : une utilisation de l'ATP et une oxydation du pouvoir réducteur permettant l'incorporation de carbone inorganique

- La **phase chimique** (jadis appelée « **phase sombre** ») qui, **en employant le pouvoir réducteur et l'ATP générés par la phase photochimique, incorpore le**

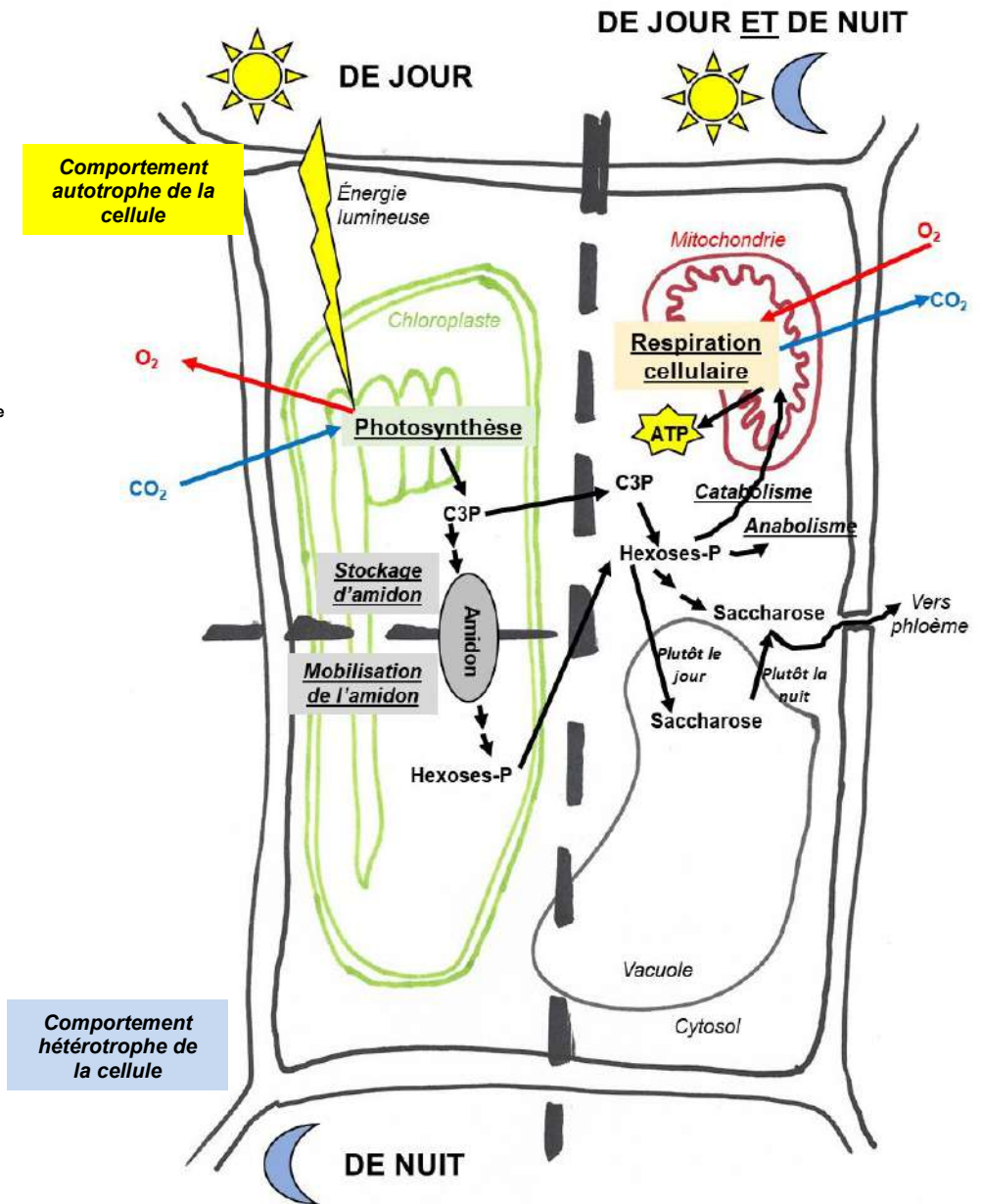
dioxyde de carbone et permet sa réduction en matière organique. Cette phase a lieu dans le stroma des chloroplastes.

3. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière

- Ce chapitre est l'occasion de rappeler les flux de matière entre compartiments au sein d'une cellule végétale chlorophyllienne, mais aussi avec l'extérieur (atmosphère ou tissus conducteurs) (figure 63). Ces flux sont modifiés la nuit (figure 64).



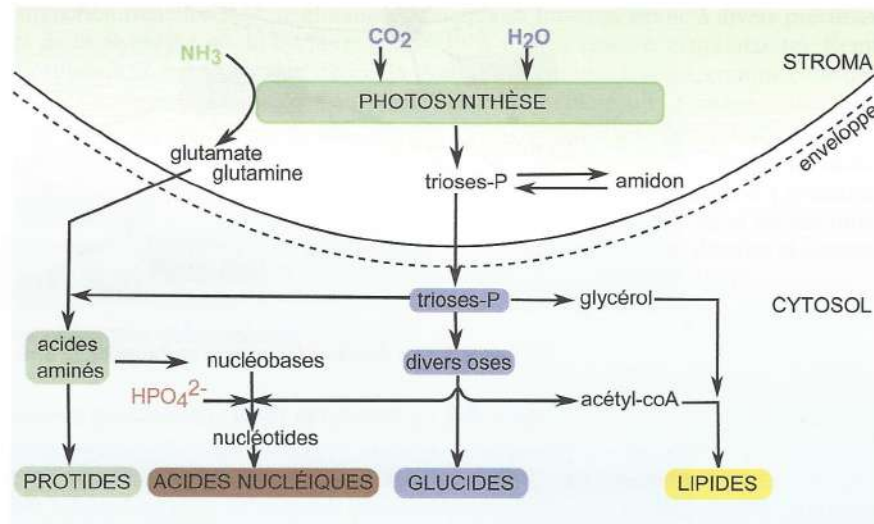
▲ FIGURE 63. Les flux de matière au sein d'une cellule chlorophyllienne. Original. On a choisi une cellule réalisant l'assimilation des nitrates. Les flux d'ATP (ainsi que le flux d'eau respiratoire ou photosynthétique) ont été omis pour soulager la figure.



▲ FIGURE 64. Métabolisme d'une cellule végétale chlorophyllienne : vue d'ensemble en lien avec les cycles jour-nuit. Schéma original 2017.

4. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et de petits acides aminés

- Les molécules élémentaires formées par la **photosynthèse** (qui a permis l'assimilation de carbone d'origine minérale) et l'**assimilation des nitrates** (qui a permis l'assimilation d'azote d'origine minérale) sont à la base de toutes les voies anaboliques permettant la **synthèse** de la **totalité des molécules organiques** (figure 65).



▲ FIGURE 65. Vers la synthèse de toutes les molécules organiques.
D'après PEYCRU et al. (2013)

D. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisées

- Les **Angiospermes** réalisent leurs **échanges de matière** et d'**énergie** en lien avec la **vie fixée**. Cela suppose, comme nous l'avons dit, une **réalisation de ces échanges en milieu aérien ou hypogé** (= *dans le sol*) sans déplacement possible, de sorte que les échanges sont **conditionnés par la disponibilité des ressources**.

1. Des surfaces importantes, fines, aux gradients importants et limitant la déshydratation

a. Une optimisation des paramètres de la loi de FICK

- Rappelons la **première loi de FICK** :

$$F = -DS \frac{\Delta C}{x}$$

F = flux (mol / s),

D : coefficient de diffusibilité de la substance (dépend de la substance, la matière à traverser, etc.),

S : surface de diffusion,

x : distance de diffusion,

ΔC : différence de concentration de la substance entre les deux compartiments (mol / L).

- En lien avec la **loi de FICK**, une **surface d'échange** est d'autant plus **efficace** que :
 - La **surface** est **importante**
 - L' à traverser est **fine**
 - Le **gradient de pressions partielles** ou **concentrations** est **élevé** entre les deux compartiments ou pôles du déplacement.
 - La ou les **substances diffusent aisément** au travers des surfaces à traverser.
- On rappelle que **tous les flux** ne sont **pas passifs** mais que des **transports actifs** sont souvent **nécessaires** pour certaines substances.

b. Le milieu aérien, un environnement desséchant

- Enfin, souvenons-nous que les **plantes** vivent en **milieu aérien** ; cela a pour conséquence :
 - Des **dispositifs** qui limitent la **déshydratation** : **cuticule**, **liège**, **stomates refermables**...
 - Des **zones d'échanges** protégées :
 - Chambre sous-stomatique** dans le cas des **échanges gazeux** hors du sol ;
 - Sol** pour le **prélèvement** de la **solution hydrominérale**.

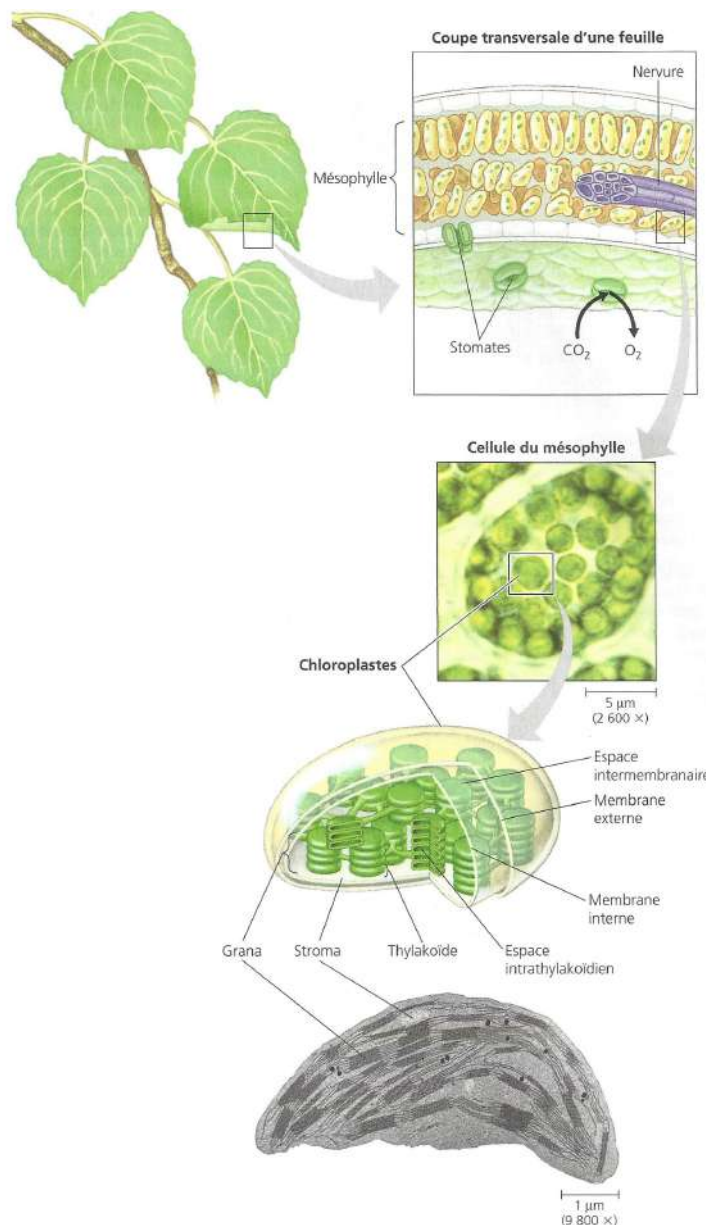
2. La captation de la lumière : un processus permis par les parties chlorophylliennes et notamment optimisé au niveau du limbe foliaire

- L'ensemble des **parties photosynthétiques** d'une **plante** assurent la **photosynthèse** et donc la **captation d'énergie lumineuse** (tige ou rameau primaire, pétioles...) mais c'est surtout les **limbes foliaires** qui sont quantitativement les **organes les plus actifs** dans ce métabolisme.

a. À l'échelle de l'organe : le limbe foliaire, organe aplati et fin favorisant la captation de lumière

- Les feuilles (figure 66) sont des **organes aplatis** et **fins** très **riches en tissus chlorophylliens**.

Site de la photosynthèse dans une plante. Les feuilles sont les principaux organes de la photosynthèse chez les végétaux. Les illustrations représentent des agrandissements successifs allant de la feuille à la cellule, puis au chloroplaste (le site de la photosynthèse). Les échanges gazeux entre le mésophylle (soit le tissu interne des feuilles) et l'atmosphère s'effectuent par des pores microscopiques appelés stomates. Les chloroplastes, qui se trouvent majoritairement dans le mésophylle, sont entourés d'une double membrane; ils contiennent un liquide dense appelé stroma. La membrane des thylakoïdes (des sacs membraneux aplatis) isole le stroma de l'espace intrathylakoidien. Les thylakoïdes forment des empilements appelés grana. (Au milieu, à droite, MP; en bas, à droite, MET.)



▲ FIGURE 66. Localisation de la photosynthèse à diverses échelles.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

Leur **aplatissement** (sauf adaptations particulières) permet de **capter une grande quantité d'énergie lumineuse en augmentant la surface soumise à l'éclairement**. Leur **finesse** (de l'ordre du millimètre) permet à la **lumière** de **traverser aisément l'organe** et d'y **atteindre tous les chloroplastes**.

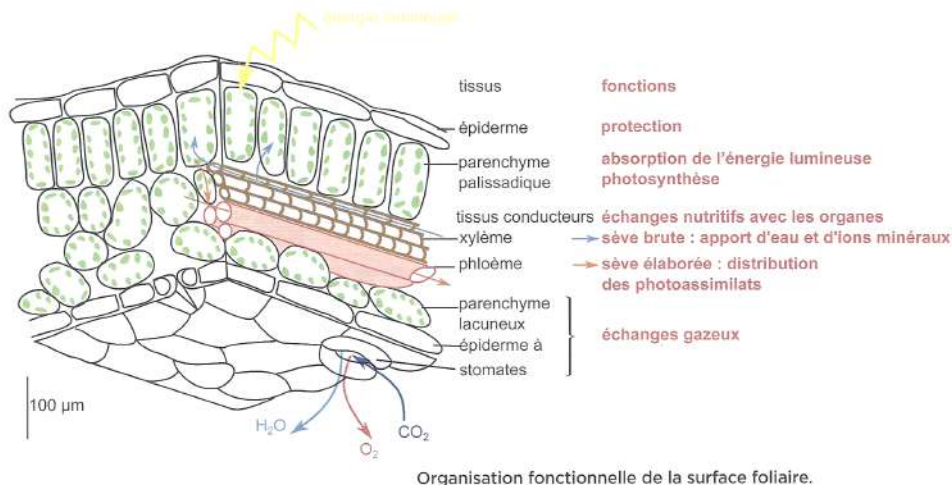
- Notons enfin qu'au sein des feuilles, on trouve d'autres structures; voici un petit bilan de la **relation structure-fonction au niveau d'une feuille**:

Relations structure-fonction au niveau d'une feuille

- **Un parenchyme foliaire capable de capter et convertir l'énergie lumineuse**
 - **Grande surface** de réception de la **lumière** liée à l'**aplatissement** de l'organe
 - **Richesse en chloroplastes** où se trouvent des **pigments assimilateurs** (*fonctionnement et métabolisme à détailler*) du **mésophylle**
 - **Épaisseur fine** permettant à la **lumière** de **traverser** l'organe et d'atteindre tous les **chloroplastes**
 - *Conséquence de tout ça* : **organe spécialisé dans la photosynthèse**
- **Des stomates et un épiderme cutinisé qui permettent des échanges gazeux contrôlés**
 - **Méats, lacunes** : permettent la **circulation d'air** > réalisation d'**échanges gazeux** photosynthétiques en journée
 - **Stomates** : permettent l'entrée et la sortie des gaz en journée // souvent fermés la nuit (**contrôle** par la **pression de turgescence** – à détailler) : réalisation des échanges gazeux respiratoires par **diffusion intratissulaire**
 - **Épiderme** : **protection**, sécrétion des cires de la cuticule
 - **Cuticule** : **protection** contre la **déshydratation**
- **Des nervures qui permettent le soutien et les relations avec les autres organes**
 - **FCV** : présence de **xylème** permettant l'importation d'eau et d'ions minéraux (= **sève brute**) + couplage avec **évaporation** et fonctionnement des **stomates** : moteur principal de la **circulation de la sève brute**
 - **FCV** : présence de **phloème** > exportation de **métabolites** (notamment saccharose) vers les **organes puits** (charge du **phloème** à expliciter, rôle des **cellules compagnes**, moteur de la **circulation**)
 - **FCV** : rôle de **soutien** des **tissus conducteurs primaires** voire **secondaires**,
 - + importance des **tissus de soutien** autres (**scélérénchyme**, **collenchyme**)
 - **NB** : **Pétiole** : assure l'**ancrage** et la **continuité fonctionnelle** avec le reste de la plante (*riche en nervures* : rôle de **soutien** + **conduction**).

b. À l'échelle du tissu : le limbe foliaire, un organe riche en parenchyme chlorophyllien

- L'essentiel du **limbe foliaire** est occupé par du **parenchyme chlorophyllien** ou **chlorenchyme** que l'on peut appeler **mésophylle** dans les feuilles.
- Ce **mésophylle** est **hétérogène** chez les **Eudicotylédones**, où l'on **distingue un parenchyme palissadique** et un **parenchyme lacuneux** avec des **lacunes aérifères** (figure 67). Chez les **Monocotylédones**, le **mésophylle** est au contraire **homogène** et ne montre pas une telle dichotomie.
- L'épiderme supérieur étant très fin et incolore, la lumière le traverse sans difficultés et atteint ainsi le **mésophylle**.



A FIGURE 67. La feuille à l'échelle tissulaire : relation structure-fonction.
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021)

c. À l'échelle de la cellule, de l'organe et des molécules : des cellules dont les chloroplastes présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs

- La **phase photochimique** se déroule au niveau des **thylakoïdes des chloroplastes**, plus précisément au niveau de la **membrane** de ces thylakoïdes.
- On y trouve entre autres :
 - Des **pigments photosynthétiques** ou **pigments assimilateurs** qui sont les **composés chimiques (souvent des dérivés de terpènes) qui permettent de convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique** ; leur structure comprend de nombreux électrons délocalisables.
 - Des **complexes protéiques** assurant les **réactions photochimiques**.

3. Le prélèvement de la solution hydrominérale du sol : un processus permis par le système racinaire

- Le **prélèvement de l'eau** et des **ions minéraux** se réalise au niveau des racines, principalement de la **zone pilifère** ou des **mycorhizes**.

Les **mécanismes en jeu** seront détaillés dans la **partie IV**.

a. Les zones de prélèvement de la solution hydrominérale chez les Angiospermes : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes

- L'**absorption racinaire** se déroule au niveau du **rhizoderme** et, pour **90 % des plantes adultes**, au niveau des **mycorhizes** qui sont des **associations symbiotiques entre des hyphes mycéliennes et des racines de Spermaphytes**.

a. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants

i. Un tissu présentant une importante surface d'absorption

- Le **rhizoderme** est le **tissu de revêtement des jeunes racines**. Entre la **zone lisse** et la **zone subéreuse**, on trouve fréquemment la **zone pilifère [= assise pilifère]** (revoir la **figure 21 page 25**) où **les cellules sont allongées et présentent une expansion allongée (surtout occupée par la vacuole à l'état turgescent) qui permet d'augmenter la surface d'échanges avec le sol ainsi qu'une paroi fine favorisant également les échanges** : ces cellules sont appelées des **poils absorbants**.

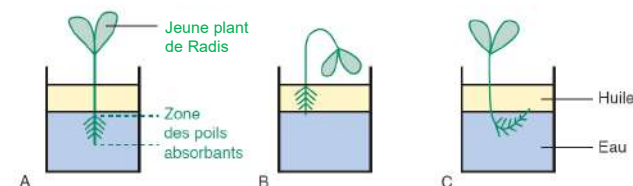
Il existe, chez certaines espèces, des **rhizodermes sans aucun poil absorbant** ou plus fréquemment des **rhizodermes où se mélangent poils absorbants et cellules sans expansions** qui réalisent aussi le **prélèvement de la solution du sol**.

Notons que le mot **poil absorbant** désigne bien **la cellule entière**, pas juste l'expansion.

- La **densité des poils absorbants** est très **importante** et peut atteindre **500 par cm²**, ce qui **démultiplie** les possibilités de prélèvement.

ii. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de ROSENE (1930)

Dans l'expérience historique de Rosène, de jeunes plantules de brassicacée sont placées dans différentes configurations, de manière à ce qu'une ou plusieurs régions racinaires ne se trouvent pas au contact de l'eau. Pour cela, on utilise de l'huile, qu'on suppose non toxique pour le rhizoderme.



Cas A : l'apex et la zone pilifère sont dans l'eau, seule la zone subéreuse est au contact de l'huile ;
cas B : seule la zone pilifère est au contact de l'huile ; cas C : seule la zone pilifère est au contact de l'eau.

Le seul cas où la plantule flétrit, ce qui est imputable à un manque d'eau, est celui où son rhizoderme ne se trouve pas au contact du milieu aqueux. Ce **tissu superficiel** est donc **indispensable à l'absorption**.

A FIGURE 68. Expérience historique de ROSENE (1930). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- L'expérience de l'Américaine **Hilda F. ROSENE** (épouse LUND) (1897-1978) [**sans accent, contrairement à la figure et de nombreuses sources, dont mes anciens cours**] permet la **mise en évidence** simple de l'**importance de la zone pilifère** dans l'**absorption d'eau** par la **racine (figure 68)**.
- Des **expériences de suivi d'ions marqués radioactivement** montrent que les **ions** sont **également absorbés** à ce niveau.
- En revanche, la **subérisation** observée **en aval de la zone pilifère** semble **interdire les échanges d'eau et d'ions (mais pas de gaz) entre le sol et la racine en l'absence de mycorhization**.



Hilda ROSENE
(1897-1978)

β. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption

i. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique

- On appelle **mycorhize** une **association symbiotique entre une racine d'Angiosperme ou de Gymnosperme et un mycélium d'Eumycètes (Basidiomycètes ou Ascomycètes)**.

Un **mycélium** est la **partie végétative d'un 'champignon' constituée de filaments cellulaires nommés hyphes** [en théorie, le mot *hyphe* est féminin].

- Ces **associations** concerneraient **90 % des plantes** et sont **quasiment obligatoires** chez les **plantes de grande taille** comme les arbres, l'absorption subapicale de solution hydrominérale au niveau des **poils absorbants** étant **insuffisante** par rapport aux besoins de la plante.

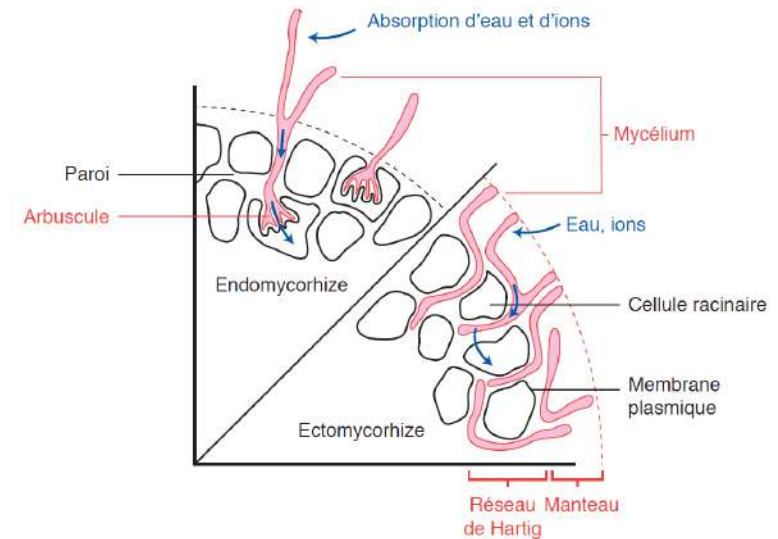
Bien que la **majorité des prélèvements hydrominéraux** soient réalisés par des **mycorhizes**, le **modèle** souvent présenté dans les manuels est celui des **poils absorbants**. Cela s'explique par le fait que les **manipulations** sont plus **aisées** sur des **jeunes plantes** que sur des plantes imposantes, plus rarement choisies comme sujet d'étude.

- Il existe des **espèces fongiques inféodées à une espèce donnée d'Angiosperme (ou Gymnosperme)** alors que d'autres peuvent s'associer à **plusieurs espèces différentes**.

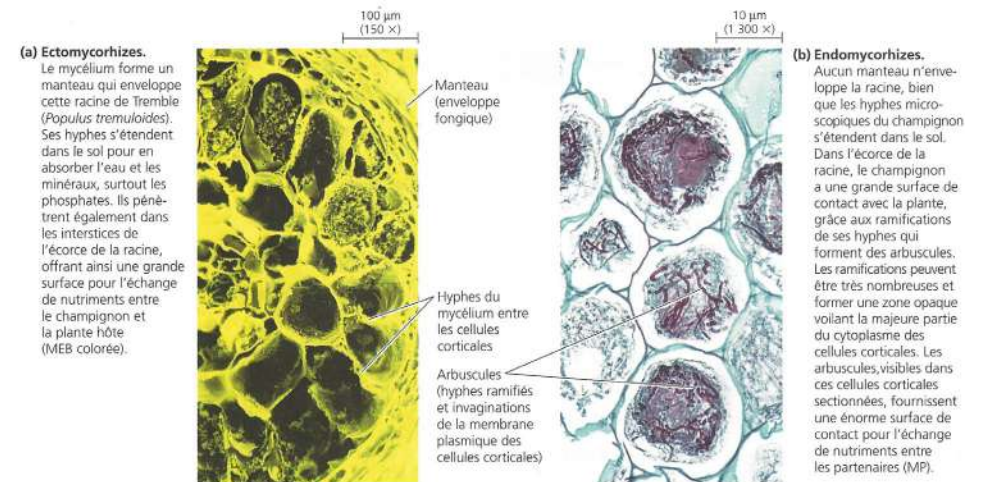
Un **mycélium** donné peut être associé à **une seule plante** ou bien établir des **mycorhizes** avec **plusieurs individus végétaux** (issus ou non de la même espèce), parfois très **nombreux** : il peut alors arriver que **certaines nutriments** soient « **prélevés** » par le champignon à une plante et **donnés à une autre plante** avec laquelle il est associé.

ii. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes

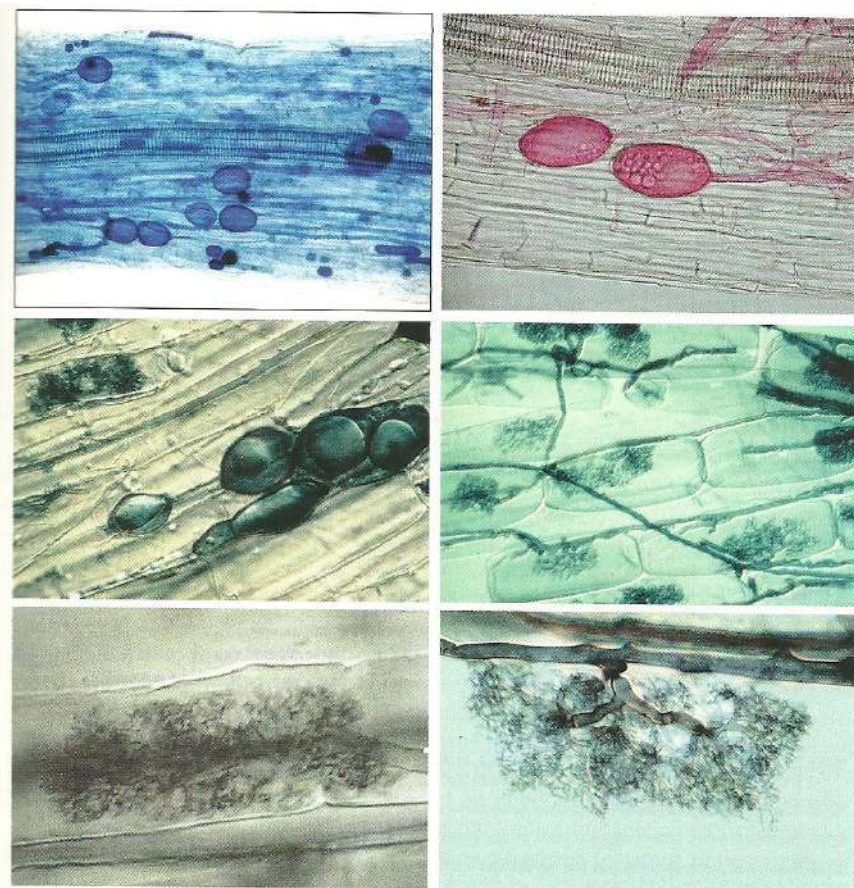
- On peut distinguer (figure 69-70) :
 - Les **mycorhizes ectotrophes** ou **ectomycorhizes** : le **mycélium forme un manchon mycélien ou manteau mycélien autour des racines et colonise les parois des cellules du cortex racinaire sans pénétrer dans les cellules ; l'ensemble du mycélium insinué dans le réseau pariétal** constitue le **réseau de HARTIG** (au niveau duquel s'effectuent les échanges). Les **ectomycorhizes** se trouvent plutôt au niveau des **arbres / arbustes / buissons**, y compris chez les **Fabacées arborescentes**.
 - Les **mycorhizes endotrophes** ou **endomycorhizes** : le **mycélium ne forme pas de manchon et pénètre profondément dans les cellules au-delà du cadre délimité par les parois, en repoussant la membrane plasmique de la cellule végétale et en formant un arbuscule digité au niveau duquel s'effectue l'essentiel des échanges**. Ce type de mycorhizes peut aussi présenter d'autres formes (**vésicules, pelotons...**) ; les **vésicules** semblent comprendre essentiellement des **réserves lipidiques** (figure 71). Les **endomycorhizes** se trouvent plutôt au niveau des **espèces herbacées**.
- Dans tous les cas, il n'y **pas de fusion** entre les **cellules des deux organismes** qui restent physiquement **séparées par leurs membranes respectives**.



▲ FIGURE 69. **Endomycorhize vs. ectomycorhize**. D'après SEGARRA *et al.* (2015).



▲ FIGURE 70. **Endomycorhize vs. ectomycorhize**. D'après CAMPBELL & REECE (2004). Les « arbuscules » légendés ressemblent ici davantage à des **pelotons**.



Type *Arum*.

En haut à gauche : racine endomycorhizée dans laquelle les structures fongiques symbiotiques ont été colorées en bleu (voir annexe 2) ; on voit des vésicules, de gros hyphes longitudinaux (surtout en bas de la photo) et des arbuscules sous forme de petits nuages flous ; la bande striée au centre de la racine est le faisceau des vaisseaux qui conduisent la sève (photo Yolande Dalpé).

En haut à droite : mycélium de Glomérormycète (coloré en rouge) portant des vésicules terminales qui contiennent des globules lipidiques (photo in Peterson *et al.*, 2006).

Au milieu à gauche : vésicules (en bas à droite de la photo) et un arbuscule (en haut à gauche) ; on voit aussi des hyphes longitudinaux (photo reproduite avec l'aimable autorisation de Mark Brundrett).

Au milieu à droite : hyphes portant des arbuscules ; chaque arbuscule occupe une cellule du cortex racinaire (photo Mark Brundrett).

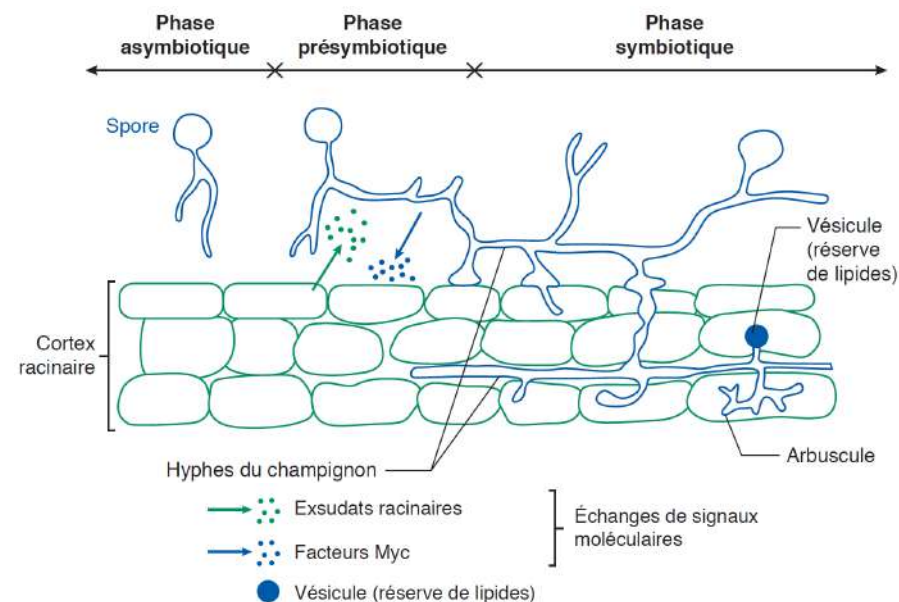
Photos du bas : vue à fort grossissement de deux arbuscules de forme différente (photo à gauche : Paola Bonfante, in Bonfante, Perrotto, 1995, à droite : photo reproduite avec l'aimable autorisation de Mark Brundrett).

▲ FIGURE 71. Observation microscopique de l'organisation mycorhizienne (endomycorhizes arbusculo-vésiculaires). D'après GARBAYE (2013).

iii. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre... quoique

- Les **deux protagonistes** de la symbiose peuvent souvent **vivre séparément**, quoique la **symbiose** devienne **nécessaire pour la plante** quand elle devient **imposante**.
- De l'autre côté, certaines espèces de 'champignons' sont **quasi-exclusivement** voire parfois **exclusivement mycorhiziennes**, ne pouvant subvenir à leurs besoins trophiques sans association.
- Les 'champignons' qui peuvent vivre à l'état libre sont généralement **saprophytes**, c'est-à-dire qu'ils **se nourrissent de matière organique en décomposition**, ce qui peut leur suffire.

iv. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire [limite programme]



▲ FIGURE 72. Mise en place d'une mycorhize (mycorhization). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- On appelle **mycorhization** l'ensemble des processus qui permettent la mise en place d'une **symbiose mycorhizienne**.
- On a pu mettre en évidence l'existence d'un **dialogue moléculaire** entre plante et champignon dans l'établissement de la symbiose (figure 72) :
 - Production de **facteurs Myc**, des **substances polysaccharidiques ou lipopolysaccharides**, par le champignon ;

Des **recherches agronomiques récentes** montrent qu'on peut **augmenter les rendements agricoles** de certaines espèces cultivées en ajoutant des **facteurs Myc** dans le sol, ce qui favorise la mycorhization.

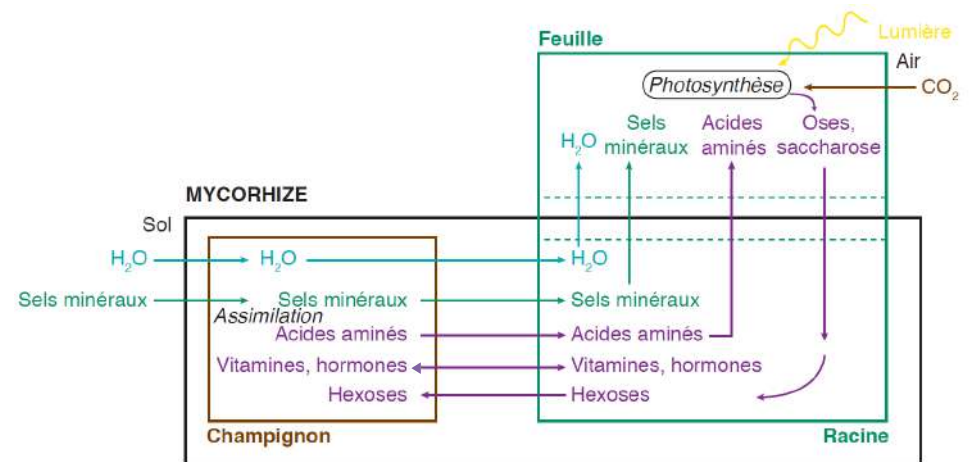
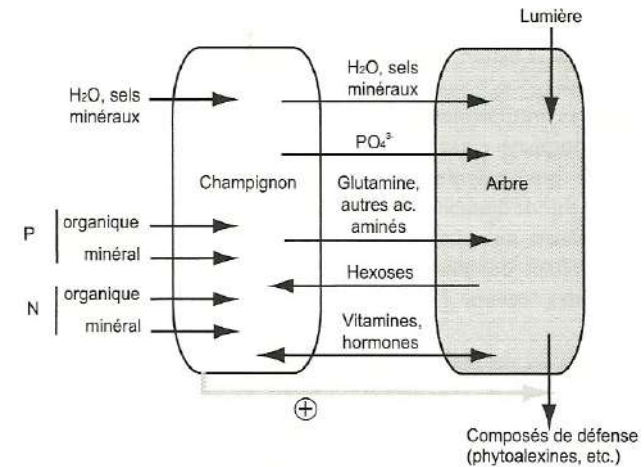
L'objectif serait, à terme, de pouvoir produire à grande échelle, soit par voie synthétique (chimie), soit par voie biologique, de grandes quantités de ces substances.

- Production d'**exsudats racinaires**, souvent des **métabolites secondaires** tels que des **flavonoïdes**, par la **plante**.
- Ces signaux **modifient l'expression génétique** des deux partenaires et permettent l'**édification de la mycorhize**.

Notons que la symbiose inhibe la mise en place de poils absorbants. Les mycorhizes peuvent du reste être présentes dans les zones subérfiées voire parfois les zones liégeuses.

v. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque

- La **mycorhize** permet des **échanges de nutriments** entre les protagonistes (figure 73 + encadré M) :
 - Le **champignon** fournit à la plante :
 - de l'**eau**,
 - des **sels minéraux** (notamment des **cations**, des **nitrates** ou encore des **phosphates**, ces derniers étant assez difficiles à prélever chez une plante non mycorhisée),
 - des **composés organiques azotés** (dont des **acides aminés**) ou **phosphorés** prélevés dans le milieu ou synthétisés par les cellules fongiques.
 - La **plante** fournit au **champignon** :
 - Des **photoassimilats** sous forme d'**hexoses** (fructose ou glucose) ; le champignon consomme **20 à 40 % des oses** produits par la plante.
 - Des **vitamines**, des **hormones**...
- La **mycorhize** intervient aussi dans les fonctions de **défense** et de **protection** :
 - Le **champignon** fournit une **protection mécanique** de la plante quand il forme un **manchon** (cas des **ectomycorhizes**)
 - Le **champignon** **stimule les défenses de la plante** qui produit des **tanins** (parfois accumulés dans des **cellules à tanins** en périphérie de la racine : voir TP Écosystèmes) ou des **phytoalexines** qui sont des **composés limitant la prédation** des deux protagonistes par les organismes du sol.

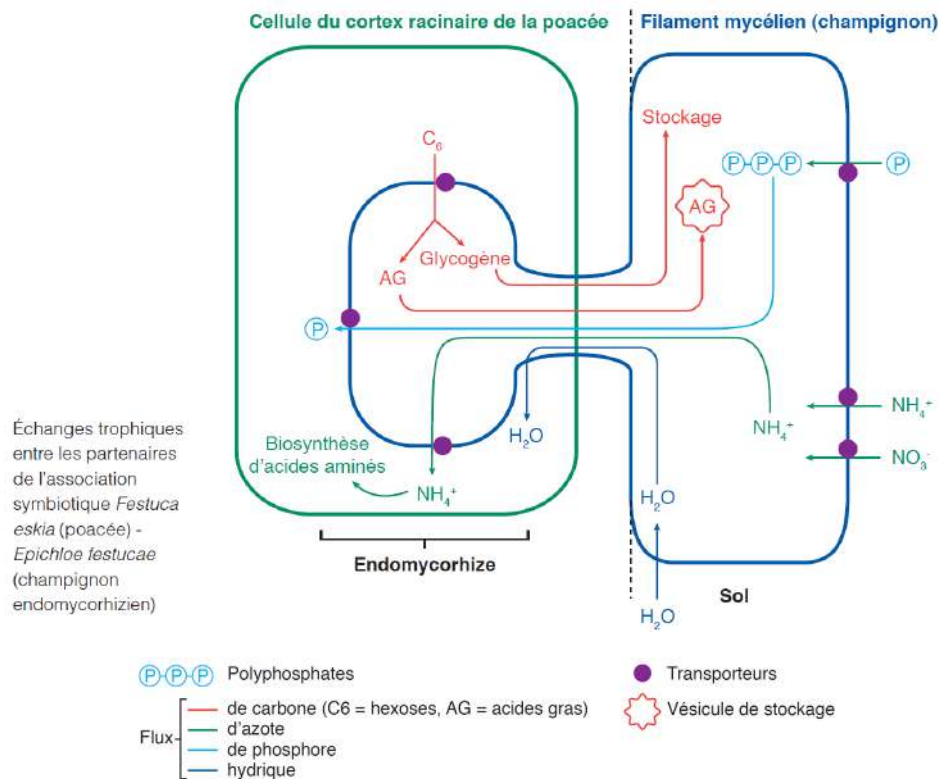


▲ FIGURE 73. **Échanges entre protagonistes d'une mycorhize : deux visions.**

D'après SELOSSE (2000) et SEGARRA *et al.* (2015).

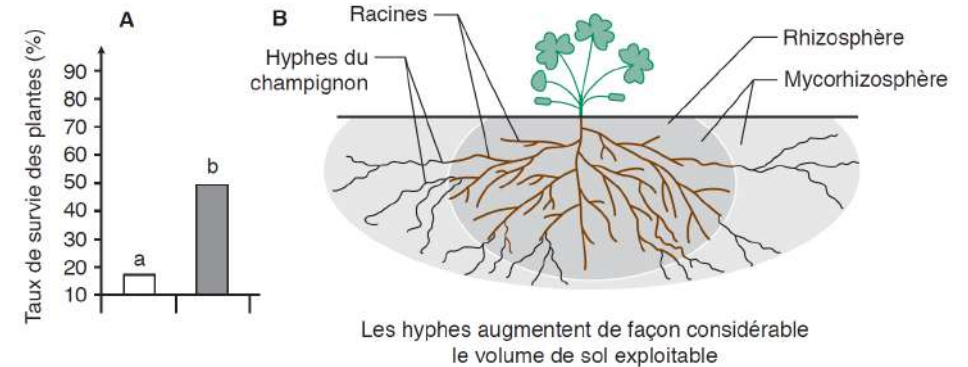
Encadré M Gros plan sur la nature des flux entre protagonistes d'une mycorhize

Pour information – D'après SEGARRA et al. (2015)



vi. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizosphère vs. mycorhizosphère)

- On peut appeler **rhizosphère** la zone du sol située au voisinage des racines d'une plante et où celle-ci est susceptible de prélever directement et de manière autonome la solution du sol. Son volume est nettement plus faible que celui de la **mycorhizosphère** qui est la zone du sol située au voisinage des racines d'une plante et des hyphes mycéliennes avec lesquelles la plante est impliquée dans une mycorhize (figure 74-B).
- Dans certains cas, notamment des situations de manque d'une substance nécessaire à la plante, on peut montrer que la présence d'une mycorhize favorise nettement la survie par rapport à des plants non mycorhizés (ex. : figure 74-A dans le cas d'un stress hydrique).



A. Taux de survie d'individus de *Festuca eskia* soumises à un stress hydrique
En blanc : Fétuque non mycorhizée ; en noir fétuque mycorhizée
(d'après Gibert A. et Hazard L. (2011) *Journal of Plant Ecology* 4, 201-208)
B. Hyphes et augmentation du volume de sol exploré

▲ FIGURE 74. Importance de la mycorhization sur l'absorption racinaire.
D'après SEGARRA et al. (2015).

b. Les nodosités, une symbiose particulière des racines Fabacées

a. Une association *Rhizobium*-Fabacée qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie

- Le programme invite à étudier le cas de la **diazotrophie** (alimentation azotée à partir de diazote atmosphérique) permise par une symbiose entre des Eubactéries jadis regroupées sous l'unique genre « *Rhizobium* » (mais il semblerait que ce groupe soit en réalité polyphylétique et comprennent plusieurs genres non immédiatement apparentés) et les Fabacées :
 - Les Fabacées récupèrent ainsi des acides aminés où l'azote a été fixé à partir de N_2 atmosphérique.
 - Les Bactéries récupèrent 15 à 30 % des assimilats photosynthétiques de la plante qu'elles utilisent dans leur métabolisme.

Cette association est donc une entrée possible dans le cycle de l'azote qui, bien que non explicitement au programme, a déjà fait l'objet de questions au concours (encadré N). On appelle cycle de matière la représentation cyclique du devenir et des transformations d'un élément chimique au sein d'un écosystème ou de la biosphère.

- Il est à noter que l'association Fabacées-*Rhizobium* n'est pas la seule symbiose diazotrophe existante (encadré O).

Encadré N Le cycle de l'azote

Voir **BCPST2**

Importance du degré d'oxydation

➤ Les **réactions impliquées** dans le cycle de l'azote sont **majoritairement des réactions d'oxydo-réduction** (figure b) qui modifient le **degré d'oxydation** (= nombre d'oxydation) (tableau 1).

	Composé	Niveau d'oxydation	
Composé très réduit	N organique (R-NH ₂)	-3	Composé peu oxydé
	Ammoniac (NH ₃)	-3	
	Azote gazeux (N ₂)	0	
	Oxyde nitreux (N ₂ O)	+1 (moyenne par N)	
Composé peu réduit	Oxyde d'azote (NO)	+2	Composé très oxydé
	Nitrite (NO ₂ ⁻)	+3	
	Dioxyde d'azote (NO ₂)	+4	
	Nitrate (NO ₃ ⁻)	+5	

TABLEAU 1. Principaux composés du cycle de l'azote. D'après MADIGAN & MARTINKO (2007).

Transferts et réservoirs du cycle de l'azote

➤ Dans un cycle de matière, les **réservoirs** sont les « **compartiments** » de **stockage des différentes formes de l'élément chimique étudié (y compris les êtres vivants)** ; le cycle inclut en outre les **flux** ou **transferts** qui existent entre ces **réservoirs** (**figures a-b**). On notera le rôle central des **êtres vivants**, particulièrement des **Bactéries**. On notera que la **figure a** inclut l'impact des **activités humaines** ou encore des **processus géologiques** (volcanisme) ou **météorologiques** (foudre).

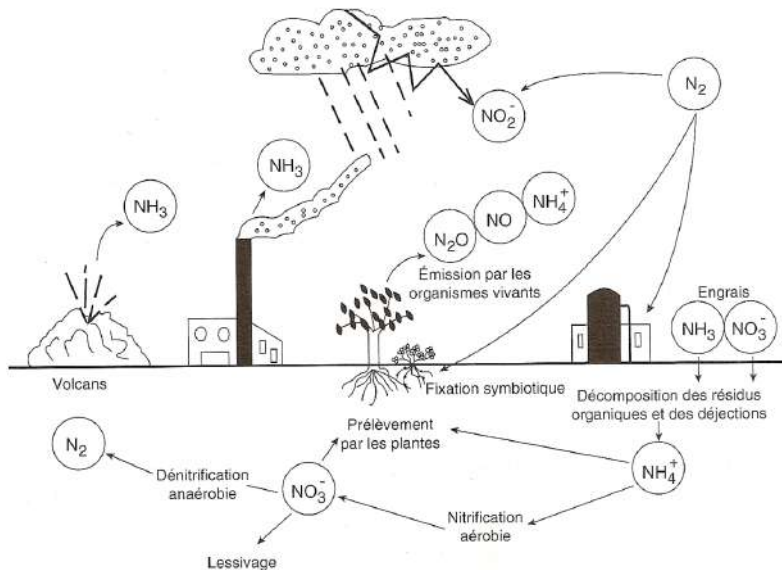


FIGURE a. Cycle de l'azote. D'après MOROT-GAUDRY (1997).

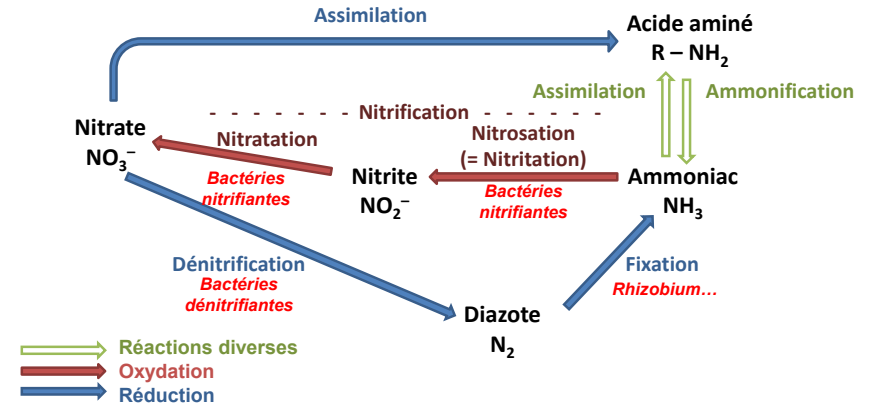
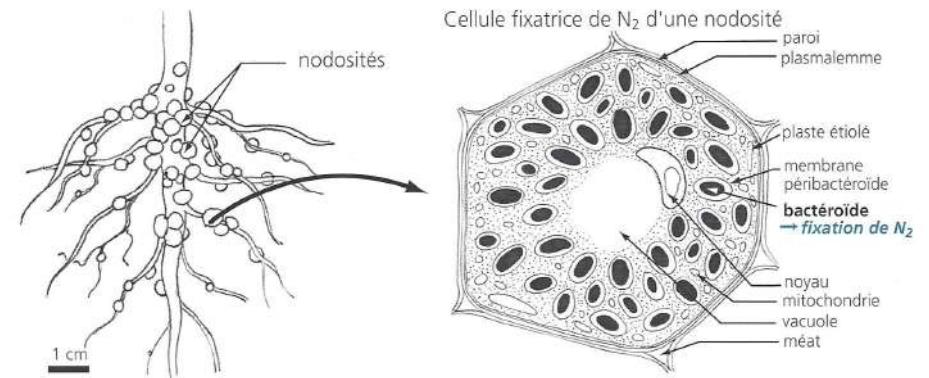


FIGURE b. Cycle de l'azote simplifié. *Original 2009.*

β. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]

- Les **nodosités** (= **nodules**) (figure 75) sont des **protubérances ovoïdes situées au niveau des racines** des Fabacées. Elles comprennent des **cellules infectées de bactéries *Rhizobium*** qui prennent, dans ce cadre, le nom de **bactéroïdes**. Ces bactéroïdes sont entourés d'un **espace péribactéroïdien** limité par une **membrane péribactéroïde** (figure 75). L'ensemble **bactéroïde-espace péribactéroïdien-membrane péribactéroïde** est parfois appelé un **symbiosome**.



nodosités à *Rhizobium* de racines de Fabacées et détail d'une cellule infectée, comportant des bactéroïdes fixateurs de N₂

Selon les espèces, la membrane pér bactéroïde renferme un (luzerne, trèfle) ou plusieurs (haricot, glycine) bactéroïdes. Il est possible d'observer les bactéroïdes au microscope optique en frottant une nodosité sur une lame en présence de colorant (encre de Chine). Ils ont des formes variables selon les espèces (forme ronde, en L ou en Y).

▲ **FIGURE 75. Nodosités.** D'après MEYER *et al.* (2008).

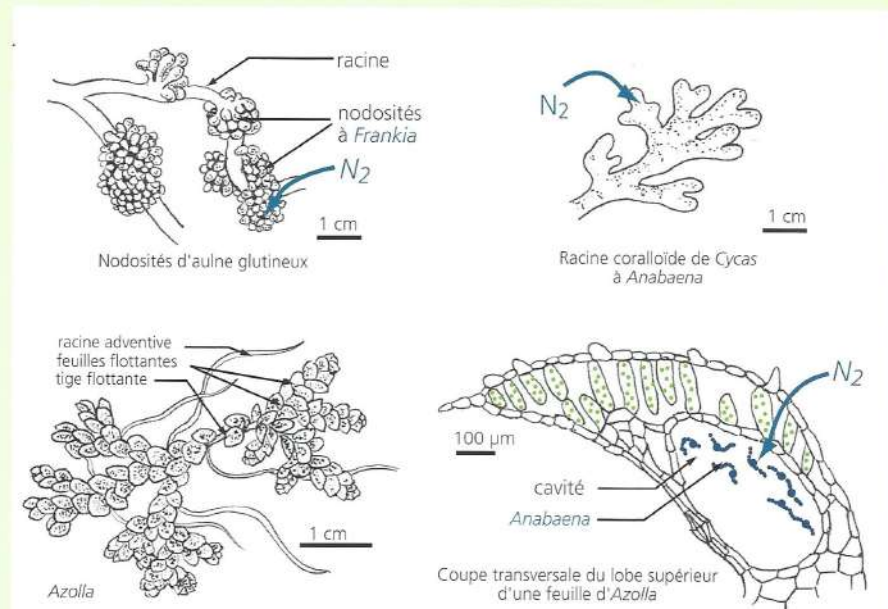
Encadré O D'autres symbioses fixatrices de diazote

(Au-delà du programme : pour information – d'après MEYER et al. 2008)

D'AUTRES VÉGÉTAUX QUE LES LÉGUMINEUSES VIVENT EN SYMBIOSE AVEC DES MICRO-ORGANISMES FIXATEURS DE N_2

L'aulne (*Alnus* sp., Bétulacées), commun au bord des rivières, la dryade (*Dryas octopetala*, Rosacées) de haute montagne, le *Myrica* (*Myrica gale*, Myrtacées) des marécages, les Casuarinas (*Casuarina* sp., Casuarinacées) des zones intertropicales sont des exemples de dicotylédones ligneuses dont les racines présentent des nodosités à *Frankia*, une bactérie Gram+, du groupe des Actinomycètes qui fixe N_2 . Cette symbiose leur permet de vivre en situation pionnière sur des sols pauvres en azote. D'autres végétaux, en symbiose avec des cyanobactéries fixant N_2 , ne forment pas de nodosités.

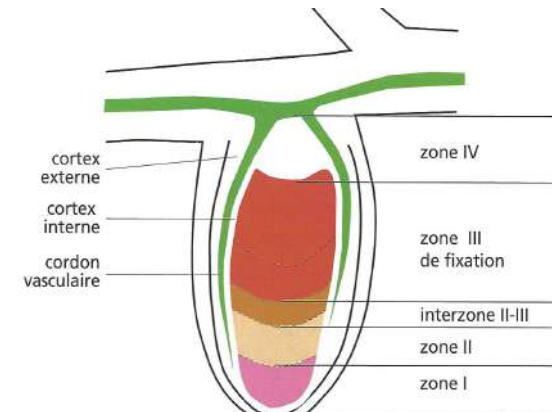
C'est le cas de *Gunnera* (Eudicotylédones, Rosales), des cycas (Cycadophytes) aux racines à l'aspect de corail dont le gravitropisme négatif les fait croître vers la surface du sol, et d'une fougère aquatique, *Azolla* (Filicophytes, Salviniales). Les minuscules feuilles flottantes d'*Azolla* abritent une cyanobactérie (*Anabaena*) qui peut fixer jusqu'à 150 kg d'azote $ha^{-1}.an^{-1}$. Originaire d'Amérique tropicale, elle a été introduite en Asie pour améliorer les rizières inondées. Lorsqu'elle meurt, sa décomposition enrichit le sol en azote. *Azolla* est un engrais vert. Certains lichens (*Collema*, *Peltigera*), certaines hépatiques (*Blasia*) et les anthocérotes vivent aussi en symbiose avec des cyanobactéries fixatrices de N_2 qui logent dans leur thalle plaqué sur le sol.



Sur une coupe longitudinale le nodule à croissance indéterminée présente, à partir de l'apex, un méristème apical (zone I), une zone de différenciation, ou zone de préfixation (zone II), où les bactéries sont libérées dans les cellules de la plante. Les bactéries libérées dans la cellule ont une morphologie et une physiologie nouvelle, on les appelle des bactéroïdes. Les *Rhizobium* sont acheminés dans les cellules végétales au travers d'un cordon d'infection qui se ramifie. Chaque bactérie déversée dans la cellule par un processus d'endocytose est entourée d'une membrane péribactéroïde, qui dérive de la membrane cytoplasmique de la cellule-hôte. Une nouvelle unité fonctionnelle est réalisée, le symbiosome, qui comprend le bactéroïde, l'espace péribactéroïdien, et la membrane péribactéroïde. Dans la zone II-III, les bactéroïdes montrent une structure modifiée et les cellules végétales accumulent des amyloplast. La fixation optimale de l'azote a lieu dans la zone III, tandis qu'au niveau de la zone IV, ou zone de sénescence, les cellules végétales ne sont plus fonctionnelles et les bactéroïdes sont lysés.

D'après DUHOX & NICOLE (2004).

- Les **nodosités** (figure 76) présentent une **zonation**. On se limite ici à l'exemple d'un **nodule indéterminé** (il existe aussi des nodules déterminés avec une organisation un peu différente – voir encadré P). Les **cellules infectées** se situent au **centre de la structure (moelle)** (alors que la **partie corticale** de la structure présente surtout des **tissus non infectés** : **rhizoderme**, du **parenchyme cortical** et des **tissus conducteurs**, ces derniers s'organisant en **cordons vasculaires**).



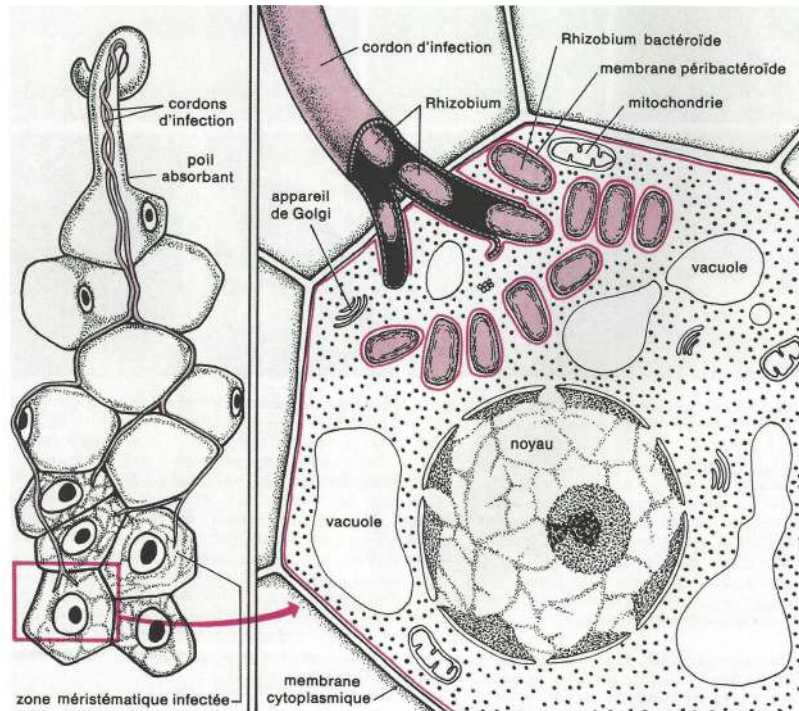
▲ FIGURE 76. **Zonation des nodosités.** D'après DUHOX & NICOLE (2004).

- La **partie centrale** s'organise **typiquement en quatre zones** (figure 76) :
 Voir absolument le TP Cellules à ce sujet
 - Zone I : méristème apical nodulaire** (comprend des **cellules méristématiques généralement sans bactéroïdes qui permettent la multiplication des cellules et la croissance du nodule**).
 - Zone II : zone d'accroissement cellulaire et de différenciation** où **les cellules toujours de type méristématique commencent à s'allonger et sont infectées par des bactéroïdes**.

Pendant toute la durée de fonctionnement d'une nodosité, les *Rhizobium* pénètrent jusqu'à la **zone II** au moyen d'un **cordon d'infection** (figure 78) mis en place par les Bactéries lors de genèse de la nodosité et qui **reste fonctionnel** pendant toute la durée de vie du nodule.

Entre les zones II et III, on note la présence d'une **interzone II-III** où les **bactéroïdes** présentent une **structure modifiée** et où les cellules **végétales** produisent des **amyloplast** en quantité importante.

- **Zone III : zone de fixation optimale du diazote atmosphérique.** Les **bactéroïdes** sont en place et le **symbiosome** est fonctionnel.
- **Zone IV : zone de sénescence où il y a lyse des bactéroïdes**, ce qui rend les cellules végétales incapables de diazotrophie.



Stades du processus d'endocytose des bactéries (d'après Dommergues et coll., 1985).

▲ FIGURE 77. Fonctionnement du cordon d'infection.
On notera que la **membrane pér bactéroïde** est issue de la **membrane d'endocytose du bactéroïde**.
D'après DUHOX & NICOLE (2004).

y. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]

On distingue classiquement **deux types de nodosités** (encadré P) :

- Les **nodosités à croissance indéterminée** où **l'activité méristématique se maintient tout au long du fonctionnement du nodule**. De nouvelles cellules apicales sont continuellement infectées. Cela résulte en une **forme plutôt cylindrique** de la nodosité. Ces nodosités sont surtout connues chez les **Fabacées** des **zones tempérées**.
Le cours et le TP traitent surtout de ce type de nodosités.
- Les **nodosités à croissance déterminée** où **l'activité méristématique cesse tôt**. Les **cellules infectées** engendrent d'autres **cellules infectées** en se **divisant** et la nodosité en grandissant par expansion acquiert une **forme sphérique**. Ce type de nodosité existe surtout chez les **Fabacées** originaires des **zones tropicales** (cas du Soja et du Haricot).

Encadré P Pour information : nodules indéterminés et déterminés

(Au-delà du programme : pour information – d'après DUHOX & NICOLE, 2004)

➤ Les **nodosités** que nous avons étudiées jusqu'ici sont des **nodules indéterminés** caractérisés par un **méristème nodulaire en position apicale du nodule** et une **différenciation basipète**, la **nodosité perdurant toute une saison**. Il existe aussi des **nodules déterminés** caractérisés par un **méristème nodulaire dispersé dans toute la partie périphérique du nodule**, une **forme plutôt sphérique** et un **fonctionnement souvent court** (une dizaine de jours) (figure a).

Les deux grands types de nodules. C'est la plante-hôte, et non pas la bactérie, qui est à l'origine du type de nodule. Dans le nodule de type indéterminé, le méristème apical donne naissance à toute la structure du nodule de manière basipète. Ces nodules sont parfois ramifiés. Dans le nodule de type déterminé, le méristème a une durée de vie limitée à une dizaine de jours et le nodule est plus ou moins sphérique.

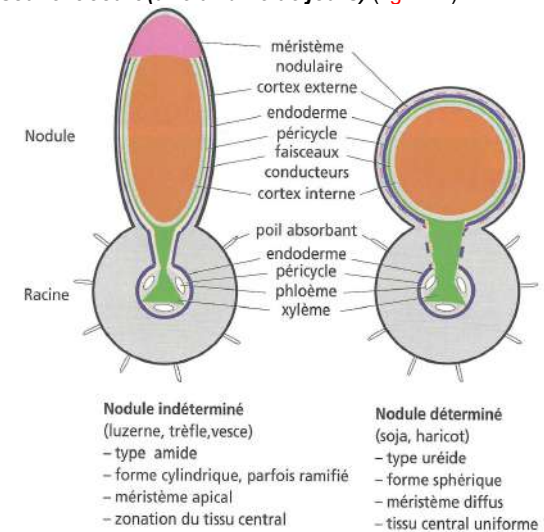
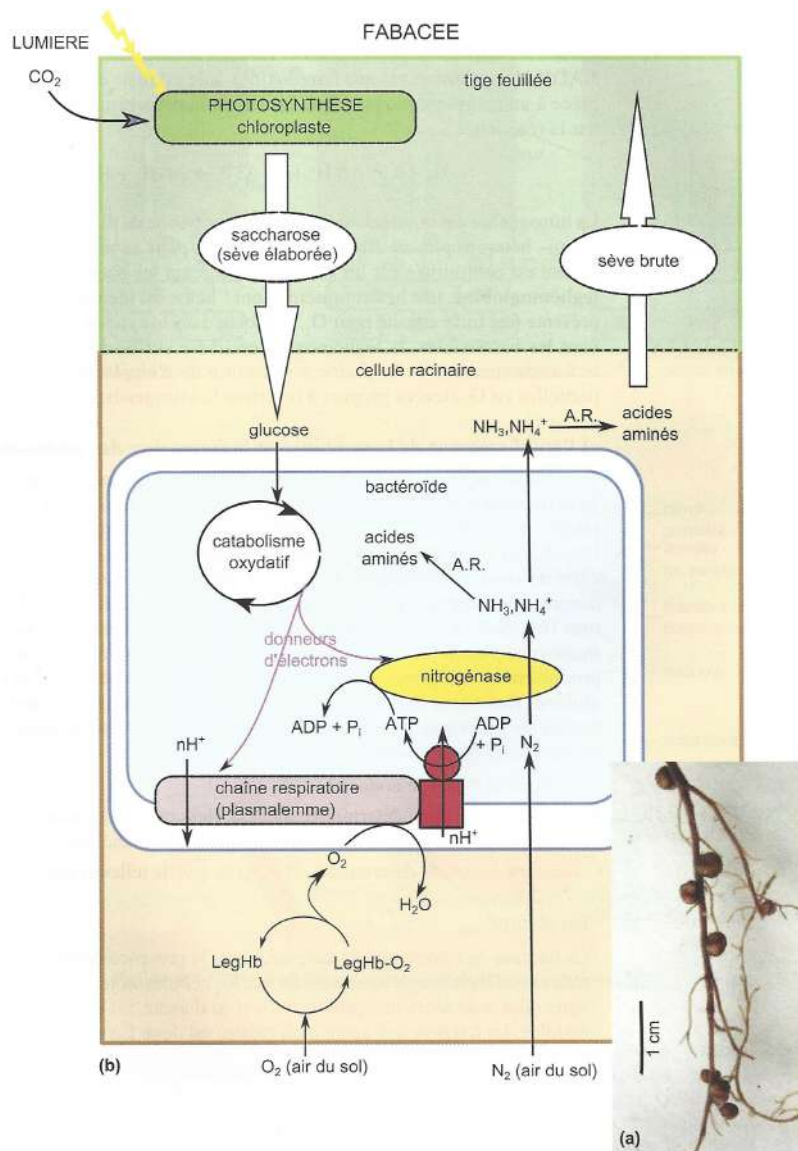


FIGURE a. Nodules indéterminés et déterminés. D'après DUHOX & NICOLE (2004).

δ. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux

- Il s'agit ici de montrer que la **nodosité** présente un **fonctionnement mutuellement profitable** aux **deux protagonistes** de l'interaction en explicitant son **fonctionnement** (figure 78).

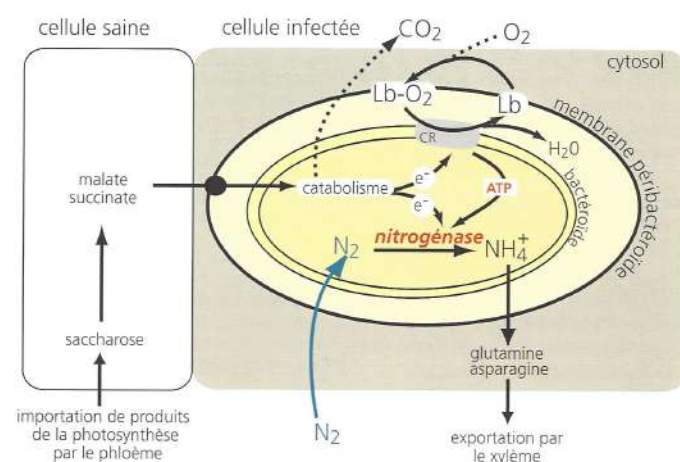


La symbiose Fabacée-Rhizobium.

(a) Nodosités racinaires de fabacée (b) échanges entre partenaires. A.R. : amination réductrice.

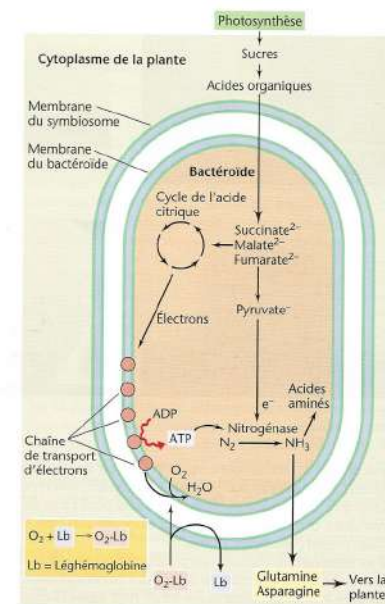
Vision de PEYCRU et al. (2014)

▲ FIGURE 78. Fonctionnement d'une nodosité : une vue d'ensemble (1/2).



la division du travail entre bactéroïde et racine de Fabacées pour la fixation de N_2 dans une nodosité
CR: chaîne respiratoire, Lb: leghémoglobine (d'après Selosse, 2000).

Vision de MEYER et al. (2008)

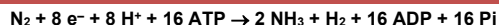


Vision de MADIGAN & MARTINKO (2007).

▲ FIGURE 78. Fonctionnement d'une nodosité : une vue d'ensemble (2/2).

i. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires

- Naturellement, à l'état libre, les « *Rhizobium* » sont des Bactéries souvent flagellées du sol qui ne réalisent généralement pas la diazotrophie mais, en association au sein de la plante, ces Bactéries perdent leur mobilité et présentent une autotrophie à l'azote (capacité d'assimiler l'azote minéral, ici le N₂) tout en demeurant hétérotrophes au carbone (incapacité d'assimiler le carbone minéral).
- Le processus de fixation du N₂ est un processus endergonique consommateur d'ATP qui a lieu dans le nodule au sein des seuls bactéroïdes selon la réaction :



- Cette réaction est une réduction (= il y a gain d'électrons lors de la réaction). Elle est catalysée par un complexe enzymatique, la nitrogénase (figure 78) (encadré Q). L'ATP, les électrons et les protons sont fournis par la respiration du bactéroïde.
- L'ammoniac produit (NH₃) – ou plutôt sa forme ionisée, l'ammonium (NH₄⁺) – est alors :
 - Pour une partie, directement utilisé par le bactéroïde dans la synthèse d'acides aminés propres (parfois ensuite transférés à la plante).
 - Pour une autre partie, exporté vers la cellule végétale qui peut alors produire ses propres acides aminés. Intérêt pour la plante : gain d'azote minéral !!!

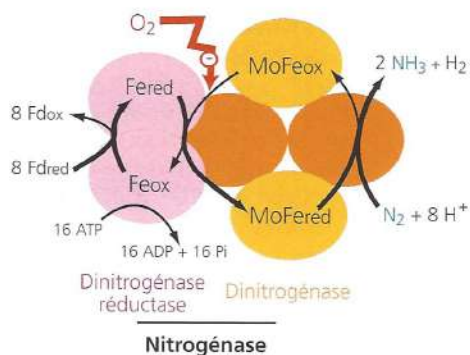
Encadré Q La nitrogénase, un complexe enzymatique

(Pour information ? D'après MEYER et al., 2008)

réaction d'oxydo-réduction assurée

par la nitrogénase

La nitrogénase est un complexe protéique bactérien formé de deux métalloprotéines : la protéine à fer, appelée dinitrogénase réductase (dimère d'environ 60 kDa) et la protéine à molybdène-fer, appelée dinitrogénase (tétramère d'environ 220 kDa). Chacune est liée à des atomes de fer par l'intermédiaire de leur cystéine, ce qui constitue des centres fer-soufre. La dinitrogénase réductase en comporte quatre et la dinitrogénase, un nombre variable, dont deux sont liés à du molybdène. Les atomes de fer sont impliqués dans les transferts d'électrons. Dans un cycle de fonctionnement, la dinitrogénase réductase accepte les électrons de la ferrédoxine (Fd) et lie deux molécules d'ATP. Elle cède ses électrons à la dinitrogénase. L'hydrolyse de l'ATP lui permet de retourner à une conformation oxydée prête à accepter de nouveaux électrons de la ferrédoxine. Huit cycles sont nécessaires pour que la dinitrogénase réduise N₂ en NH₃ et H⁺ en H₂. La dinitrogénase est inhibée par l'O₂ (d'après Buchanan et al., 2000).



ii. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée

- La nitrogénase est très sensible à la concentration en dioxygène qui peut inhiber fortement son activité voire l'altérer irrémédiablement.

- Une faible pression partielle en dioxygène est assurée dans le bactéroïde grâce à trois niveaux de protection :

- Le cortex interne du nodule est souvent protégé par une couche de sclérenchyme qui limite les échanges gazeux.
- La respiration bactérienne est rapide : le dioxygène parvenant au bactéroïde est préférentiellement fixé par la chaîne respiratoire plutôt que la nitrogénase.
- Les cellules végétales contenant des bactéroïdes expriment en forte quantité une protéine de structure quaternaire fixatrice de dioxygène : la leghémoglobine (LegHb) (figure 78). Cette protéine, qui possède un hème (cofacteur contenant un ion métallique pouvant fixer un gaz diatomique au centre d'un ensemble organique de plusieurs cycles appelé porphyrine) semblable à celui de l'hémoglobine animale, se trouve exprimée dans le cytosol : elle libère une quantité de dioxygène permettant la respiration des *Rhizobium* tout en interdisant les pressions partielles en dioxygène toxiques pour la nitrogénase.

Les notions de métalloprotéine, hème, porphyrine... seront examinées avec l'hémoglobine le chapitre sur la respiration.

iii. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée

- Les photoassimilats carbonés sont issus de la photosynthèse qui a lieu dans les parties aériennes chlorophylliennes (particulièrement les feuilles) de la plante. Ces composés, essentiellement du saccharose, arrivent aux cellules racinaires par la sève élaborée.
- Là, ce saccharose est utilisé essentiellement dans la production de glucose transférable aux bactéroïdes (figure 78) qui peuvent aussi utiliser d'autres composés du métabolisme tels que des acides organiques (succinate, malate...) (figure 78).

ε. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu

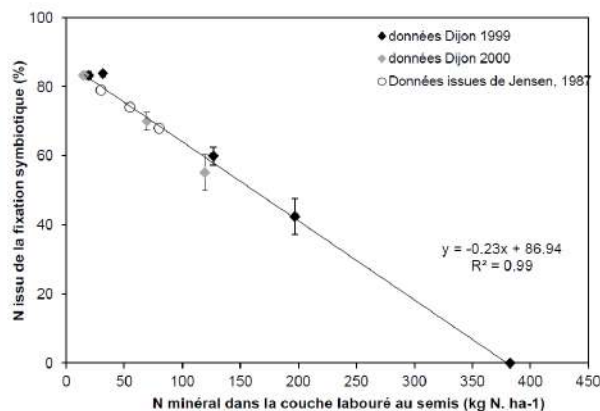
- De nombreuses études montrent clairement que l'importance de la nodulation est une fonction décroissante de la disponibilité en nitrates du milieu (figure 79). Les Fabacées suscitent la mise en place des nodosités en cas de faible présence de ressources azotées du sol.

Point agronomie

- En agriculture, les jachères à Fabacées permettent ainsi de ré-enrichir un sol en azote.
- Un ensemencement artificiel par des Bactéries est possible dans les cultures de Fabacées.

Le diazote atmosphérique compose 78 % de l'air atmosphérique (et donc de l'air du sol) : il s'agit donc d'une ressource hautement disponible.

- Notons qu'il existe généralement une spécificité entre espèces de Bactéries et espèces de Fabacées.

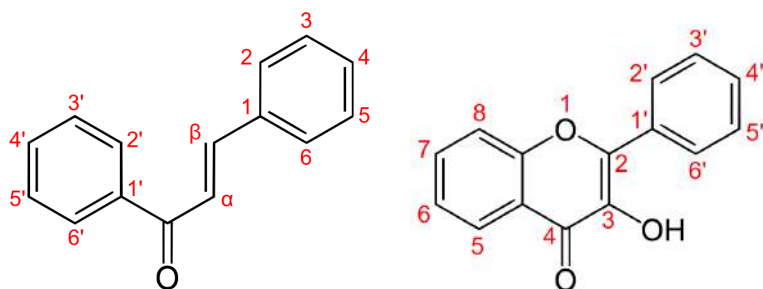


Contribution de la fixation symbiotique à l'acquisition totale d'azote par le peuplement sur la totalité du cycle de la plante, en fonction de la disponibilité en azote minéral (nitrates + ammonium) dans la couche labourée mesurée au semis (Expérimentation au champ INRA Dijon). Modifié d'après Voisin et al., 2002b.

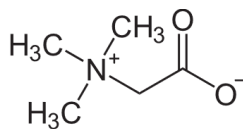
▲ FIGURE 79. Effet de la disponibilité en azote minéral du sol sur la quantité d'azote fixé par les nodosités chez les Fabacées. D'après VOISIN et al. (2004).

ζ. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales [pour information]

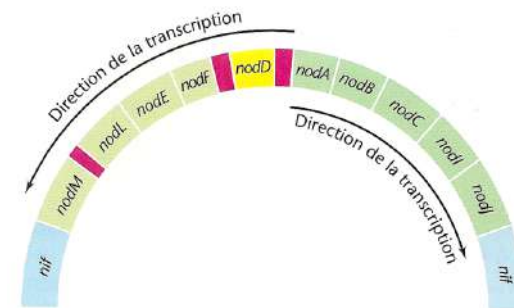
- En cas de faible disponibilité en azote minéral dans le sol, les Fabacées produisent et excrètent des **substances inductrices** de la **symbiose** : des **flavonoïdes** (**composés aromatiques pigmentaires à deux ou trois cycles organiques**) (figure 80) ou des **bétaïnes** (exemple : triméthylglycine TMD – figure 81).



▲ FIGURE 11. Deux exemples de flavonoïdes (pour information). D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).



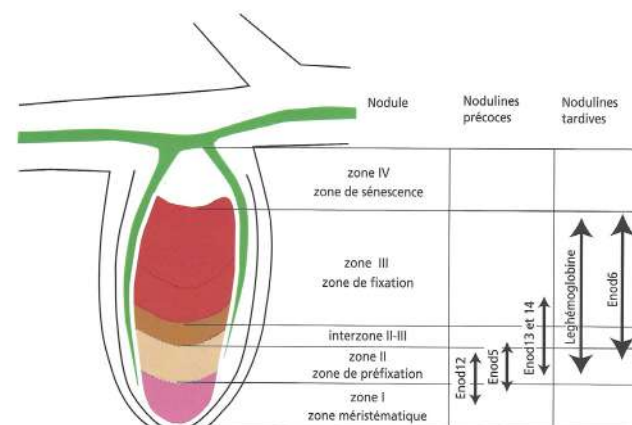
▲ FIGURE 12. La TMD, une bétaine (pour information). D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).



Les gènes *nod*. Organisation des gènes *nod* sur le plasmide Sym de *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae*, espèce nodulatrice des pois. Le produit de *nodD* contrôle la transcription des autres gènes *nod*. Les boîtes *nod* sont surli-gnées en rouge et les flèches indiquent la direction de la trans-cription des gènes *nod*. Les gènes *nif* codent des protéines impliquées dans la fixation de l'azote

▲ FIGURE 82. Organisation des gènes *Nod* (pour information). D'après MADIGAN & MARTINKO (2007). Les gènes *nif* codent les polypeptides de la nitrogénase.

Au cours de cette symbiose, le programme génétique de la plante-hôte est considérablement modifié. Des approches moléculaires complémentaires (Northern blot, hybridation *in situ*, et expression fonctionnelle de promoteurs) ont permis d'identifier plusieurs gènes de la plante-hôte s'exprimant principalement dans les nodules (nodulines). La localisation de l'ARNm de ces gènes au cours de la formation du nodule a permis de « cartographier » les différentes zones de différenciation du nodule. On recherche activement la régulation et la fonction des gènes impliqués.



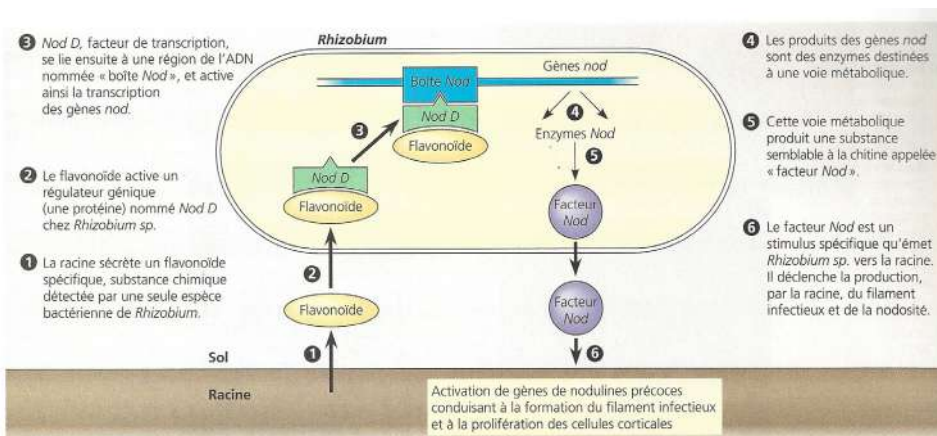
Localisation histo-chimique de quelques protéines exprimées dans le nodule (nodulines) des légumineuses. On distingue des nodulines précoces comme Enod12 et des nodulines tardives comme la leghémoglobine.

▲ FIGURE 83. Dialogue moléculaire entre Fabacée et *Rhizobium* montrant la répartition des facteurs *Nod* (pour information). D'après DUHOX & NICOLE (2004).

- En réponse à la présence de ces substances dans le sol, les bactéries *Rhizobium* sont attirées et se déplacent vers les racines de Fabacées : on peut parler de **chimiotactisme positif**. Les facteurs végétaux déclenchent une **modification de l'expression génétique bactérienne** en activant des **gènes Nod** organisés en **opéron** sur un **plasmide** (figure 83) sous la dépendance de **protéines régulatrices** produites par le **gène NodD** qui induisent l'expression des **autres gènes Nod**, ce qui aboutit à la production de **protéines Nod** responsables de la synthèse de **substances lipo-oligosacharides** nommées **facteurs Nod** (figure 84).

Convention d'écriture : nom des gènes en italique, nom des protéines en caractères normaux.

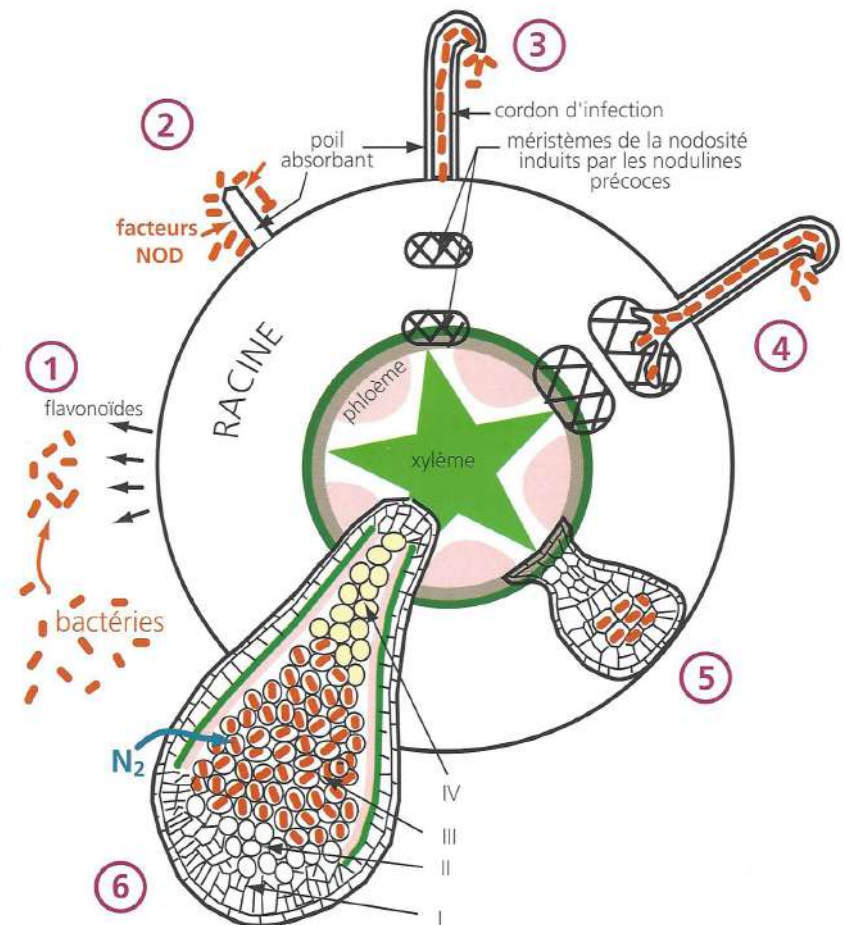
- Les **facteurs Nod** induisent à leur tour une **modification de l'expression génétique de la plante** : des **protéines impliquées dans la mise en place et dans le fonctionnement de la symbiose** nommées **nodulines** sont alors produites, sans que le rôle de ces nodulines ne soit forcément toujours clairement identifié. On peut distinguer des **nodulines précoces produites lors de la mise en place de la symbiose** et des **nodulines tardives produites lors du fonctionnement de la symbiose**. L'expression des nodulines est fonction de la **zone de la nodosité** considérée (figure 85).



▲ **FIGURE 84. Dialogue moléculaire entre Fabacée et *Rhizobium*.**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

η. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation [pour information]

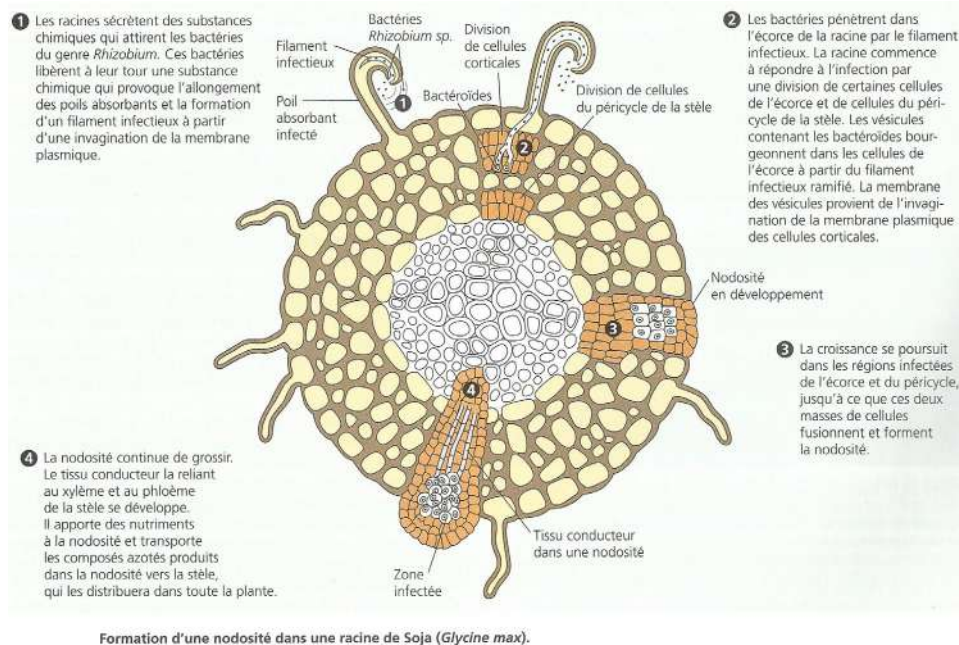
- On peut appeler **nodulation** l'ensemble des processus qui permettent l'édification de la nodosité (figures 85-86). Au sens le plus large, cela inclut le dialogue moléculaire précoce dont nous venons de parler.
- Les processus importants de la nodulation peuvent être résumés comme suit :
 - 1. Attraction chimique des Bactéries par des flavonoïdes** (ou des bétaines) produits par la plante.



les principales étapes de l'établissement de la symbiose entre une Fabacée et un *Rhizobium*

1. attraction chimique, 2. adhésion et reconnaissance, 3. infection, 4. initialisation de la nodosité, 5. fusion des méristèmes de la nodosité, 6. différenciation de la nodosité. Les proportions ne sont pas respectées d'une étape à l'autre : le poil absorbant mesure quelques micromètres de long et la nodosité au stade 6, quelques millimètres de long. Les stades 3 et 4 durent environ deux jours. Les différentes régions de la nodosité différenciée au stade 6 sont généralement appelées zones I (zone méristématique), II (zone d'accroissement cellulaire et d'infection), III (fixation de N₂) et IV (senescence). Dans les nodosités persistantes, il y a maintien d'un cordon d'infection au voisinage du méristème (d'après Rolfe et Gresshoff, 1988).

▲ **FIGURE 85. La nodulation.** D'après MEYER *et al.* (2008).



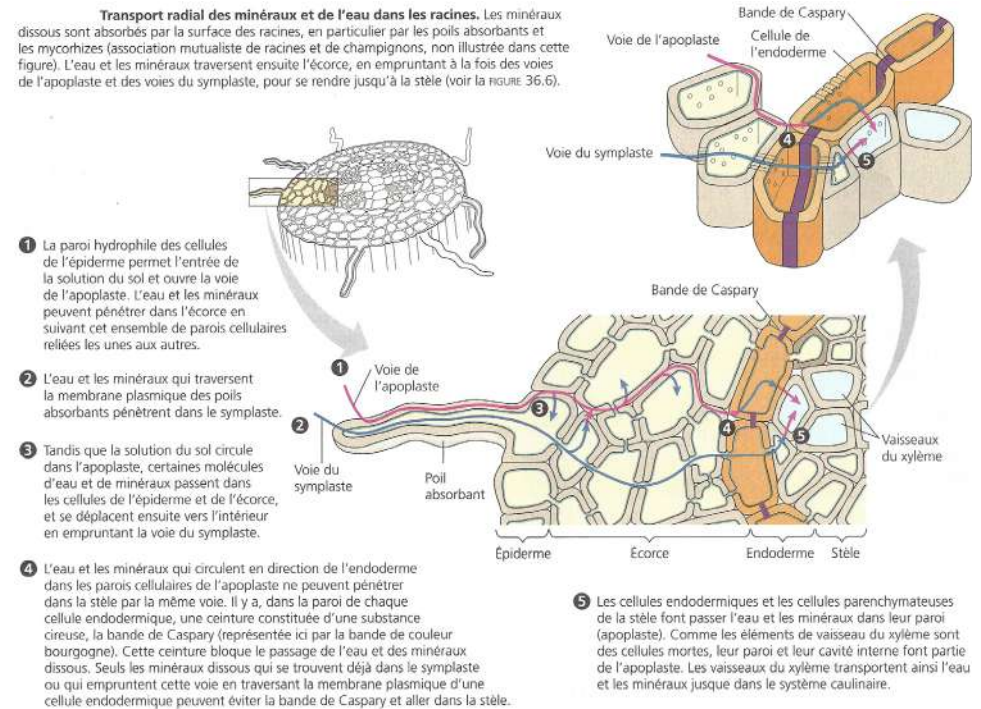
▲ FIGURE 86. La nodulation : vision simplifiée.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- 2. Réponse de la Bactérie : rapprochement du poil absorbant (à l'aide de mouvements de **flagelle**), mise en place d'**interactions de reconnaissance** (impliquant des protéines des deux partenaires) et production de **facteurs Nod** (qui eux-mêmes induisent la **production de nodulines** précoces par la plante).
- 3. Mise en place du **cordon d'infection** [essentiellement produit par la plante : composition polysaccharidique, présence de mucilages au-dedans].
- 3 bis. Dans le même temps : **Formation**, au niveau principalement du **péricycle** mais aussi de **parenchyme cortical** proche, d'un **primordium nodulaire** : **par dédifférenciation des cellules péricycliques et parenchymateuses, des cellules méristématiques se forment et constituent l'ébauche du méristème nodulaire**.
- 4. Croissance du cordon d'infection jusqu'au niveau du nodule en cours de formation ; le cordon commence à y **déverser ses Bactéries**.
- 5-6. Croissance de la nodosité grâce à la **production de nouvelles cellules** par le méristème et **structuration de la nodosité** grâce à la **différenciation** des tissus et l'**infection bactérienne**.

Notez que **l'infection continue pendant tout le temps de fonctionnement de la nodosité** et que **le cordon d'infection persiste**, contrairement à ce que de nombreux schémas peuvent laisser supposer.

c. Un transfert radial symplasmique (incl. transcellulaire) et apoplasique des substances absorbées jusqu'à la sève brute du xylème racinaire

Transport radial des minéraux et de l'eau dans les racines. Les minéraux dissous sont absorbés par la surface des racines, en particulier par les poils absorbants et les mycorhizes (association mutualiste de racines et de champignons, non illustrée dans cette figure). L'eau et les minéraux traversent ensuite l'écorce, en empruntant à la fois des voies de l'apoplaste et des voies du symplaste, pour se rendre jusqu'à la stèle (voir la figure 36.6).



▲ FIGURE 87. Transfert radial : voies symplasmique et apoplasique.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

a. Un transfert radial passif à la fois apoplasique et symplasmique (voire « transcellulaire ») de l'eau et des ions

- L'eau et les ions se déplacent à la fois par l'**apoplasme** (continuum des parois cellulaires) et le **symplaste** (continuum des cytoplasmes, notamment grâce aux **plasmodesmes**) (figure 54).

Certains auteurs parlent de **voie transcellulaire** quand **une substance traverse les vacuoles des cellules**. Pour d'autres auteurs, il ne s'agit que d'un cas particulier de transport symplasmique. La voie transcellulaire n'est possible que pour l'eau.

β. La présence d'un cadre de CASPARY, barrière endodermique qui impose une entrée symplasmique dans le cylindre central

- Au niveau de l'**endoderme**, on note une **bande de subérine transversalement continue située au milieu des cellules** qui impose un **passage des substances**

par le **symplasme** avant de pénétrer dans le **cylindre central**. Cette bande s'appelle le **cadre de CASPARY**.

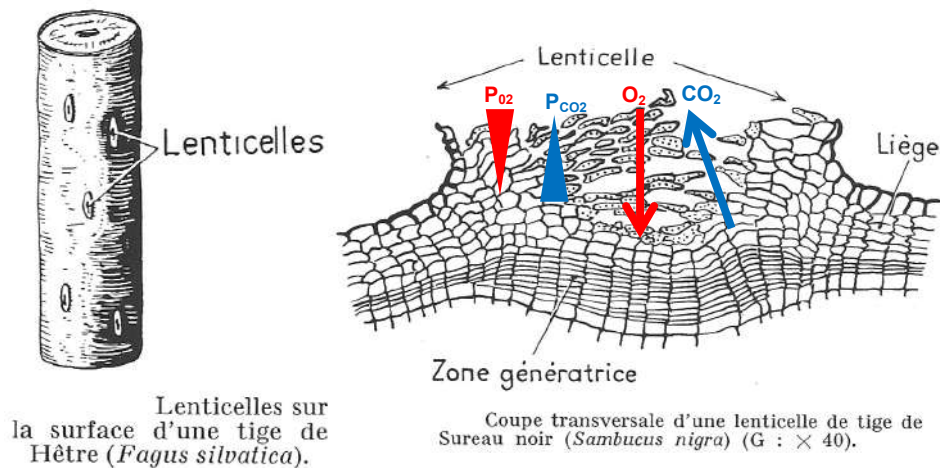
Notons que chez les **Monocotylédones** dont on rappelle qu'elles présentent un **endoderme en U**, on note plutôt la **présence éparse de cellules endodermiques dépourvues de subérine qui permettent le passage des substances** ; on les appelle **cellules de passage** ou **points de passage**.

y. Bilan : la formation de la sève brute et la charge du xylème

- Cette **circulation radiale** aboutit à la formation de la **sève brute** et, conjointement, à la **charge en ions du xylème**.

4. Les échanges gazeux respiratoires (EGR) ou photosynthétiques (EGP) et la transpiration foliaire : des échanges ayant lieu au niveau des racines, des stomates ou des amincissements du périoderme (lenticelles, rhytidome)

a. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périoderme (Fabacées ligneuses) : des EGR empruntant surtout les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome



▲ FIGURE 88. **Lenticelles et échanges gazeux**. D'après CAMEFORT (1977).

- Le liège est un **tissu relativement imperméable** qui ne facilite pas les échanges gazeux. Même si les tissus des **racines** ou **tiges secondaires** ont souvent des **besoins peu importants en dioxygène** et un **métabolisme faible**, les **échanges gazeux** sont nécessaires à la survie des **cellules vivantes**.
- Ils se réalisent essentiellement dans les zones où le liège se desquame : **lenticelles** (figure 88) ou **crevasses de rhytidome**.

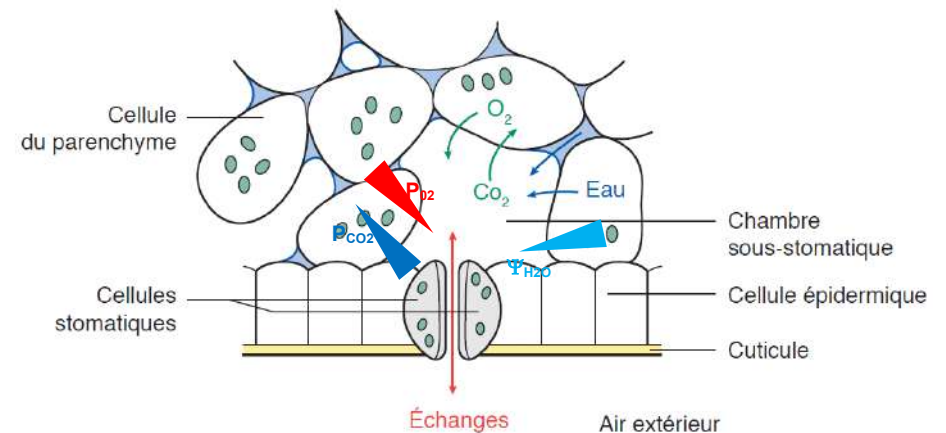
Rappel : on appelle **périoderme** l'ensemble **phelloderme-phellogène-suber**, recouvrant extérieurement les tiges et racines secondaires.



▲ FIGURE 89. **Rhytidome de Robinier**. Cliché L. SONSINI
<http://sureaux.blogspot.com/archive/2011/02/17/robinia-pseudoacacia.html>
(consultation octobre 2021)

Rappel : on appelle **rhytidome** la partie externe du périoderme crevassée qui peut parfois aller jusqu'à se désquamer.

b. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates (EGR, transpiration)



▲ FIGURE 90. **Stomates et échanges gazeux**. D'après SEGARRA et al. (2015).
Les flux représentés sont considérés en journée
(où la photosynthèse l'emporte quantitativement sur la respiration).

- Dans les **tiges aériennes herbacées**, les **rameaux feuillés** ou dans les **feuilles** où se réalisent une importante **activité métabolique** (avec entre autres la **photosynthèse** en journée), on note que l'**épiderme** est recouvert d'une **cuticule**

épaisse (riches en **cérides**) qui permet d'imperméabiliser les organes, **limitant** ainsi l'évaporation mais aussi les **échanges gazeux**.

- Les **échanges gazeux** se réalisent au moyen des **stomates** (voir **figure 90**). Les **distances parcourues** par les gaz dans les feuilles et dans les tiges herbacées sont **très faibles**, de l'ordre du **mm**, ce qui permet aux **gradients de pression partielle** de « suffire » à la **réalisation des échanges gazeux**.
- En journée, la plante réalise les **échanges gazeux suivants** qui s'expliquent par une **photosynthèse dominante** qui « efface » la **respiration cellulaire** pourtant toujours effective :
 - Prélèvement de **dioxyde de carbone** dans le milieu
 - Rejet de **dioxygène**
 - Évaporation d'eau** au niveau de la **chambre sous-stomatique**, ce qui permet la mise en mouvement de la **sève brute**.

On notera le **paradoxe** entre :

- La **nécessité d'ouverture** des stomates dans la réalisation des **EGR** et **EGP** ;
- La **nécessité d'ouverture** des stomates dans l'évaporation de l'eau assurant la mise en mouvement de la **sève brute** (transpiration foliaire) ;
- La **nécessité de fermeture** (ou au moins d'**ouverture maîtrisée**) des stomates dans l'évitement du **dessèchement** de la plante.

Le **contrôle de l'ouverture des stomates** sera abordé dans le chapitre sur la nutrition des Angiospermes.

c. Dans les racines primaires : des EGR par diffusion des gaz au travers du rhizoderme ou de l'assise subéreuse

- Au niveau des **racines primaires**, les **EGR** se réalisent au travers du **rhizoderme** (perméable à l'eau et aux gaz) ou de l'**assise subéreuse** (perméable aux gaz) par échanges gazeux avec les **gaz situés dans le sol**, milieu par ailleurs **humide** et donc évitant un **dessèchement** important.

E. Des flux de sève assurant la mise en mouvement et la distribution de la matière minérale et organique

1. Un flux unidirectionnel ascendant d'eau, d'azote et d'ions variés de la racine vers les parties aériennes : la circulation xylémienne de la sève brute

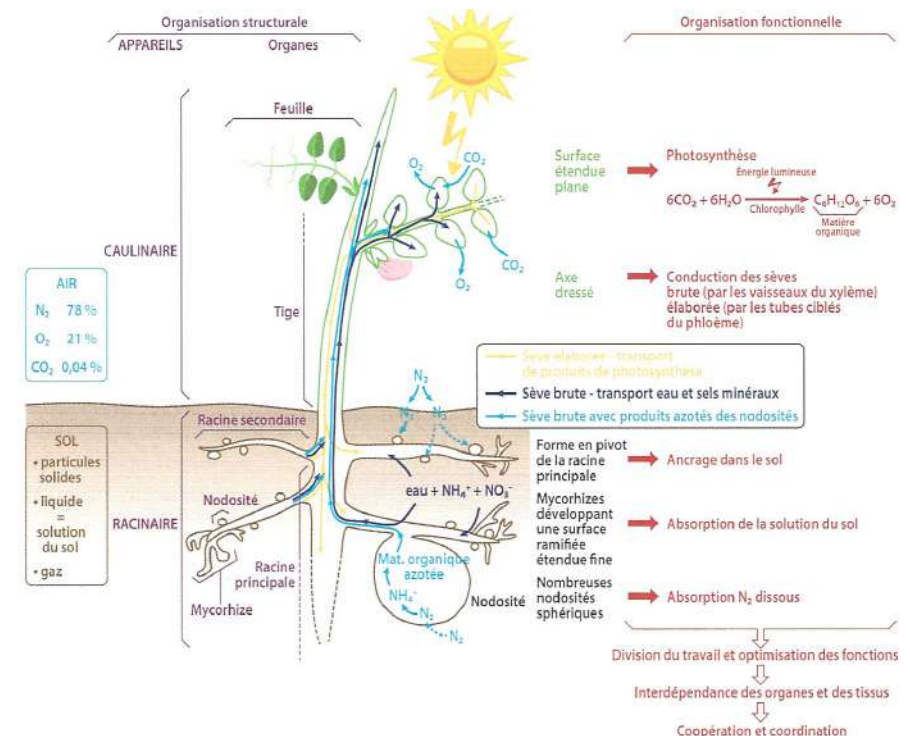
- La **sève brute** (**figure 91**) :
 - Présente une **circulation unidirectionnelle** de l'appareil souterrain, prélevant **eau et ions** dans le **sol**, **vers** l'appareil aérien, où l'eau est aspirée par évaporation au niveau des **stomates** ;
 - Se fait dans le **xylème** composé de **cellules mortes et perforées**, à **paroi lignifiée** donc résistante aux **forces de tension** comme de **compression** ;
 - Contient la **matière azotée** sous forme de **nitrates** ou, **plus souvent** chez les Fabacées, sous formes de **petits acides aminés** produits au niveau **racinaire** avec ou sans l'aide des **nodosités**.

2. Un flux polarisé (pouvant être multidirectionnel) de photoassimilats des organes-sources photosynthétiques vers les organes-puits hétérotrophes : la circulation phloémienne de la sève élaborée

- La **sève élaborée** (**figure 91**) :

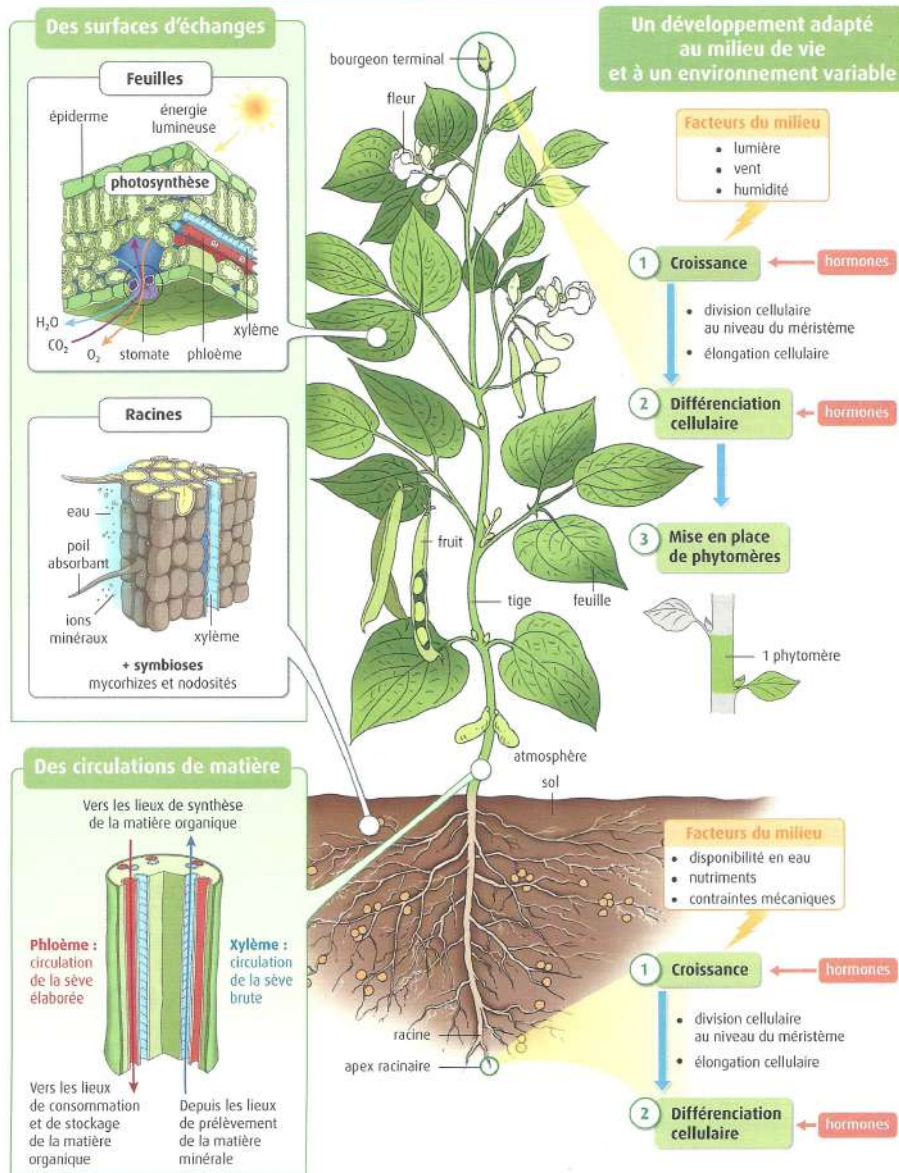
- Présente une **circulation polarisée** des **organes-sources**, produisant des **photoassimilats**, **vers** les **organes-puits**, **hétérotrophes** et nécessitant donc un apport en **matière organique** [fleurs, fruits, bourgeons, racines, organes de réserve...] ;
- Se fait dans le **phloème** composé de **cellules vivantes**, à **paroi pecto-cellulosique** : les **cellules criblées** assurant la **circulation de la sève élaborée** alors que les **cellules compagnes** récupèrent les **photoassimilats** des **tissus chlorophylliens** ;
- Contient la **matière carbonée** sous forme essentielle de **saccharose** et, **plus rarement** chez les Fabacées, d'**acides aminés** s'ils sont produits au niveau aérien.

F. Bilan centré sur les fonctions de nutrition : surfaces d'échanges, circulation des sèves et corrélations trophiques chez la Fabacée



▲ FIGURE 91. **Schéma fonctionnel de la plante centré sur les fonctions de nutrition : flux de matière et d'énergie chez les Fabacées.** D'après DAUTEL *et al.* (2021).

L'organisation fonctionnelle des plantes à fleurs



▲ FIGURE 92. Schéma fonctionnel de la plante (Fabacée) ajoutant le développement qui sera traité dans la partie suivante. D'après PREVOT, REBULARD *et al.* (2020).

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Différents **organes** et **tissus** participent aux fonctions de **nutrition**, de **relation** et de **reproduction**.
- ✓ Les vastes **surfaces d'échanges** avec l'environnement permettent à la plante de prélever la **matière minérale** et de **convertir l'énergie lumineuse** en **énergie potentielle chimique** nécessaire à la **production de matière organique** (autotrophie). Les **organes « sources »** coopèrent avec les **organes « puits »**.

III. Un organisme vivant interagissant avec son environnement abiotique et biologique

Capacités exigibles	✓ Mettre en relation l'organisation structurale et fonctionnelle des différents appareils et l'adaptation de l'organisme au milieu aérien. ✓ Exploiter des résultats expérimentaux montrant le lien entre les anisotropies du milieu et les tropismes dans le cadre du gravitropisme. ✓ Placer sur un cycle de reproduction les paramètres du milieu exerçant une influence et/ou un contrôle prédominant sur une étape de la vie de la plante. ✓ Illustrer les principales relations interspécifiques entre une Angiosperme et des organismes de son milieu. ✓ Illustrer différents usages des Fabacées (engrais vert, alimentation).
---------------------	---

A. Adaptation des Fabacées à la vie (fixée) en milieu aérien

- Au début de la **partie II**, nous avons pu voir que l'**organisation fonctionnelle** de la plante était **adaptée** à la **vie fixée** en **milieu aérien**. Tâchons de synthétiser les **adaptations à la vie en milieu aérien** par **grandes contraintes** (**tableau X**).

♥ TABLEAU X. **Quelques réponses anatomo-fonctionnelles des Angiospermes (notamment des Fabacées) à quelques caractères physico-chimiques du milieu aérien.**

Caractère	Adaptations
Milieu desséchant	- Limitation des pertes hydriques : cuticule imperméable autour des tissus aériens, suber autour des organes secondaires - Internalisation des surfaces d'échanges : ° Lacunes aérifères de la feuille ° Lenticelles, crevasses de rhytidome - Surfaces d'échanges protégées dans le sol (environnement plus humide que l'air) : racines - Contrôle de l'ouverture des stomates (en cas d'éventuel stress hydrique par exemple) - Structures dispersives desséchées et subissant une réhydratation : grain de pollen, graine...
Milieu à faible portance (poussée d'Archimède négligeable face au poids des gros organismes)	- Nécessité de porter l'organisme : ° Hydrosquelette = duo turgescence vacuolaire / paroi (parties herbacées) ° Tissus primaires de soutien (collenchyme, sclérenchyme) ° Tissus secondaires (parties ligneuses) - Prise en charge du pollen ou des graines par des agents de transports (vent, animaux...)
Anisotropie du milieu (lumière, eau...)	Possibilité de croissances orientées par les facteurs du milieu (tropismes)
Forte teneur en dioxygène (en moyenne 30 fois plus que dans l'eau)	- Facilité d'extraction du dioxygène (respiration) - Possibilité de photosynthèse + forte affinité de la RuBisCO pour le dioxyde de carbone
Présence CO ₂ dans l'atmosphère	
Milieu thermiquement et photoniquement fluctuant (jour/nuit et saisons)	- Rythmes circadiens de fonctionnement (ouverture des stomates et photosynthèse le jour vs. fermeture des stomates la nuit) - Rythmes saisonniers de fonctionnement (vie ralentie à la mauvaise saison, utilisation de réserves à la reprise de la belle saison, pleine activité à la belle saison) - Organes de réserve souvent souterrains

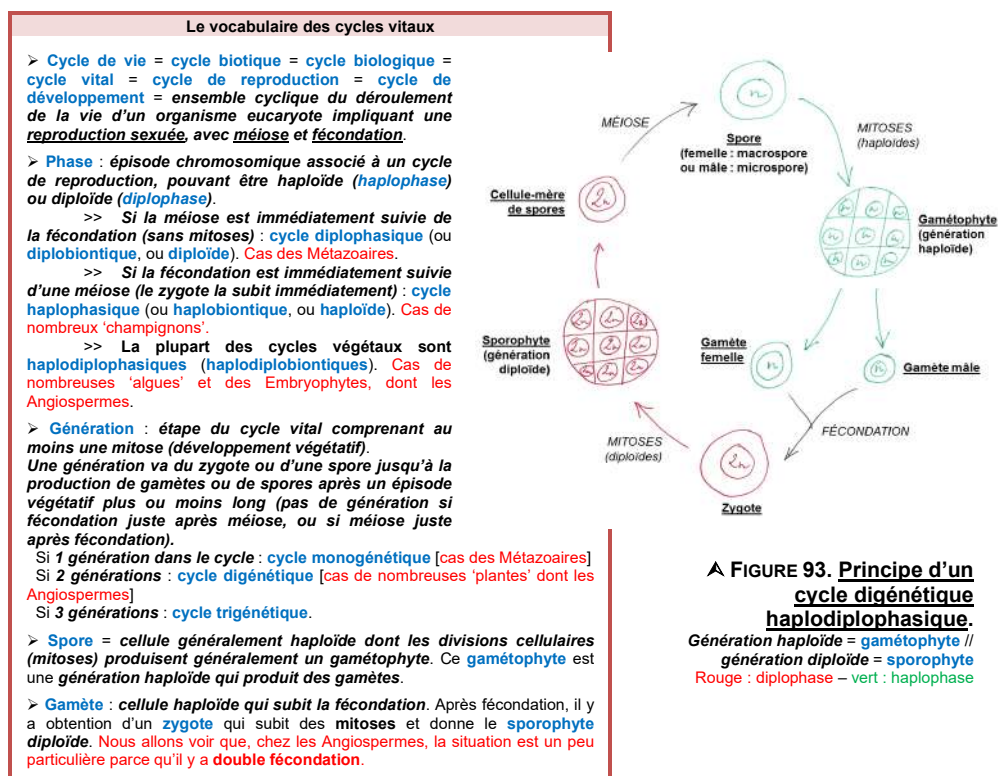
B. Reproduction et développement des Fabacées : deux fonctions en lien avec les agents environnementaux

Voir les chapitres de BCPST2 consacrés à ces sujets ; nous ne pouvons ici qu'effleurer le sujet

1. Une reproduction assurant la production de nouveaux individus et la colonisation du milieu

- La **vie fixée**, en **milieu aérien desséchant**, nécessite un **déplacement de structures** dans ledit milieu aérien à deux moments :
 - Lors du **rapprochement des gamètes**, plus précisément des **gamétophytes** [pollinisation]
 - Lors de la **colonisation du milieu** par **dispersion des semences** [dissémination]
- Les **structures mobiles impliquées** (pollen et diaspores) sont transitoirement **déshydratées** et **déplacées passivement** par un agent de l'environnement.

a. Préable : vue d'ensemble sur la reproduction chez les Angiospermes

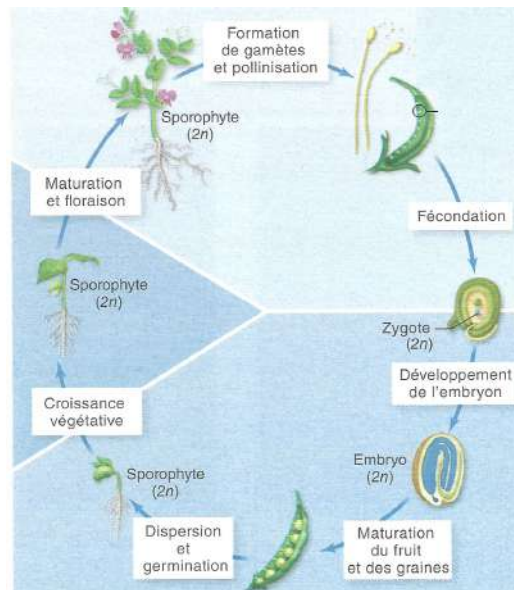


▲ FIGURE 93. **Principe d'un cycle digénétique haplodiplophasique.**

Génération haploïde = gamétophyte // génération diploïde = sporophyte
Rouge : diplophase – vert : haplophase

NB Chez les Angiospermes (comme chez des nombreux végétaux), les cellules obtenues après méiose ne sont pas des gamètes : ce sont des « spores » (macrospore pour la spore femelle, microspore pour la spore mâle). En subissant des mitoses à l'état haploïde ($n > n$), elles génèrent un gamétophyte (gamétophyte femelle : sac embryonnaire ; gamétophyte mâle : grain de pollen). Notons que la génération gamétophytique est assez réduite

En attendant le cours de BCPST2, on pourra se reporter au complément « L'appareil reproducteur et la reproduction sexuée des Angiospermes : quelques bases » distribué lors de TP G sur les fleurs.

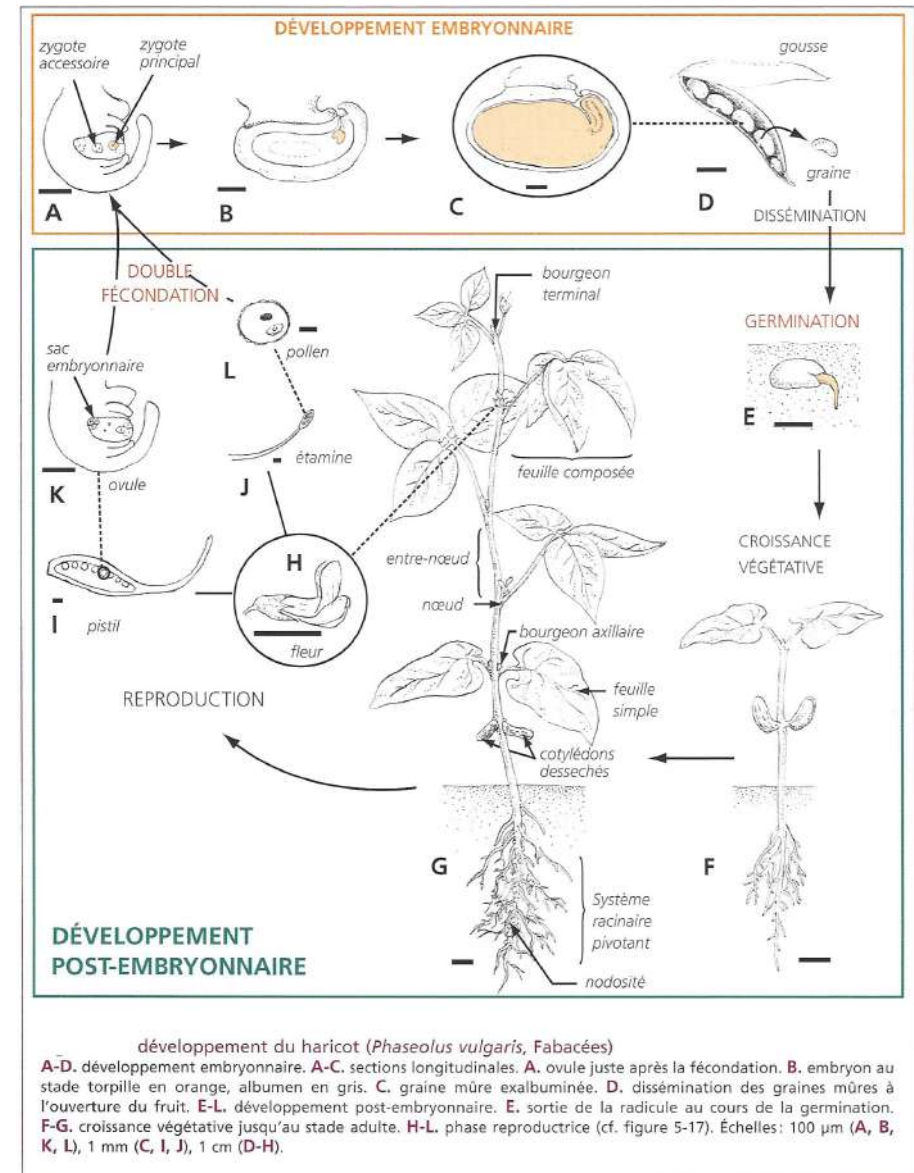


▲ FIGURE 94. Cycle de reproduction simple d'une Fabacée.
D'après RAVEN *et al.* (2020).

- La reproduction sexuée des Angiospermes (figures 93-94-94bis) peut rapidement se résumer comme suit :
 - Le cycle de reproduction est **digénétique** (deux générations) **haplodiplophasique** : la **génération diploïde**, ou **sporophyte**, domine et la **génération haploïde**, ou **gamétophyte**, est plus courte.
 - Le **gamétophyte mâle** (**grain de pollen**) (figure 95) est dispersable par l'environnement, ce qui autorise une **fécondation croisée** par dépôt sur le **stigmate** d'une fleur d'un **autre individu** ; on parle alors d'**allopollinisation** (**pollinisation entre fleurs d'individus différents**).

L'**autopollinisation** (= **pollinisation d'une fleur par son propre pollen ou au moins le pollen d'un même pied**) et l'**autofécondation** qui en résulte existent toutefois. Le phénomène est même **majoritaire** chez certaines espèces où la **fécondation** intervient **avant l'épanouissement** de la fleur (exemple : **Pois cultivé** *Pisum sativum*).

- Le **gamétophyte femelle** (**sac embryonnaire**) (figure 97) est **statique** dans un **ovule** de l'**ovaire**.
- Le **grain de pollen** est **déshydraté à maturité** mais **se réhydrate** grâce aux **sécrétions stigmatiques** ; il **germe** alors par une **aperture** et la **croissance du tube pollinique**, guidée et permise par les **tissus du style**, lui permet d'atteindre un **sac embryonnaire**, en **pénétrant** dans l'**ovule** par le **micropyle** (figure 96).



▲ FIGURE 94bis. Cycle de reproduction d'une Fabacée.
D'après MEYER *et al.* (2008).

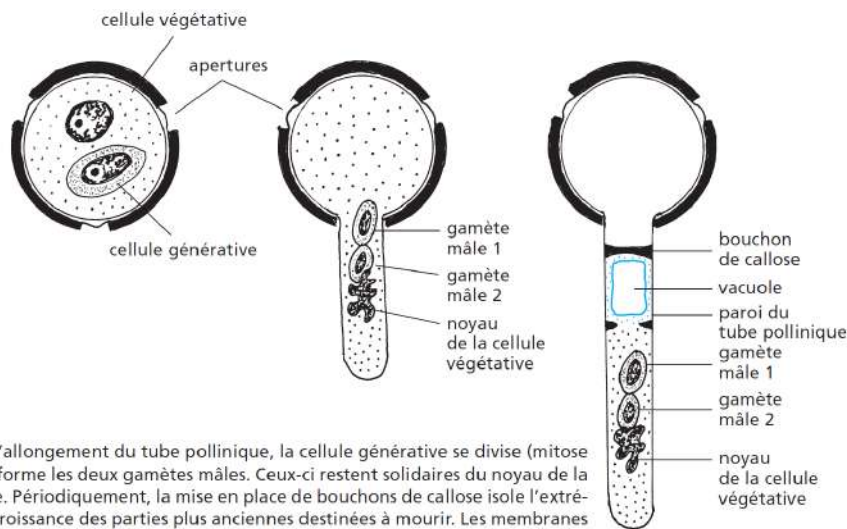
- Les deux gamètes mâles contenus dans le grain de pollen germé fécondent chacun une cellule du sac embryonnaire; c'est la **double fécondation** (figure 97) :
 - L'un des gamètes mâles féconde l'oosphère (gamète femelle), ce qui donne l'**embryon principal diploïde (2n)**.
 - L'autre gamète féconde la cellule accessoire, comprenant déjà deux noyaux haploïdes, ce qui aboutit à la formation de l'**embryon accessoire triploïde (3n)**.

Une fécondation réalisée par un tube pollinique s'appelle **siphonogamie**.

Elle est caractéristique des **Spermatophytes** et constitue une **adaptation** à la reproduction en **milieu desséchant**.

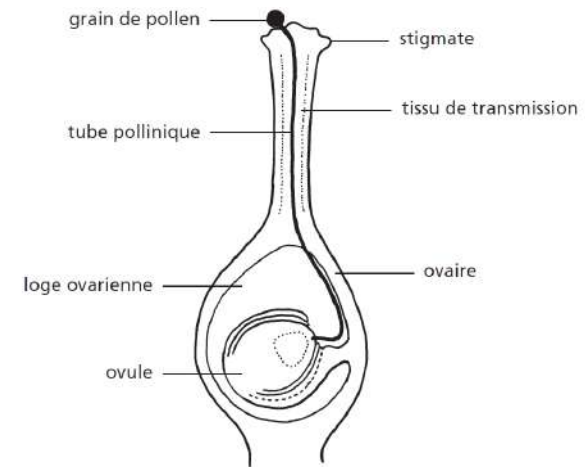
Elle s'oppose à la **zoïdegamie** d'autres groupes d'Embryophytes (Fougères, Mousses...) où le gamète mâle est une cellule flagellée nageant jusqu'à l'oosphère. Ces organismes dépendent donc de la **présence d'eau** lors de leur fécondation.

- L'embryon principal est à l'origine de la **plantule** de la graine; l'embryon accessoire de l'**albumen** qui, dans le cas des Fabacées comme de diverses autres familles, est résorbé au profit d'une accumulation de réserves dans les cotylédons : la **graine** est ici **exalbuminée**.
- La graine subit une **accumulation de réserves** puis une **déshydratation** lors de son développement, avant une entrée en **dormance**, c'est-à-dire en **état de vie ralentie contrôlé par des facteurs internes et environnementaux**.
- Chez les Fabacées, le fruit s'ouvre de lui-même (forme d'**autochorie**) à maturité par **déhiscence** suite à **dessèchement** et la graine subit une **dissémination**, largement **barochore** chez les Fabacées, et passe la **mauvaise saison** dans le sol.
- Le retour des **conditions favorables** aboutit à la **réhydratation** et la **germination** de la graine et donc à la **croissance du nouvel individu**.



Dès le début de l'allongement du tube pollinique, la cellule générative se divise (mitose gamétogène) et forme les deux gamètes mâles. Ceux-ci restent solidaires du noyau de la cellule végétative. Périodiquement, la mise en place de bouchons de callose isole l'extrémité vivante en croissance des parties plus anciennes destinées à mourir. Les membranes cellulaires adossées aux parois cellulaires ne sont pas représentées.

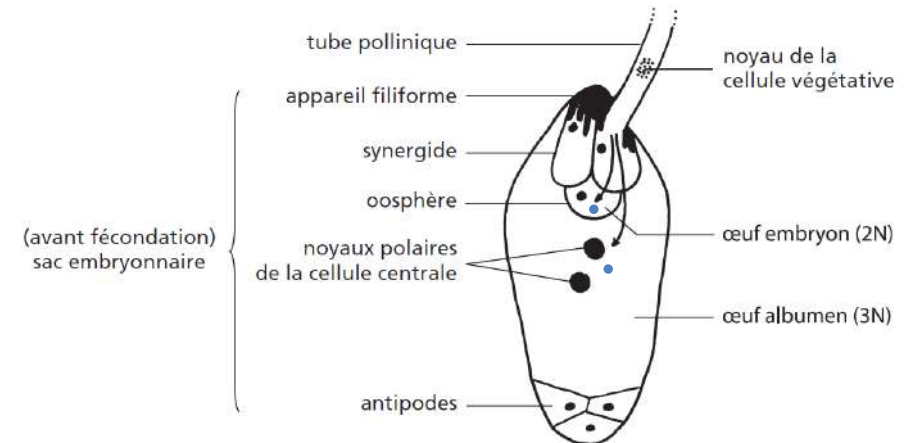
▲ FIGURE 95. **Le grain de pollen et sa germination.** D'après PEYCRU et al. (2010b).



La siphonogamie et le trajet du tube pollinique.

Sur cette figure, le tube pollinique apparaît sous la forme d'un trait épais mais il ne faut pas oublier que seule l'extrémité en croissance est vivante. Quand elle pénètre dans l'ovule, les parties amont sont mortes.

▲ FIGURE 96. **Trajet complet du tube pollinique.** D'après PEYCRU et al. (2010b).

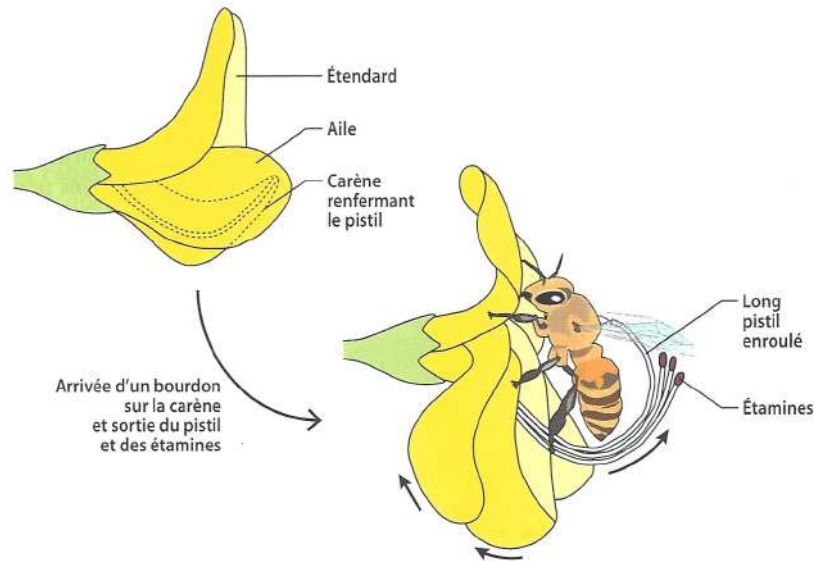


La double fécondation.

Elle est ainsi qualifiée car les deux gamètes mâles participent à la formation de deux zygotes différents : le zygote principal résulte de la fusion de l'oosphère et d'un gamète mâle alors que la zygote accessoire résulte de la fusion de la cellule centrale et de l'autre gamète mâle. L'une des deux synergides joue le rôle de cellule de transfert.

▲ FIGURE 97. **Le sac embryonnaire et la double fécondation.** D'après PEYCRU et al. (2010b), modifié. En bleu : **noyaux des gamètes mâles**.

b. La pollinisation : un déplacement passif du pollen jusqu'au stigmate par un agent environnemental (un Insecte dans le cas des Fabacées)



▲ FIGURE 98. Pollinisation par une Abeille du Genêt *Cytisus scoparius*.
D'après DAUTEL *et al.* (2021).

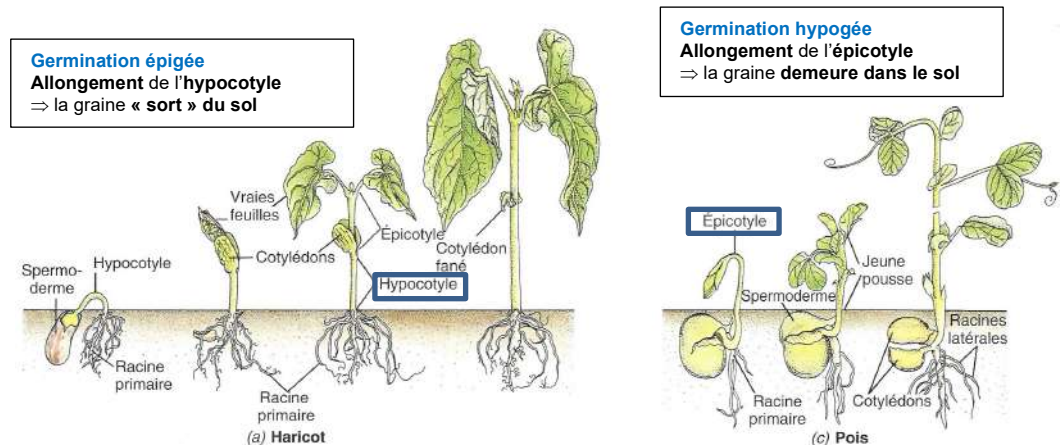
- Chez les Angiospermes, organismes fixés, la **pollinisation** est **réalisée par un agent de l'environnement**, le plus souvent **le vent** (**pollinisation anémophile = anémogame**) ou **les Insectes** (**pollinisation entomophile = entomogame**).
- Chez les **Fabacées**, la **pollinisation** est **entomophile** (figure 98) : notons les **adaptations** notées au **tableau XI**.

▼ TABLEAU XI. Principales adaptations à la pollinisation entomophile chez les Fabacées.

	Entomophilie
Pollen	- Grosse taille, massif $\Rightarrow$ transportable avec une forte énergie cinétique - Petite quantité $\Rightarrow$ suppose une dispersion ciblée, avec gaspillage limité - Paroi très ornementée, collante $\Rightarrow$ accrochage sur les Insectes
Structure florale	- Fleur avec corolle colorée $\Rightarrow$ attraction vis-à-vis des Insectes - Fleur avec corolle développée $\Rightarrow$ attraction et accueil des Insectes - Présence fréquente de nectaires $\Rightarrow$ nourrissage des Insectes
Adaptation ponctuelle	Basculer des étamines (ex. Genêt) $\Rightarrow$ contact avec l'Insecte favorisé

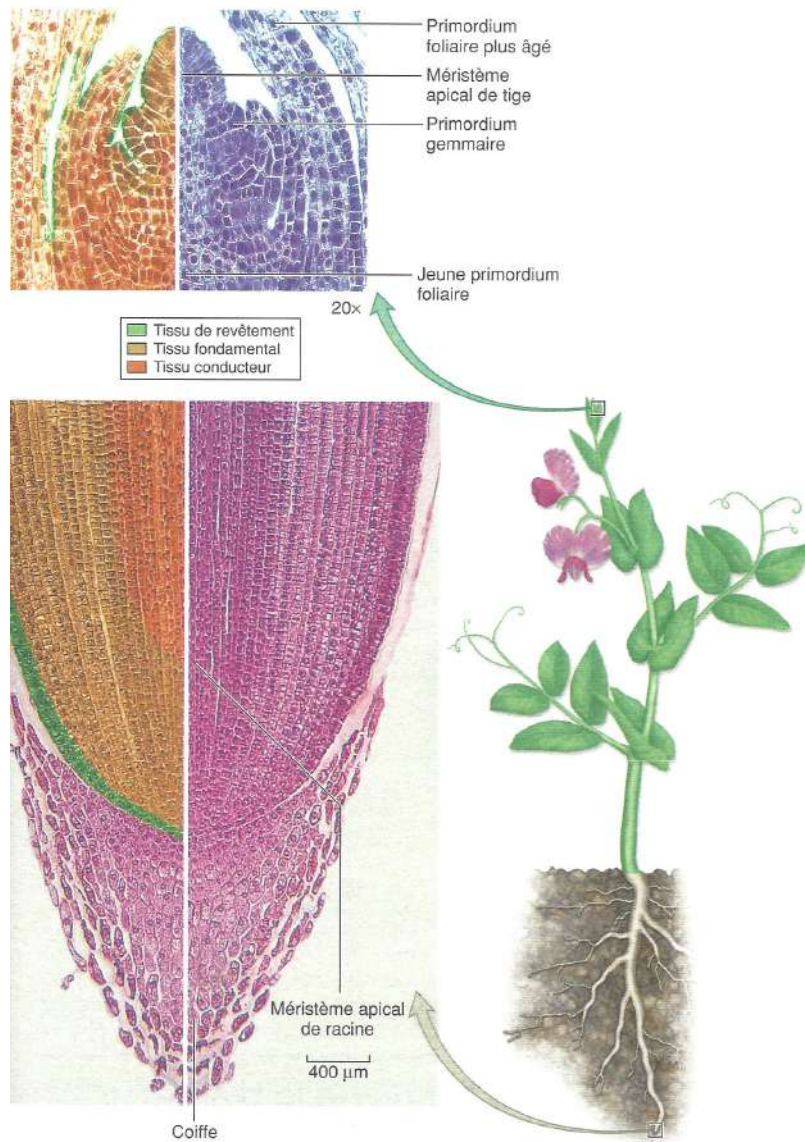
c. La dissémination : un déplacement passif des semences par un agent environnemental (surtout la gravité dans le cas des Fabacées)

- Rappelons ici que :
 - La **gousse de Fabacée** subit une **déhiscence spontanée** par **dessèchement à maturité** qui aboutit à la **libération des graines** ; c'est une forme (modérée) d'**autochorie**.
 - La **graine de Fabacée**, généralement **volumineuse**, subit une **dissémination barochore** (sous l'effet de la **gravité**) qui la fait **tomber** voire **rouler** à (faible) distance du pied père.
- La **dissémination** permet la **colonisation** d'une **nouvelle portion de l'écosystème** par l'espèce. Elle aboutit à la **germination**, **hypo-** ou **épigée** (figure 99) selon les espèces, de la graine et donc à l'implantation du **nouvel individu**.

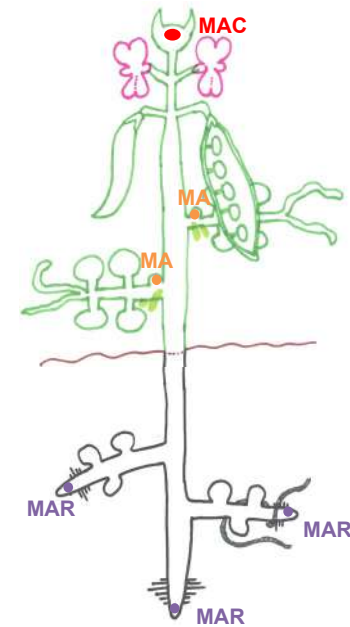


▲ FIGURE 99. Germinations épigée et hypogée de deux Fabacées. D'après RAVEN *et al.* (2007b).

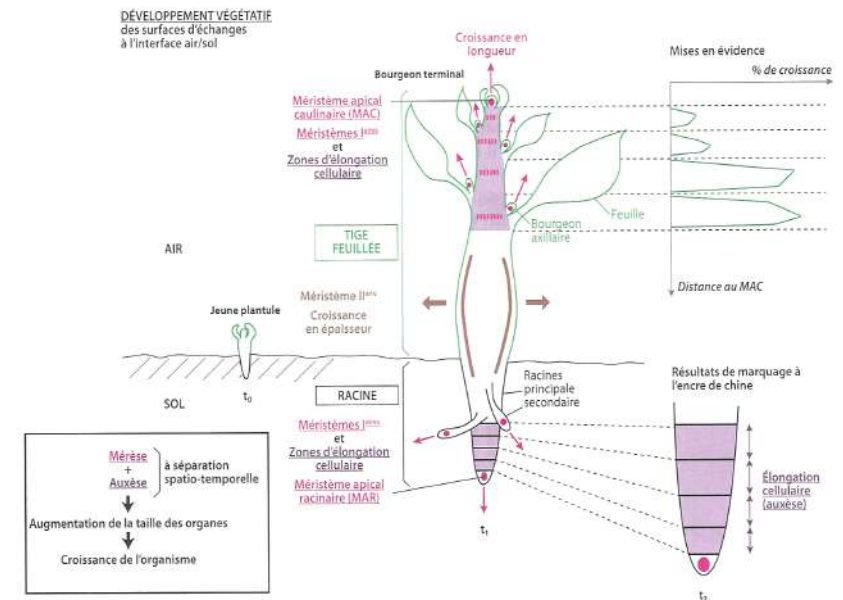
2. Un développement indéfini en partie guidée par des facteurs environnementaux



▲ FIGURE 100. Méristèmes apicaux d'une Fabacée. D'après RAVEN *et al.* (2020).



▲ FIGURE 101. Méristèmes primaires d'une Fabacée herbacée. Original 2021.



▲ FIGURE 102. Fonctionnement des méristèmes apicaux. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

a. Un développement indéfini reposant sur la multiplication des cellules (mérèse), leur élongation (auxèse) et leur spécialisation structure et fonctionnelle (différenciation)

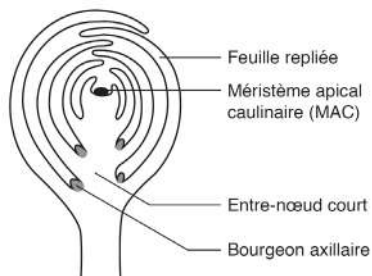
- On dit souvent du **développement des Angiospermes** qu'il est **indéfini** : *tant que vit la plante, son appareil végétatif continue de développer des organes et de croître.*
- Cela est en partie dû au **fonctionnement permanent des méristèmes** (sauf inhibition), malgré une **interruption possible** lors de la **mauvaise saison** ou suite à la **mort de tout ou partie** de l'appareil végétatif.
- Trois processus sont à noter :
 - Une **multiplication des cellules par mitoses** : c'est la **mérèse**.
 - Un **allongement des jeunes cellules (à paroi primaire) sous l'effet de la pression de turgescence vacuolaire** : c'est l'**auxèse**.
 - Une **spécialisation structurelle et fonctionnelle des cellules, entraînant des modifications la paroi et pouvant aller jusqu'à la mort de certaines cellules** : c'est la **différenciation**.

b. Un développement localisé au niveau de zones de division et de croissance : le cas des méristèmes primaires apicaux (MAC, MAR)

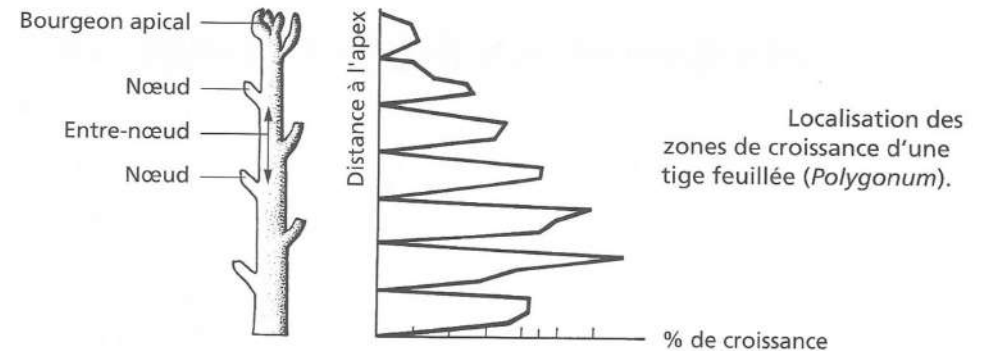
- Dans un **appareil végétatif herbacé**, on note un fonctionnement des **méristèmes apicaux** (figures 100-101-102) : le **méristème apical caulinaire (MAC)**, **situé dans le bourgeon apical**, et les **méristèmes apicaux racinaires (MAR)**, **situés dans les apex de la racine principale et des racines latérales**.
- Leur **fonctionnement assure une croissance en longueur de l'appareil végétatif** et un **faible épaissement**.

Les **méristèmes axillaires (MA)**, **situés dans les bourgeons axillaires de feuilles**, sont généralement **inhibés par l'auxine produite par le méristème apical** : c'est la **dominance apicale**.

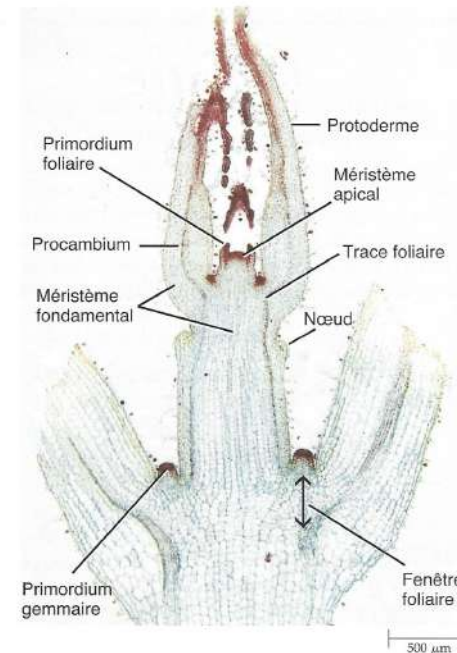
- Concernant le **méristème apical caulinaire (MAC)**, on peut noter les points suivants (figures 103-105) :
 - Il **met à la fois en place de nouveaux tissus** – on le qualifie d'**histogène** – mais aussi **de nouveaux organes (primordia foliaires et primordia gemmaires)** – on dit qu'il est **organogène**. Il met alors en place de **nouveaux phytomères**.
 - La croissance de la tige intervient surtout en aval du méristème, par allongement des entre-nœuds** : on parle de **croissance internodale** ou **croissance intercalaire**.
 - Il est **protégé** dans un **bourgeon** (figure 103).



▲ FIGURE 103. **Organisation générale d'un bourgeon typique.** D'après SEGARRA et al. (2015).



▲ FIGURE 104. **Estimation du pourcentage de la croissance dans une tige herbacée.** D'après PEYCRU et al. (2010a)



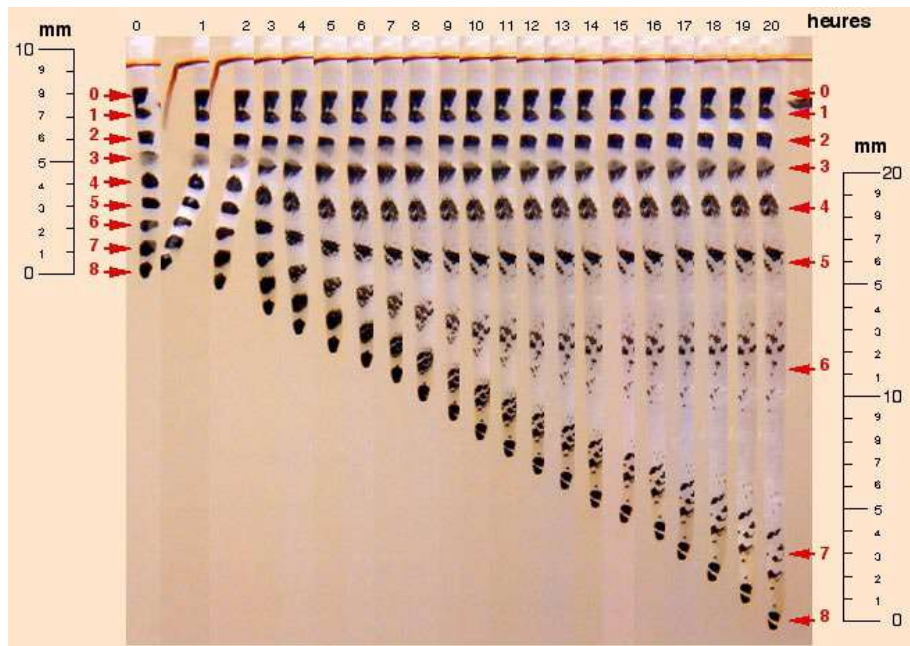
Pointe de la tige de Coleus blumei Les feuilles de Coleus, plante commune d'appartement, sont opposées au niveau des nœuds. Chaque paire est perpendiculaire à la précédente (phyllotaxie décussée) ; les feuilles du nœud marqué dans la figure sont donc perpendiculaires au plan de la coupe.

◀ FIGURE 105. **Méristème apical caulinaire (MAC) et apex de tige.** D'après RAVEN et al. (2007b)

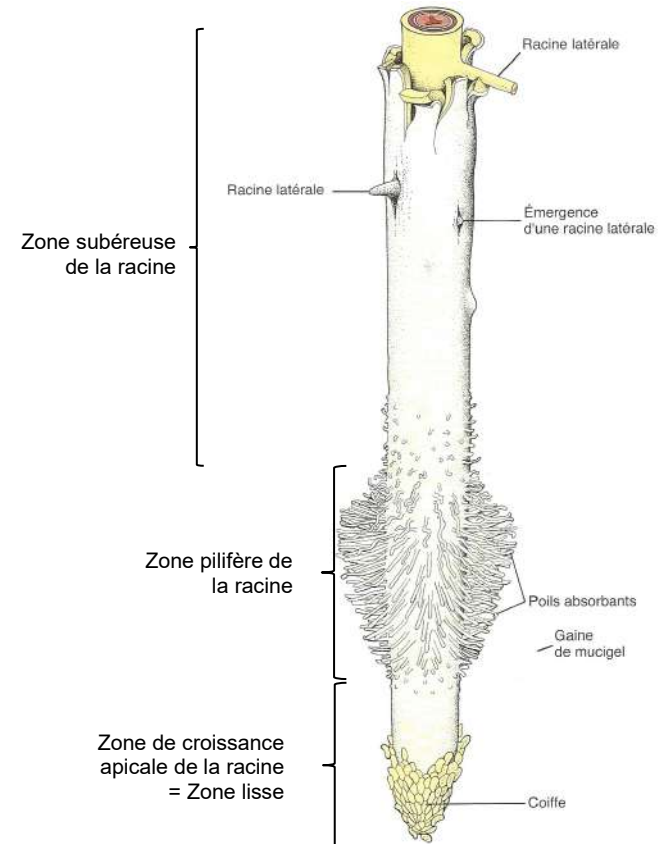
- Concernant le **méristème apical racinaire (MAR)**, on peut noter les points suivants (figures 107-108) :
 - Il **met en place de nouveaux tissus** – on le qualifie d'**histogène** – mais pas de nouveaux organes : il n'est donc **pas organogène**.

Les **racines latérales** sont produites par de **nouveaux MAR** qui sont des **méristèmes néoformés** par **dédifférenciation** du **péricycle**.

- La **croissance de la racine** intervient **juste en aval du méristème, par allongement des cellules à peine divisées** : on parle de **croissance subapicale**.
- Il est **protégé** dans une **coiffe** recouverte d'un **gel hydraté** qu'elle sécrète : cette **coiffe** possède des **cellules qui se desquament** et sont renouvelées par une partie du MAR, le **méristème d'entretien de la coiffe**.

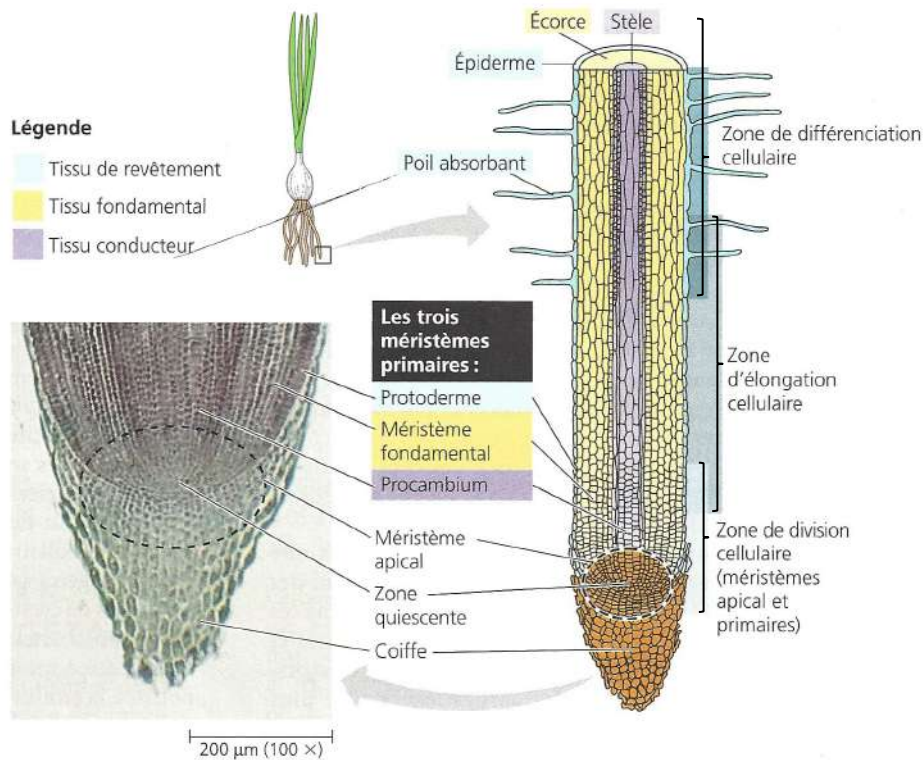


▲ **FIGURE 106. Expériences de marquage de racines (marques colorées à l'encre)**
(= **Expérience de SACHS**). D'après BREUIL (2007) et <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/racine/01-sachs.htm> (consultation novembre 2015)



Racine de dicotylée au sens strict Portion de racine de dicotylée montrant les relations spatiales entre la coiffe et la région pilifère et (en haut) les sites d'émergence des racines latérales, formées en profondeur, à l'intérieur de la racine principale. Les nouveaux poils absorbants apparaissent immédiatement à l'arrière de la zone d'élongation, à peu près au même rythme que disparaissent les poils âgés. La pointe de la racine est recouverte d'une gaine de mucigel qui la lubrifie au cours de son passage dans le sol.

▲ **FIGURE 107. Pointe de racine d'Eudicotylédone.** D'après RAVEN *et al.* (2007b).



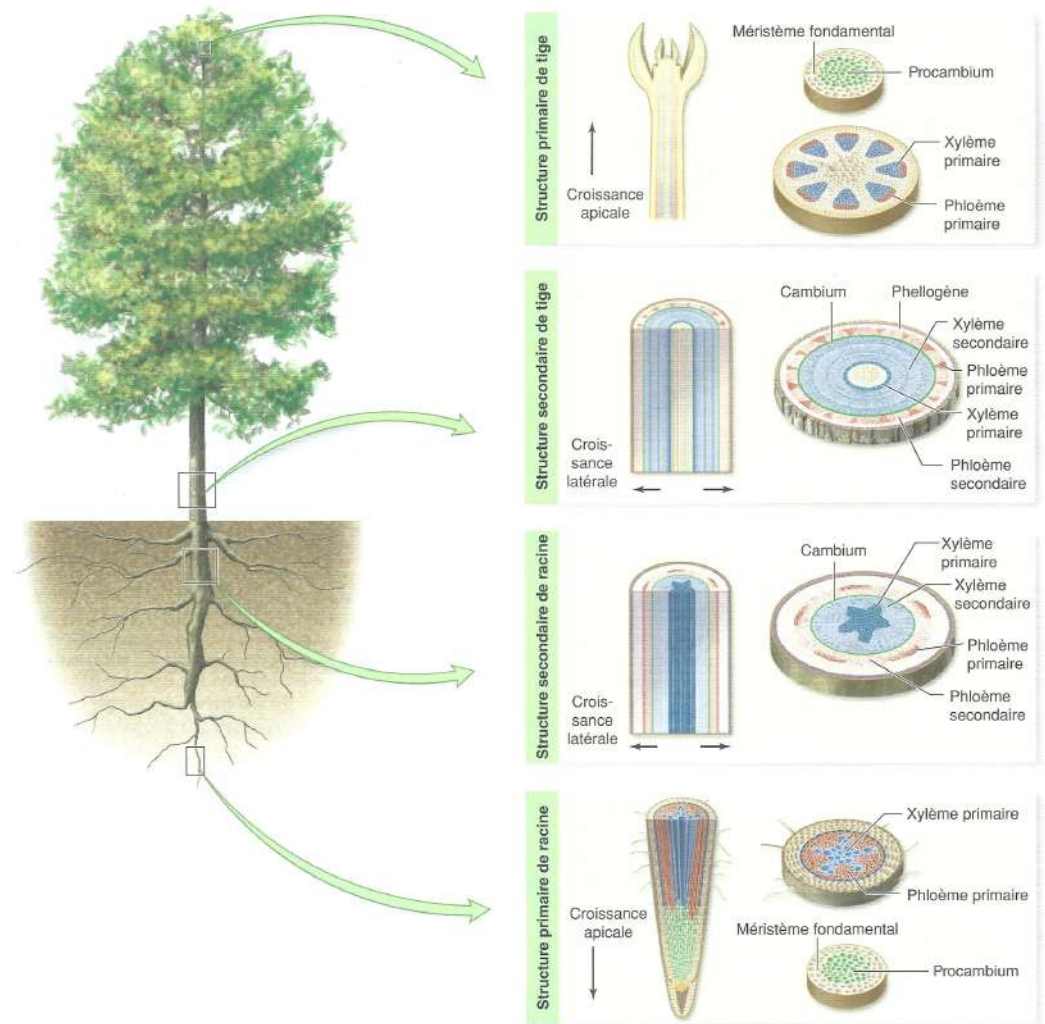
▲ FIGURE 108. Organisation d'un apex racinaire. D'après CAMPBELL & REECE (2004)¹.

c. Un épaissement et un soutien des plantes ligneuses permis par les méristèmes secondaires

- Dans les **Angiospermes ligneuses** (et il en existe parmi les Fabacées), la mise en place de **méristèmes secondaires** assure l'**épaississement des organes** et un allongement **lent**.
- C'est surtout le **cambium**, avec le **bois** qu'il **met en place**, qui assure à la fois la **croissance en épaisseur** et la **mise en place durable** d'un **tissu de soutien** au sein de la **plante ligneuse**.
- Le fonctionnement de ces **méristèmes** est **saisonnier**.

¹ Qu'il me soit pardonné d'avoir utilisé une Monocotylédone (alors que le chapitre est centré sur les Eudicotylédones !) mais je justifie ce choix par quatre arguments :

- Le MAR a la même structure chez les Monocotylédones et les Eudicotylédones ;
- Toutes les lames disponibles dans le commerce sont issues de racines de Monocotylédones à bulbes... donc autant utiliser ce qu'il y a et ce que vous aurez au concours !
- Ce document est le plus simple et le plus clair que j'ai trouvé ;
- Il existe des documents sur *A. thaliana* (Brassicacées – pas une Fabacée donc) relativement précis, mais sans doute trop pour le cadre d'un tel chapitre... qui apportent peu de choses.



▲ FIGURE 109. Méristèmes primaires et secondaires. D'après RAVEN *et al.* (2020).

d. Une réponse de croissance à l'anisotropie du milieu : les tropismes et nasties

- La **répartition** de certains **paramètres de l'environnement** (ex. lumière) est inégale dans l'**environnement** : la plante est capable de **répondre** en partie, malgré son caractère **fixé**, à cette **anisotropie** du milieu.

α. En guise d'introduction : un panorama des « mouvements » végétaux dont un certain nombre est représenté chez les Fabacées

▼ **TABLEAU XII. Diversité des « mouvements » végétaux.** D'après RAVEN *et al.* (1998b)

TABLEAU RÉSUMÉ Principaux types de mouvements ou de réponses de la croissance aux stimulus extérieurs chez les plantes

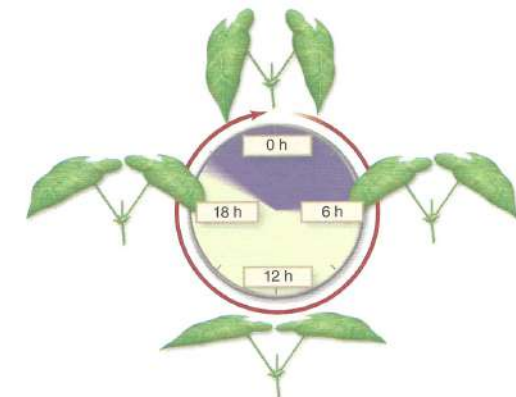
TYPE DE MOUVEMENT	DESCRIPTIONS ET EXEMPLES	MÉCANISMES ET/OU AUTRES CARACTÉRISTIQUES
Tropisme : croissance orientée en réponse à un stimulus extérieur	Phototropisme : croissance de la tige, du coléoptile ou du pétiole de la feuille en direction de la lumière	Peut être provoqué par une redistribution de l'auxine vers la face ombragée de l'organe sous l'influence de la lumière. L'auxine stimule alors l'élongation cellulaire sur cette face. On suppose que cette redistribution de l'auxine est déclenchée par un photorécepteur flavoprotéique.
	Géotropisme : croissance des racines vers le bas et des tiges feuillées vers le haut	Apparemment provoqué par une redistribution de l'auxine vers la partie inférieure de la tige et de la racine, induite par la pesanteur. L'augmentation de la teneur en auxine stimule l'élongation cellulaire dans les tiges et l'inhibe dans les racines. Trois hypothèses sont proposées pour expliquer la perception de la pesanteur : 1. Hypothèse des statolithes amyloécés 2. Hypothèse de la pression du protoplaste 3. Hypothèse de la ténacité
	Thigmotropisme : réponse au contact avec un objet solide	Responsable de l'enroulement des vrilles autour d'un support.
Nastie : mouvement en réponse à un stimulus extérieur, la direction du mouvement étant indépendante de celle du stimulus	Nyctinastie : mouvement de sommeil des feuilles	Proviendrait de modifications de la turgescence dans les cellules du pulvinus. Est contrôlée par l'horloge biologique et le phytochrome.
	Thigmonastie : mouvement induit par une stimulation mécanique, comme la fermeture des feuilles de la sensitive et de la dionée	Proviendrait de modifications de la turgescence dans les cellules du pulvinus. Est déclenchée par l'accumulation de saccharose dans l'apoplaste, dont le potentiel hydrique diminue.
Thigmomorphogenèse : réponse de croissance sans relation avec la direction du stimulus extérieur	Un stimulus mécanique tel que le frottement ou le balancement des tiges inhibe leur élongation et stimule leur croissance latérale	Implique des modifications de l'expression des gènes codant des protéines apparentées à la calmoduline, protéine de fixation du calcium. Les ions calcium interviennent dans le mécanisme.
Héliotropisme : orientation en fonction du soleil	Les feuilles et les fleurs s'orientent spontanément dans la direction des rayons du soleil pendant la journée	Proviendrait de modifications de la turgescence dans les cellules du pulvinus.

- Contrairement à ce que l'on peut couramment penser, les végétaux sont capables de **mouvements**, c'est-à-dire de **déplacements actifs et orientés de certains organes** ; on distingue principalement (**tableau XII**) :
 - Les **tropismes** qui sont des **croissances orientées en réponse à des stimuli externes** ; une **courbure** peut s'observer en lien avec une **croissance différentielle** des deux côtés d'un axe végétal. Trois grands cas :
 - Le **phototropisme** (du gr. *photos*, la lumière) : **croissance orientée par la lumière**.
 - Les **tiges** présentent un **phototropisme positif** : elles tendent à **se rapprocher** de la **zone d'éclairement** (en lien avec le **rôle photosynthétique** de l'appareil caulinaire).
 - Les **racines** présentent un **phototropisme négatif** : elles tendent à **s'éloigner** de la source d'éclairement.

- Le **gravitropisme** ou **géotropisme** (du gr. *gê*, la terre) : **croissance orientée par la gravité terrestre (figure 113)**.
 - Les **racines** présentent un **gravitropisme positif** (= vers le **centre de la Terre**).
 - Les **tiges** présentent un **gravitropisme négatif** (= vers le **ciel**).

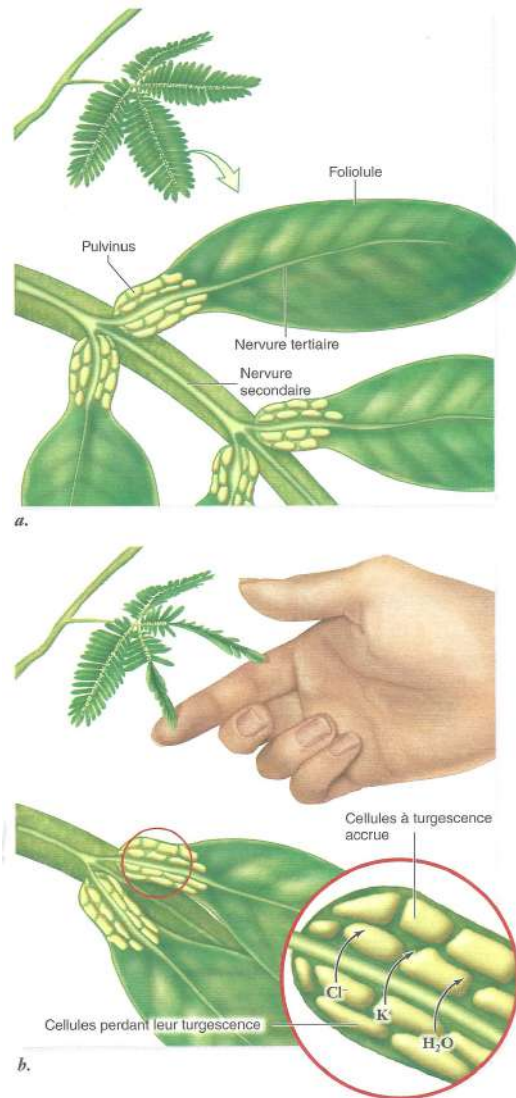
Il existe deux **grands types de croissance orientée** pour les ramifications d'une plante :
 ▪ L'**orthotropisme** (= **croissance orthotrope**) : **croissance due au gravitropisme et caractérisée par un développement vertical des organes** ; caractérise typiquement la **tige principale** ou la **racine principale**.
 ▪ La **plagiotropisme** (= **croissance plagiotrope**) : **croissance horizontale caractérisant généralement des ramifications latérales**.

- Le **thigmotropisme** (du gr. *thigmo*, la toucher) : **croissance orientée par un objet solide autour duquel se vrille l'axe végétal (figure 112)**.
- Les **nasties** qui sont des **mouvements non orientés en réponse à un stimulus externe** ; il n'est **pas dû à une croissance différentielle** des cellules mais à une **simple variation de la turgescence de certaines cellules**. On peut citer :
 - Les **nyctinasties** : **modification de la forme des feuilles et de leur port en fonction des rythmes journaliers (figure 110)**.
 - Les **thigmonasties** : **modification de la forme des feuilles suite à un contact** (cas du Mimosa rétractant ses feuilles ; le rôle serait une **protection contre la prédation**) (**figure 111**).
- L'**héliotropisme** – qui n'est pas un **tropisme** au sens défini précédemment, comme son nom ne l'indique pas forcément... – est un **mouvement diurne d'une partie d'une plante qui suit le cheminement du Soleil au cours de la journée** (ex. Tournesol).
- La **thigmomorphogenèse** : **inhibition de l'élongation de zones percevant un stimulus mécanique (par exemple un frottement ou le vent), les ramifications latérales étant alors favorisées**.



Mouvements nyctinastiques des feuilles de haricot (*Phaseolus vulgaris*). Les limbes des feuilles de haricot se disposent horizontalement pendant la journée, verticalement la nuit.

▲ **FIGURE 111. Nyctinastie chez un Haricot.** D'après RAVEN *et al.* (2020).



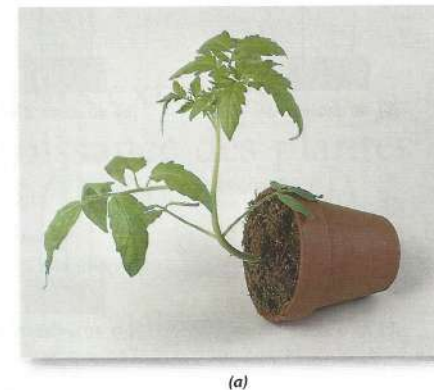
a. Les limbes de *Mimosa* sont divisés en quatre folioles, divisées chacune en de nombreuses foliolules ; à la base de chacune des feuilles, folioles et foliolules se trouve une structure gonflée appelée « pulvinus ». *b.* Lorsque des feuilles sont touchées, des ions quittent les cellules situées dans une moitié des pulvinus ; l'eau suit par osmose et la diminution de pression de turgescence d'un des côtés des pulvinus provoque le plicement des feuilles, folioles et foliolules.

▲ FIGURE 111. Thigmonastie chez un *Mimosa*. D'après RAVEN *et al.* (2020).



Thigmotropisme. Le thigmotropisme de ces tiges volubiles provoque leur enroulement autour de l'objet avec lequel elles sont entrées en contact.

▲ FIGURE 112. Thigmotropisme d'une vrille de Fabacée. D'après RAVEN *et al.* (2020).



(a)



(b)

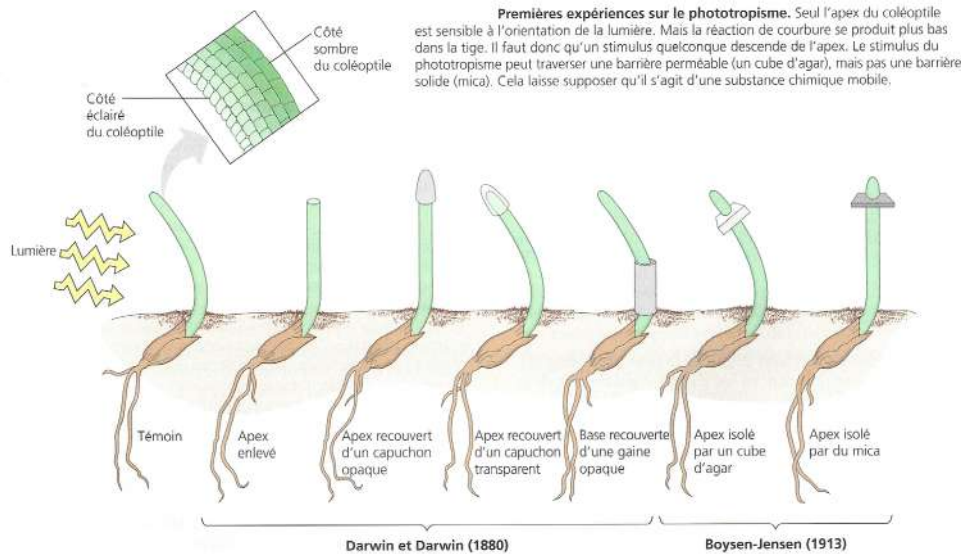
Le géotropisme Réponse géotropique de la tige d'une jeune plante de tomate (*Solanum lycopersicum*). (a) La plante a été inclinée horizontalement et est restée dans cette position ; (b) La plante a été placée la tête en bas et maintenue par un support métallique. La tige, droite à l'origine, s'est recourbée et s'est développée vers le haut dans les

deux cas. Lorsqu'une plante est placée horizontalement et qu'on la fait tourner autour de son axe horizontal, il ne se produit pas de courbure (réponse géotropique) ; la plante continue à se développer horizontalement. Pouvez-vous expliquer la différence entre la plante que l'on fait tourner et celles qui sont représentées ici ?

▲ FIGURE 113. Mise en évidence du gravitropisme négatif des tiges avec des pots retournés. D'après RAVEN *et al.* (2007b). [C'est une Solanacée ici, désolé]

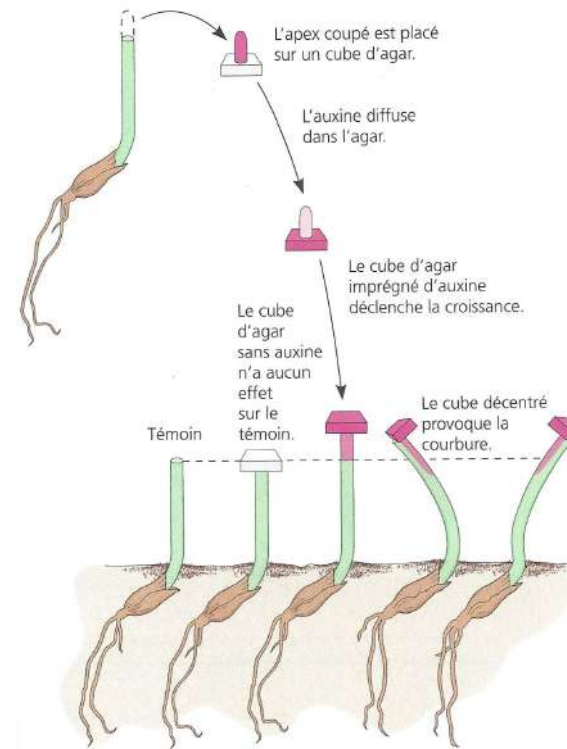
β. Étude expérimentale et théorique du phototropisme positif de la tige

- On utilise notamment des **coléoptiles d'Avoine**, de **Maïs** ou de **Blé**, support historique de la **mise en évidence du phototropisme** ; il s'agit de la **première tige issue de la germination d'un caryopse de Poacée**.... Désolé, ce ne sont pas des Fabacées !
- La correction proposée dans le **cours en ligne** essaie d'organiser l'exploitation de documents autour de grandes idées fédératrices qui faciliteront a posteriori l'apprentissage des notions.
- Des compléments d'information utiles sont également proposés.



▲ FIGURE 114. **Expériences de DARWIN (1880) et BOYSEN-JENSEN (1913).**

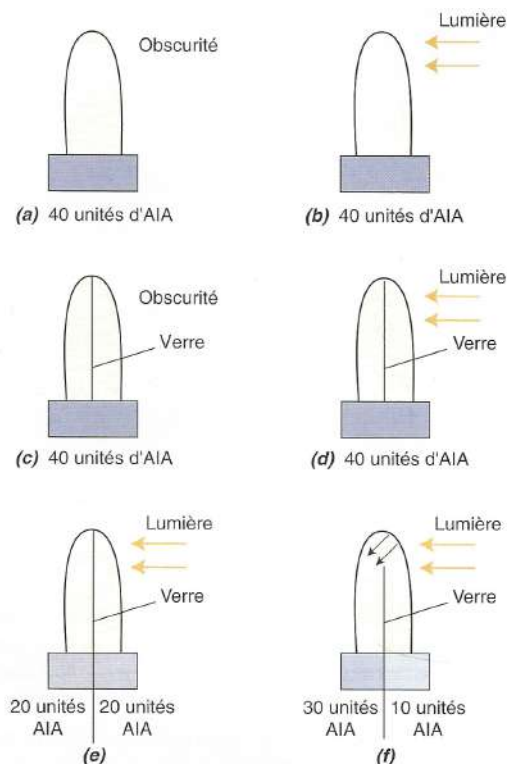
D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Expériences de Went. Une substance chimique (représentée en rose) capable de passer dans un cube d'agar provoque l'allongement du coléoptile lorsque l'on remplace l'apex par le cube. Si le cube est décentré sur le coléoptile décapité et gardé dans l'obscurité, le coléoptile se courbe comme s'il réagissait à un éclairage latéral. La substance est une hormone appelée auxine. Elle provoque l'allongement des cellules de la pousse.

▲ FIGURE 115. **Expériences de WENT (1926).**

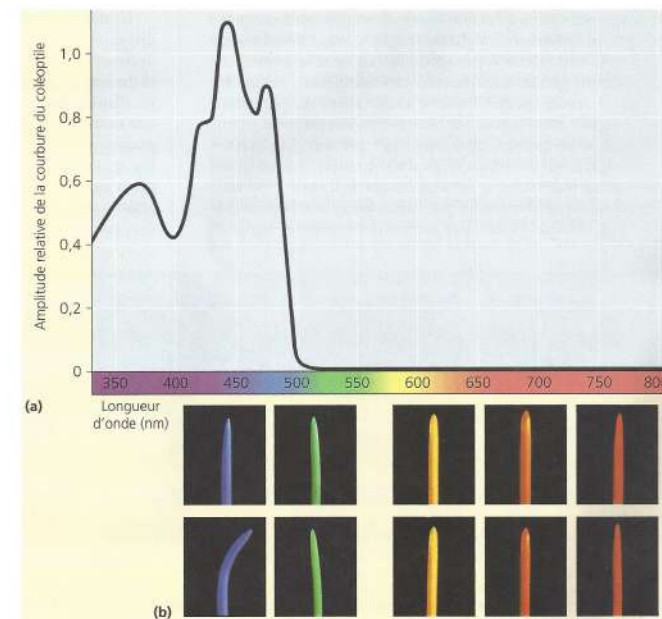
D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Expérience de Briggs Expériences de Briggs et de ses collaborateurs montrant le déplacement latéral de l'AIA dans des pointes de coléoptiles de maïs éclairés latéralement. L'auxine est capable de diffuser : on la récolte dans des blocs d'agar. Les unités indiquent les quantités relatives d'AIA présentes dans chaque bloc. (a), (b) Les blocs d'agar récoltent la même quantité d'AIA sous les coléoptiles intacts, qu'ils soient maintenus à l'obscurité ou éclairés. (c), (d) Si les coléoptiles sont séparés en deux parties par une mince lamelle de verre, les blocs d'agar restant entiers, on récolte la même quantité d'AIA qu'en (a) et (b). (e) Si les deux moitiés et les blocs d'agar sous-jacents sont complètement séparés, les quantités d'auxine récoltées sont identiques des côtés obscur et éclairé. (f) Si le sommet du coléoptile est incomplètement fendu, les autres conditions restant semblables à (e), la quantité d'auxine diffusant à partir de la moitié ombragée est supérieure à celle qui provient de la partie éclairée. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle l'éclairage unilatéral induit un déplacement latéral de l'AIA de la moitié éclairée du coléoptile vers la partie obscure.

▲ FIGURE 116. Expériences de BRIGGS (1964).
D'après RAVEN et al. (2007b).

Spectre d'action révélant le rôle de la lumière bleue dans le phototropisme. (a) La courbure d'une plante vers la source lumineuse est régie par un photorécepteur de la lumière bleue appelé phototropine. Dans ce spectre d'action correspondant au phototropisme du coléoptile du Maïs (*Zea mays*), on peut constater que seules des longueurs d'onde inférieures à 500 nm (bleu et ultraviolet) réussissent à provoquer une courbure de la pousse. (b) Les photographies du haut ont été prises au début de l'expérience ; celles du bas, après une exposition de 90 minutes à une lumière latérale de la couleur indiquée.



▲ FIGURE 117. Mise en évidence du rôle de la lumière bleue dans le phototropisme.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

i. Le phototropisme, une réponse à une répartition anisotrope de l'éclairement

- En présence d'une **répartition anisotrope de la ressource lumineuse**, on constate que les **coléoptiles se courbent** en direction de la **source de lumière** et poursuivent leur croissance dans ce sens (figure 114), alors qu'en cas de **répartition isotrope**, la **croissance est droite** (*témoin non illustré*).

ii. Le phototropisme, un processus supposant une courbure due à une auxèse différentielle des deux côtés d'une tige

- On constate que l'**étude histologique** des coléoptiles révèle que les cellules situées du **côté opposé à la lumière** sont plus longues que les **cellules situées du côté de la lumière** (figure 114) ; on peut donc en déduire que la courbure phototropique est vraisemblablement due à une **élongation cellulaire (auxèse) plus importante du côté où s'effectue la courbure** par rapport au côté exposé à la lumière, assurant le **penchement du coléoptile vers la source de lumière**.

iii. Le phototropisme, un processus supposant la captation de l'anisotropie de lumière au niveau apical (méristématique)

- On s'intéresse aux **expériences de DARWIN (1880)** (figure 114) qui cherchent à élucider la localisation de la **captation du signal lumineux**.
- On constate que, en conditions d'**éclairage anisotrope** :
 - Un **coléoptile décapité** ne subit **pas de courbure**.
⇒ On peut supposer que la **captation de l'anisotropie lumineuse** est due, au moins en partie, à l'**apex**.

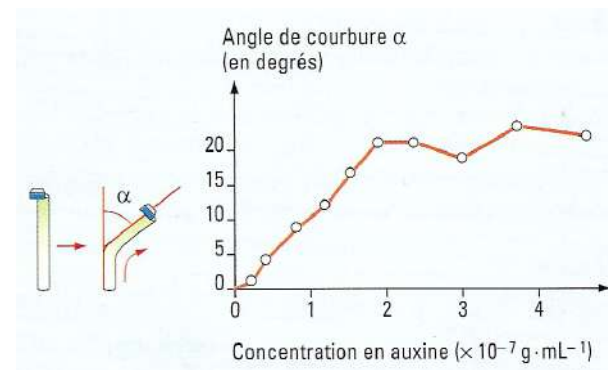
- De même un **apex recouvert** par un **capuchon opaque** ne subit pas de courbure mais un **apex recouvert** par un **capuchon transparent** subit une **courbure**
⇒ Cela **confirmerait** la captation apicale du signal lumineux.
- Enfin, on constate qu'un coléoptile dont la **base est masquée par un manchon opaque** subit une courbure phototropique
⇒ La **captation du signal lumineux** semble donc **uniquement apicale**.

iv. Le phototropisme, un processus médié par l'auxine

- La **zone de perception du signal lumineux** étant **éloignée** de la **zone de courbure**, on déduit qu'il existe vraisemblablement un **facteur assurant la communication** entre les deux zones, **produit par l'apex** (on sait aujourd'hui que c'est au niveau du **MAC**). On cherche ici à **identifier** ce facteur.
- Les **expériences de BOYSEN-JENSEN (1913)** (figure 114) permettent de montrer que l'élément qui migrerait de l'apex (zone de captation du signal lumineux) vers la zone de courbure est de **nature diffusible** et probablement **hydrophile** : il n'est en effet **pas arrêté par un cube d'agar** mais l'est par une plaque minérale.
- La **facteur diffusible**, même s'il n'est identifié est baptisé « **auxine** » par WENT. Les expériences de WENT (1926) (figure 118) permettent de montrer que :
 - Un **coléoptile décapité** ne subit **pas d'élongation**
⇒ **Confirmation** des résultats de DARWIN.
 - Un **coléoptile décapité** sur lequel on dépose de l'**agar** ne subit **pas d'élongation**.
⇒ L'agar utilisé par BOYSEN-JENSEN n'est donc **pas responsable en lui-même de l'élongation**.
 - Un **coléoptile décapité** sur lequel on dépose un **morceau d'agar** ayant été en **contact prolongé avec un apex** (zone de perception de la lumière et de production du facteur diffusible) subit une **élongation**.
⇒ On en déduit que le **facteur diffusible**, probablement accumulé dans le cube d'agar, a induit cette **élongation** (absente chez le témoin non exposé à l'apex).
 - Un **coléoptile décapité** sur lequel on dépose le **même bloc** que précédemment avec une **élongation plus importante** du côté où le **bloc a été déposé**
⇒ On en déduit que le **facteur diffusible** induit une **élongation à l'aplomb verticalement** de zone de diffusion au niveau de l'apex. ⇒ L'**élongation différentielle** constatée lors du **phototropisme** est probablement due à une **répartition différentielle** de l'auxine qui serait **plus concentrée** du côté d'.

L'auxine n'a été isolée qu'en 1931 par KOGL et HAAGEN SMIT qui ont mis au jour sa **structure chimique**, découvrant l'**acide indole-3-acétique (AIA)** (revoir plus haut).

WENT qui ne connaissait pas la nature du facteur diffusible avait proposé une **échelle de concentration indirecte** basé sur l'**angle de courbure phototropique** qui apparaissait d'autant plus important que le **bloc d'agar** avait **séjourné longtemps** sur le **coléoptile**, avec toutefois un **plafonnement** de cet angle passé un certain temps ; on peut aujourd'hui produire le **même document avec une concentration connue en auxine** (figure 115). Ce test avait été baptisé « **test avoine de WENT** » puisque réalisé sur des coléoptiles d'avoine.



▲ FIGURE 118. **Le test avoine de WENT (1926).**

À l'époque de WENT, l'axe des abscisses correspondait au temps de dépôt du bloc d'agar chargé en « facteur diffusible ».

D'après DUÇO et al. (2001).

v. Le phototropisme, un processus impliquant une modification de la répartition de l'auxine et donc un transport latéral de l'auxine

- Les **expériences de BRIGGS (1964)** cherchent à affiner la **manière dont agit la détection du signal phototropique** sur la **production d'auxine** et sa **répartition**. Pour cela, le scientifique **dose la quantité d'auxine** récupérée sur des **blocs d'agar** sur lesquels ont séjourné pendant un temps fixe des **pointes de coléoptiles** comprenant des **apex** ; il est à noter que l'**auxine récupérée ne l'est pas au niveau de l'apex mais un peu plus bas** sur le coléoptile.
- On constate que (figure 116) :
 - Un bloc sur lequel a **séjourné une pointe de coléoptile** comprend **autant d'auxine**, qu'il ait séjourné à la **lumière** (même répartie de manière anisotrope) (b) ou l'**obscurité** (a)
⇒ La **production d'auxine** par l'apex **ne dépend donc pas d'un signal lumineux** et semble être **constante au cours du temps** au sein de l'apex, qu'il y ait ou non de la lumière.
 - Un bloc sur lequel a **séjourné une pointe de coléoptile** complètement fendue en deux (par une lame de verre) comprend **autant d'auxine**, qu'il ait séjourné à la **lumière** (répartie de manière anisotrope) (d) ou l'**obscurité** (c).
⇒ On confirme ici que la **production d'auxine** par l'apex **ne dépend donc pas d'un signal lumineux** et semble être **constante au cours du temps** au sein de l'apex, qu'il y ait ou non de la lumière ;
⇒ Mais en outre, on apprend qu'il n'y a vraisemblablement **pas de production plus importante d'auxine du côté éclairé** par rapport au côté non éclairé.
 - Comme on peut se demander s'il n'y a pas **homogénéisation de la concentration en auxine dans le bloc de gélose**, on sépare ici en deux la **pointe de coléoptile** et le **bloc de gélose sous-jacent** tout en l'éclairant de manière anisotrope ; on constate qu'on récupère la **même quantité d'auxine** dans **chaque demi-bloc d'auxine** (e).
⇒ La **production d'auxine** n'est donc pas différente entre les **deux côtés**, éclairé ou non.
 - En revanche, un **bloc lui-même sectionné en deux** sur lequel a **séjourné une pointe de coléoptile** fendue en deux (par une lame de verre) **sauf au niveau**

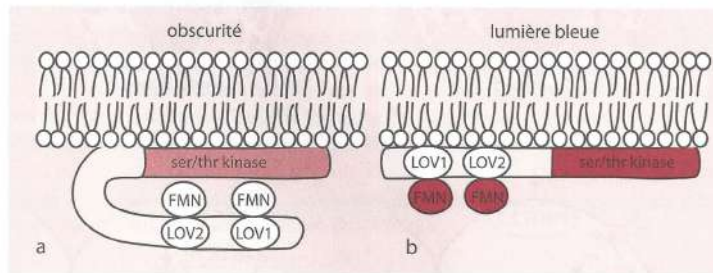
apical et éclairé de manière anisotrope comprend **davantage d'auxine** dans la **partie non éclairée** que dans la partie éclairée (f).

⇒ Comme on a conclu que la production ne dépendait pas du signal lumineux, on peut penser qu'il y a simplement, **au niveau apical**, un déplacement et une **répartition de l'auxine** préférentiellement du **côté obscur**.

vi. Le phototropisme, un processus supposant une détection de radiations bleues [par les phototropines] (**limite programme**)

- On constate que, parmi les **longueurs d'ondes du spectre de la lumière visible**, seules les **radiations violettes et bleues** (éventuellement le vert, très légèrement) induisent une **courbure phototropique**, celle-ci étant maximale dans le bleu (**figure 117**) : on en déduit que le **signal lumineux à l'origine de la courbure phototropique** est de nature **bleue**.

Les phototropines sont des photorécepteurs à la lumière bleue impliqués dans la régulation des processus servant à optimiser l'efficacité photosynthétique des végétaux pour adapter leur croissance en fonction de leur environnement lumineux.

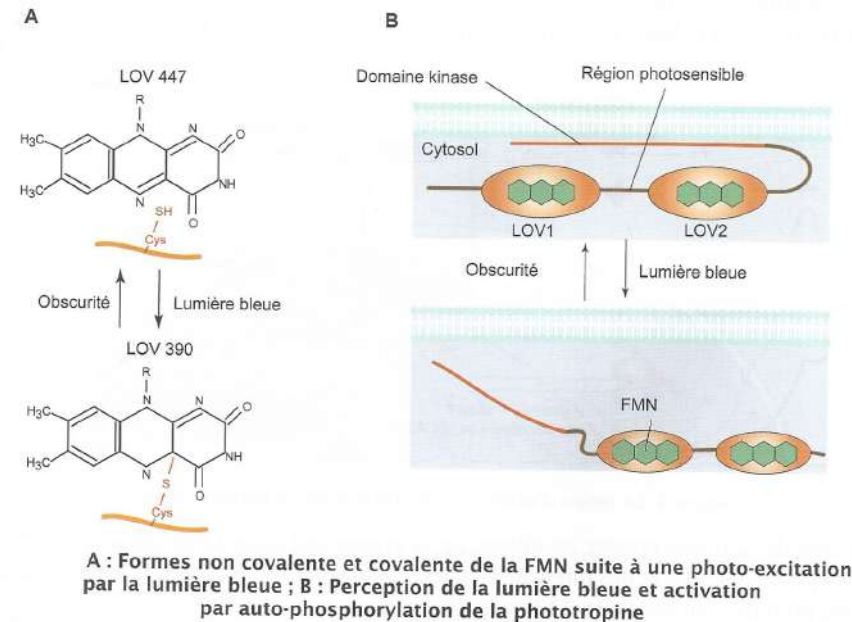


Perception de la lumière bleue par les phototropines.

Ces protéines possèdent dans la partie N-terminale une région avec deux domaines LOV et dans la partie C-terminale un domaine ser/thr kinase. Suite à la perception de la lumière bleue par les deux chromophores FMN, la protéine change de conformation, ce qui permet au domaine ser/thr kinase de la protéine de pouvoir interagir avec des protéines substrats. **FMN** : Flavine MonoNucléotide ; **LOV** : domaine Light, Oxygen, Voltage.

▲ FIGURE 119. Les phototropines.

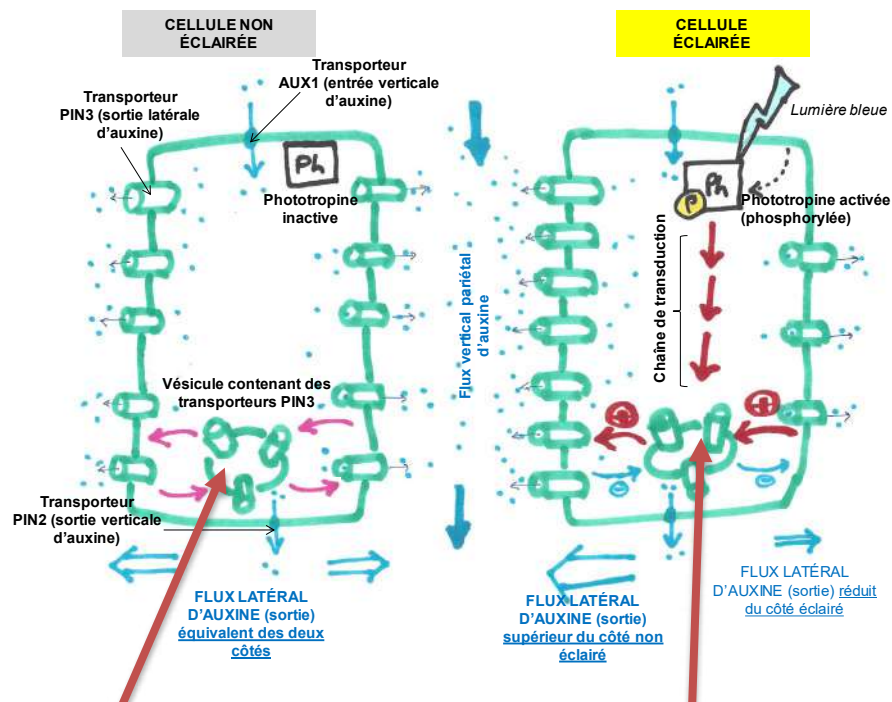
D'après MOROT-GAUDRY, PRAT et al. (2009b). Le détachement de la membrane de la conformation activée de la protéine n'est pas représenté.



▲ FIGURE 120. Les phototropines : autre vision.

D'après RICHARD et al. (2012).

- On connaît aujourd'hui les **photorécepteurs à la lumière bleue** impliqués dans le **phototropisme** : ce sont des **phototropines** (**figures 119-120**). Ce sont des **protéines kinases autophosphorylables exprimées par les cellules méristématiques** (il en existe d'autres au niveau des **stomates**, impliqués dans le contrôle de leur ouverture). Ces protéines sont fondamentalement des **protéines membranaires extrinsèques** et comprennent deux conformations :
 - Une **conformation inactive à l'obscurité** où les domaines **LOV** (**Light Oxygen Voltage**), comprenant des **chromophores sensibles à la lumière bleue FMN** (Flavine MonoNucléotide), sont associés à des domaines sérine-thréonine à activité kinase. Cette association **empêche l'activité kinase**.
 - Une **conformation activée induite par la lumière bleue** où le **changement de conformation des domaines LOV** induit :
 - Leur **détachement du domaine kinase**, et donc l'**activation de la phosphorylation de la protéine par elle-même (autophosphorylation)**.
 - Le **détachement de la protéine phosphorylée de la membrane**.
- Les **phototropines activées** agiraient au **niveau cytosolique** selon des modalités encore en partie discutées (et comprenant un contrôle transcriptionnel de facteur variés). Elles favoriseraient l'**exocytose de vésicules golgiennes contenant des transporteurs PIN3** sur le **côté non éclairé** au sein des **cellules éclairées**, ce qui permettrait de favoriser le **transfert de l'auxine vers le côté non éclairé**.



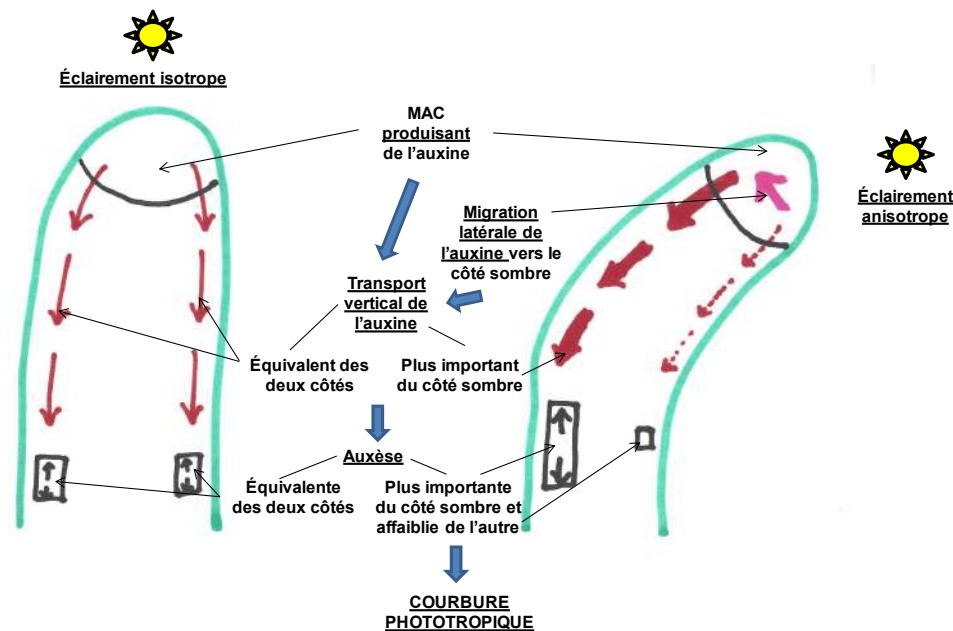
En l'absence d'éclairement, il y a un équilibre endocytose-exocytose des transporteurs PIN3 des deux côtés de la cellule : la sortie latérale d'auxine est équivalente des deux côtés.

En cas d'éclairement anisotrope, il y a stimulation de l'endocytose des transporteurs PIN3 du côté éclairé et stimulation de l'exocytose du côté non éclairé : la sortie latérale d'auxine est favorisée du côté sombre, ce qui explique le transfert latéral d'auxine.

▲ FIGURE 121. Modèle ultra-simplifié des conséquences de l'activation des phototropines sur le transport latéral d'auxine. Figure originale compilée de multiples sources 2017.

vii. Bilan : modèle simple de fonctionnement de la courbure phototropique

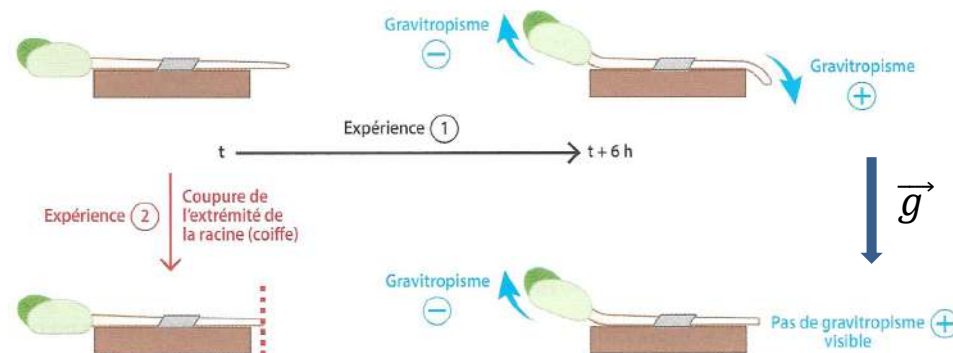
- Un **éclairement anisotrope** provoque (figure 122) :
 - Une **migration latérale** vers le **côté sombre** de l'auxine produite par le **méristème apical**, médiée par une **répartition différentielle de transporteurs latéraux (PIN3)** qui prend son origine dans une **signalisation** initiée par les **phototropines** activées par la **lumière bleue**.
 - Un **transport vertical** de l'auxine, en conséquence, plus **important** du **côté sombre**.
 - Une **auxèse** stimulée davantage du **côté sombre** que du côté éclairé, ce qui induit la **courbure**.



▲ FIGURE 122. Le phototropisme : modèle global. Figure originale 2017.

y. Étude expérimentale et théorique du gravitropisme (= géotropisme)

i. Mise en évidence du gravitropisme et du rôle de l'apex racinaire dans sa perception

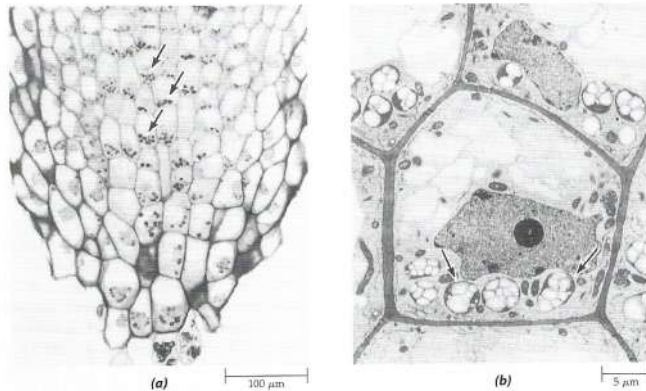


▲ FIGURE 123. Étude expérimentale simple du gravitropisme chez une plantule de Soja. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

- Dans l'**expérience** présentée (figure 123), une **jeune plantule de Soja** est placée et maintenue à l'**horizontale**.

- On constate, après 6 h, que la **tige** comme la **racine** croissent en subissant une **réorientation** de leur **croissance** à la **verticale** (parallèlement au **champ de pesanteur** donc), respectivement vers le haut et vers le bas. Il s'agit du **géotropisme** respectivement **néгатif** et **positif**.
- On note que, dans les mêmes conditions, le **gravitropisme positif** de la tige n'est **pas observé** en cas de **section de l'apex racinaire**, ce qui laisse à penser que le **champ de pesanteur** y est perçu.

ii. Une perception du champ de pesanteur par la columelle (coiffe racinaire) ou le parenchyme caulinaire

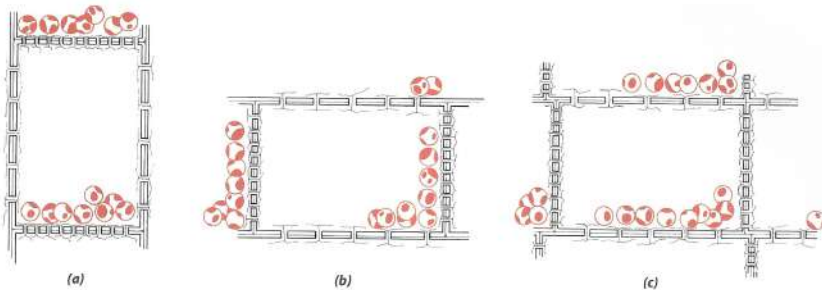


Amyloplastes (a) Micrographie d'une coupe longitudinale de la coiffe de la racine primaire de haricot, *Phaseolus vulgaris*. Les flèches montrent des amyloplastes (plastes contenant de l'amidon) qui se sont déposés à proximité des parois transversales de la colonne centrale de cellules (columelle) de la coiffe. (b) Micrographie électronique de cellules

de la columelle d'une coiffe semblable à celle qui est représentée en (a). Les amyloplastes (flèches) sont visibles au fond des cellules, près des parois transversales. On voit nettement les grains d'amidon à l'intérieur des amyloplastes.

▲ FIGURE 124. Les amyloplastes de la columelle (partie centrale de la coiffe), acteurs probables de la détection du champ de pesanteur.

D'après RAVEN et al. (2007b).

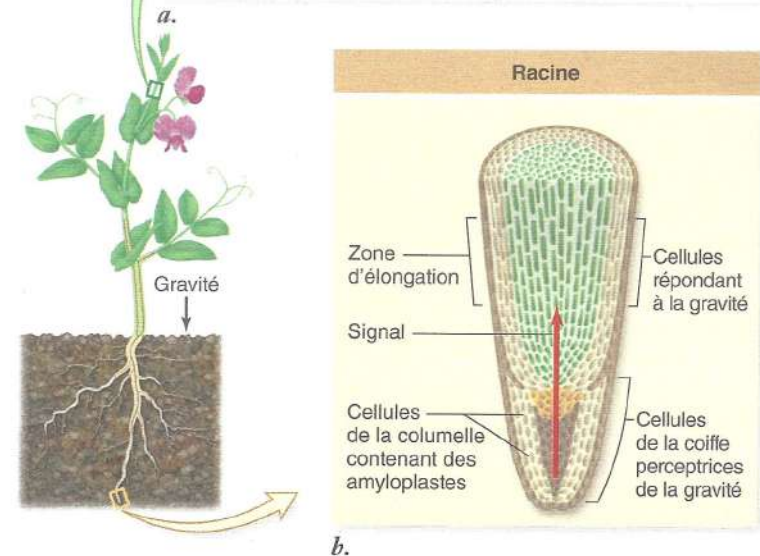
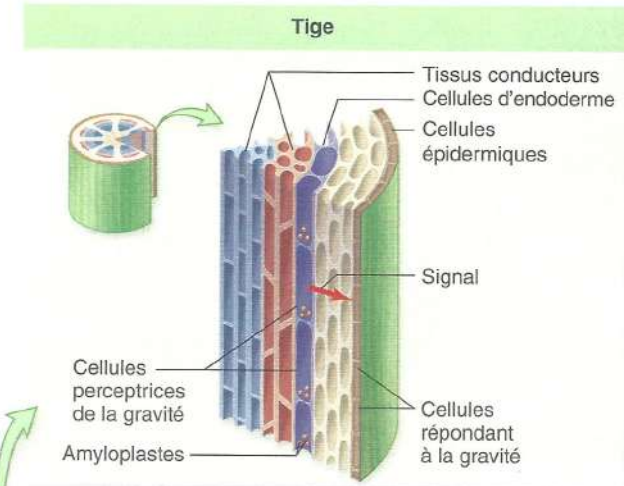


Amyloplastes et gravité Réponse à la pesanteur des amyloplastes dans les cellules de la columelle de la coiffe. (a) Les amyloplastes se déposent normalement le long des parois transversales dans la coiffe d'une racine s'allongeant verticalement vers le bas. Si la racine est placée

horizontalement, (b) et (c), les amyloplastes glissent vers les parois normalement verticales, mais qui sont maintenant parallèles à la surface du sol. Ce déplacement des amyloplastes peut jouer un rôle important dans la perception de la pesanteur par les racines.

▲ FIGURE 125. Contrôle gravitropique par les amyloplastes des statocytes.

D'après RAVEN et al. (2007b).



Sites de perception de la gravité et de réponse, dans la racine et la tige.

▲ FIGURE 126. Sites de perception de la gravité dans une plante (Fabacée).

D'après RAVEN et al. (2020).

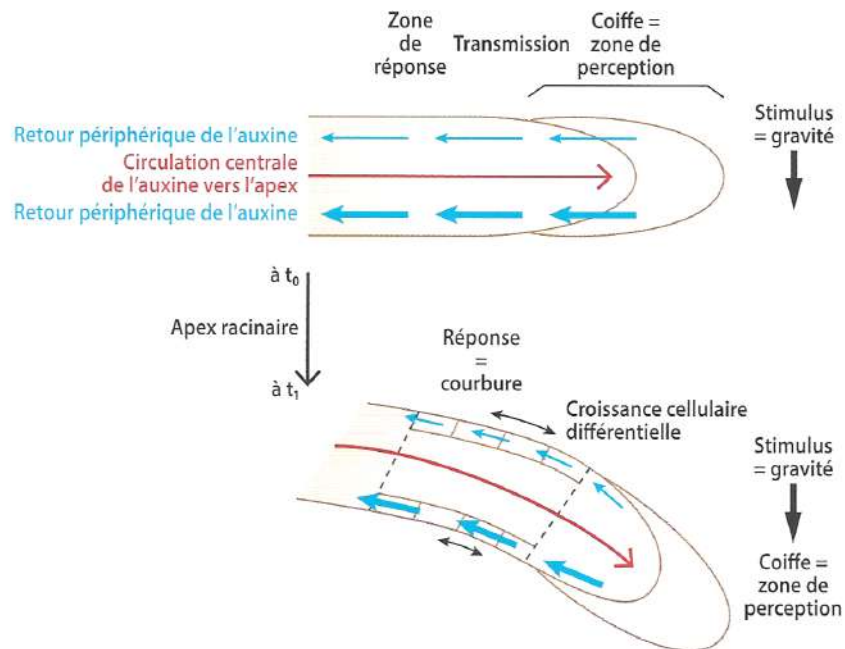
L'**endoderme**, en botanique, désigne **la couche la plus interne du parenchyme cortical**. La tradition latine et allemande réserve ce terme aux **seules racines** mais les Anglo-Saxons utilisent le mot aussi **dans la tige**, d'où ce **vocabulaire** surprenant sur la **figure**.

- On sait aujourd'hui que la perception de la gravité s'effectue (figure 126) :
 - Dans la **racine** : au niveau des cellules de la **columelle, partie centrale de la coiffe racinaire** (figure 124).
 - Dans la **tige** : au niveau de la **couche la plus profonde du parenchyme de l'écorce (= cortex)**.
- Elle est due à un **déplacement**, au sein des **cellules perceptrices du champ de pesanteur (statocytes)**, des **statolithes**, **amyloplastes volumineux à fonction perceptrice de gravité** (figure 125).

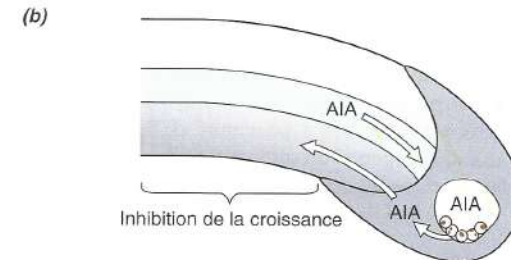
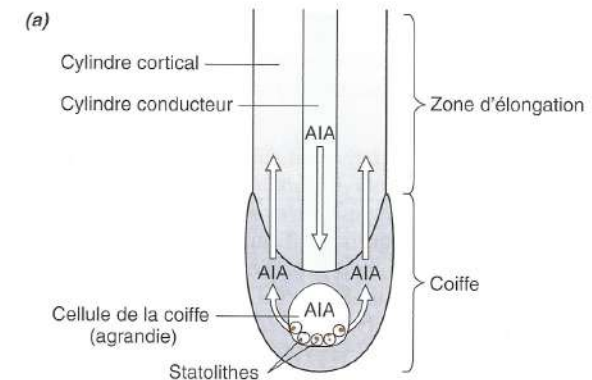
Le **mécanisme d'action** demeure en partie **discuté** mais il semblerait lié à la pression exercée par les statolithes sur le **réseau de REG** du **cortex cellulaire**, cette pression entraînant une **ouverture de canaux calciques pression-dépendants** renseignant la cellule sur la **localisation des statolithes** et donc l'**orientation** par rapport à la **gravité**.

iii. Une courbure permise par la répartition différentielle de l'auxine qui induit une élancement différentielle des cellules entre côtés de la plante

- L'auxine (**encadré R**) est produite essentiellement par le **bourgeon apical de la tige** et circule par **voie phloémienne** jusqu'aux **racines**. Normalement, répartie équitablement lorsqu'elle **remonte par les cellules** du **cortex**, la perception de la gravité peut modifier le **flux d'auxine** (figures 127-128).
- Dans la **racine**, l'**auxine inhibe** l'auxèse alors qu'elle la **stimule** dans la **tige** (**encadré P**). L'**auxèse différentielle** entre les deux côtés de la plante est à l'origine de la **courbure**.



▲ **FIGURE 127. Contrôle auxinique du gravitropisme racinaire.**
D'après DAUTEL *et al.* (2021).



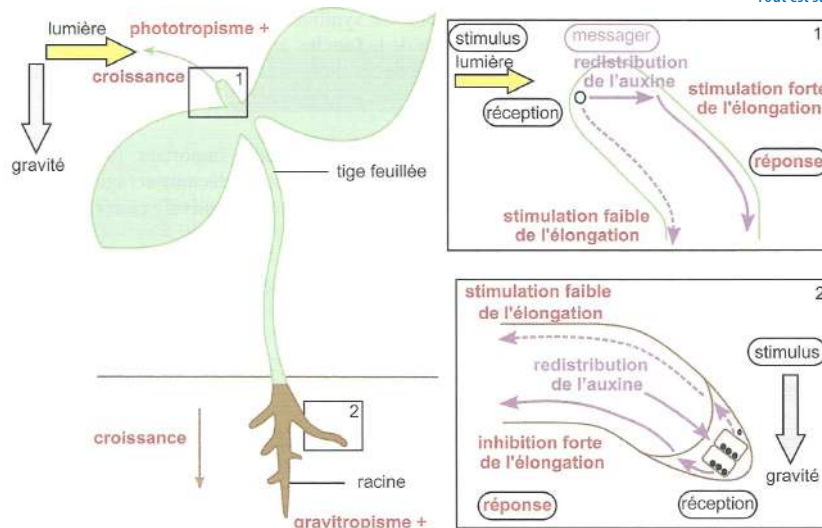
Auxine et géotropisme des racines (a) L'auxine (AIA) est normalement transportée vers le bas jusqu'à la pointe de la racine en passant par le cylindre conducteur. De là, elle est redistribuée vers le cylindre cortical et l'épiderme de la racine, puis remonte vers la zone d'élancement, où elle contrôle le taux d'élancement cellulaire. (b) Une réorientation horizontale de la racine est détectée par la sédimentation d'amyloplastes contenant de l'amidon (statolithes) dans les cellules de la coiffe. Il en résulte une redistribution asymétrique de l'auxine du côté inférieur de la racine, où l'élancement est inhibé et, par conséquent, la racine se courbe vers le bas. Il est probable que des modifications de la sensibilité à l'auxine interviennent aussi dans ce processus.

▲ **FIGURE 128. Contrôle auxinique du gravitropisme racinaire.**
D'après RAVEN *et al.* (2007b).

Le rond blanc représenté dans la coiffe correspond globalement à la **columelle**, même si une seule cellule (un **statocyte**) a été ici représentée.

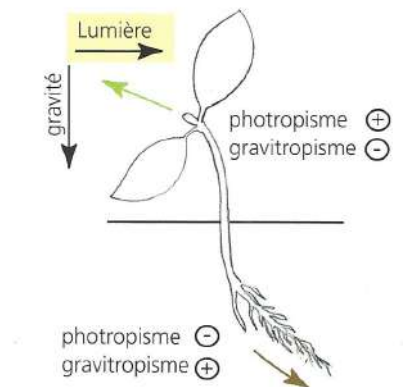
δ. Bilan sur les tropismes (gravitropisme, phototropisme)

Tout est sur les figures



Orientation de la croissance par le gravitropisme et le phototropisme.
(traits violets pleins : forte concentration d'auxine ; pointillés : faible concentration).

▲ FIGURE 129. Vue d'ensemble sur le gravitropisme et le phototropisme.
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).



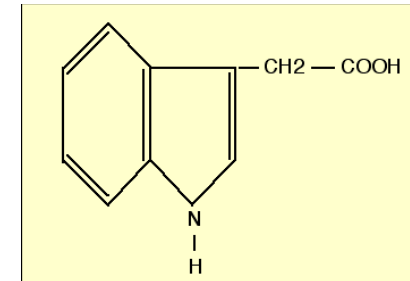
Vue schématique du phototropisme et du gravitropisme d'un végétal

▲ FIGURE 130. Phototropisme et gravitropisme dans les racines et les tiges.
D'après MEYER *et al.* (2008).

Encadré R Quelques informations sur l'auxine

L'auxine, une hormone végétale notamment produite par les méristèmes de l'appareil aérien

➤ Les **auxines**, principalement représentées par l'**acide indole-3-acétique (AIA)** (figure a), sont des **hormones végétales (= phytohormones)** ou **facteurs de croissance** : ce sont des **substances diffusibles qui contrôlent le développement et le fonctionnement végétal à distance plus ou moins importante de leur lieu de production.**



▲ FIGURE a. Formule de l'AIA.

http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch04/co/apprendre_ch4_02.html
(consultation novembre 2015)

➤ Les **auxines** sont notamment produites par le **méristème apical caulinaire (MAC)** mais aussi les **jeunes feuilles** en cours de mise en place. Elles contrôlent notamment la **dominance apicale** et l'**auxèse**.

L'auxine, une hormone végétale qui se déplace selon deux modalités

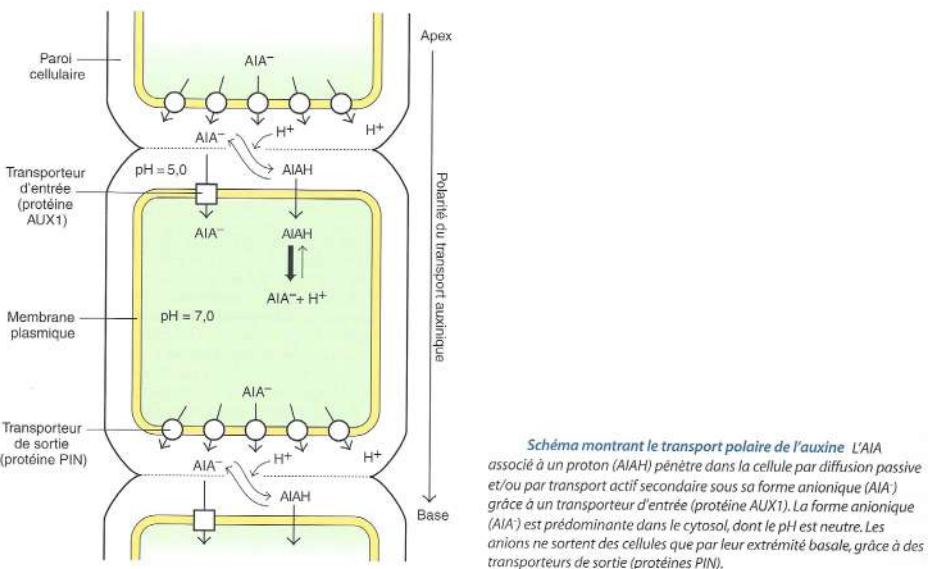
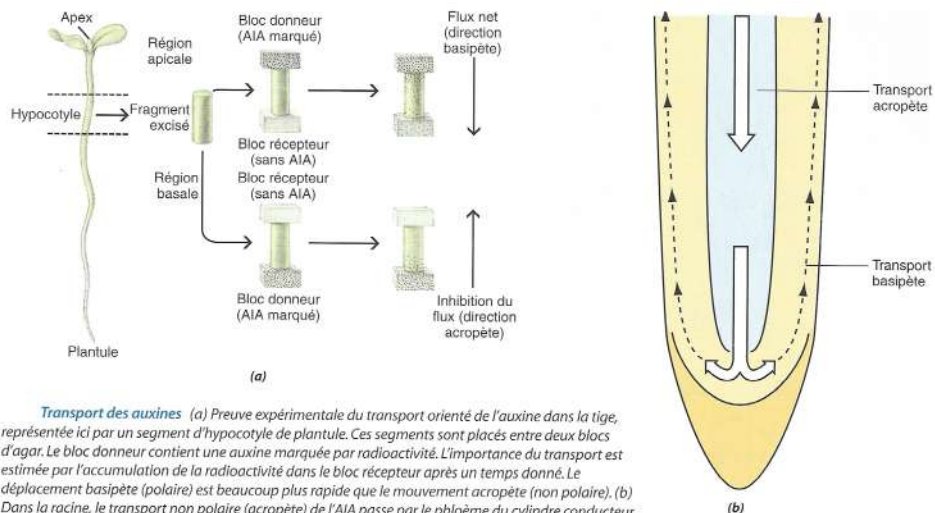
➤ L'auxine est transportée selon **deux modalités** mises en évidence par suivi radioactif (figure b) :

- Un **transport non polarisé** qui emprunte le **phloème**.
- Un **transport polarisé** de l'apex de la tige vers sa base puis vers la racine.

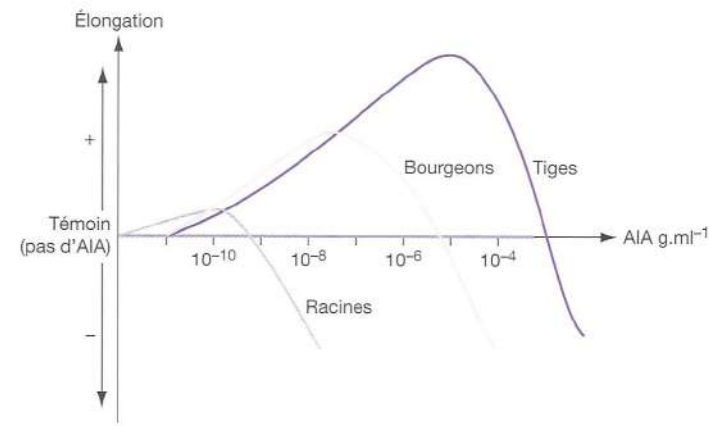
➤ Le **transport polarisé** utilise une **voie apoplasmique** qui nécessite l'**entrée de l'auxine dans la cellule** : l'auxine entre et sort de la cellule sous **forme protonée (AIAH)** par simple **diffusion** ou bien **sous forme ionisée (AIA⁻)** par des **protéines de transport (PIN, AUX)** (figure b).

L'auxine, une hormone codée en concentration qui agit différemment selon le tissu cible

➤ L'auxine agit par sa **concentration** mais de **manière différenciée** en fonction du **type d'organe** qui reçoit le **message** : ainsi, si une **cellule de tige** s'allonge à **forte concentration d'auxine**, au contraire l'**auxèse** est **inhibée** dans les **cellules racinaires** (figure c).



▲ FIGURE b. Transport polarisé de l'auxine. D'après RAVEN et al. (2007b)

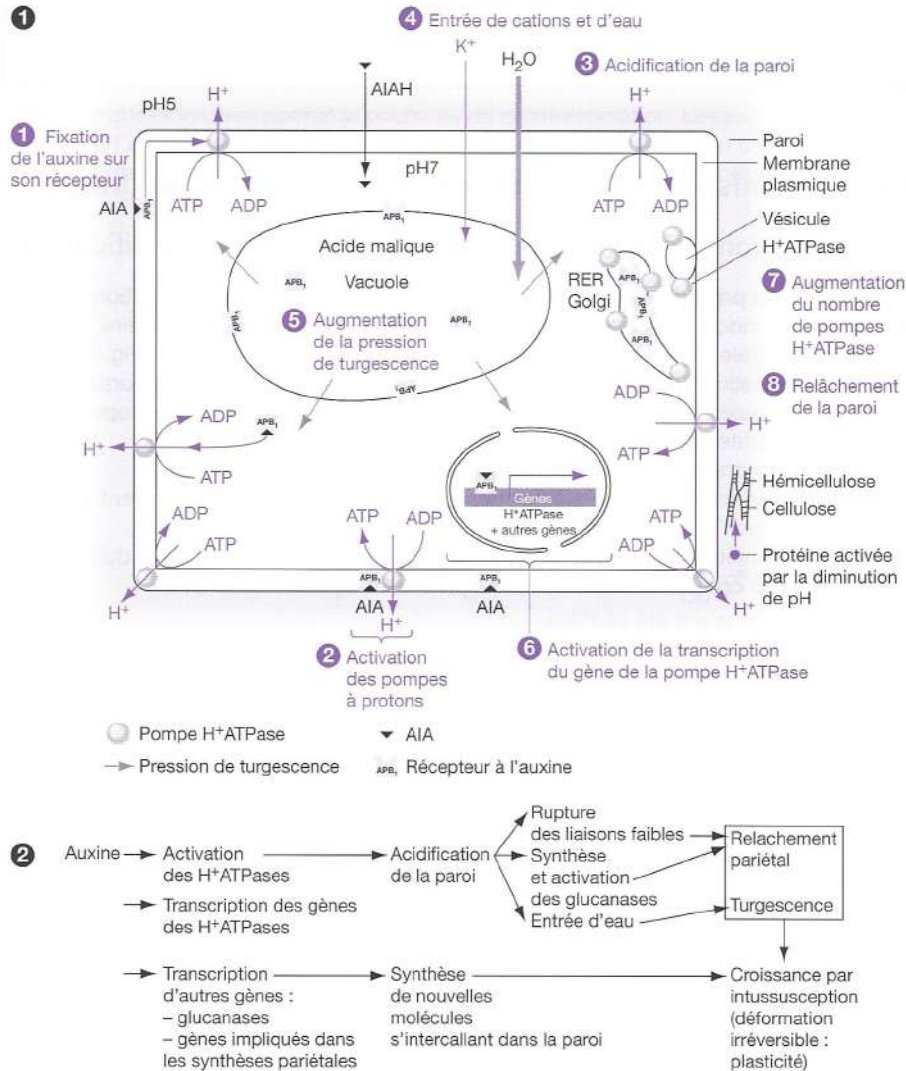


Influence de la concentration en auxine sur la croissance de différents organes
La racine est l'organe qui réagit aux doses d'auxine les plus faibles. L'élongation des bourgeons et des tiges demande des doses plus élevées. On remarque que les doses optimales pour l'élongation des tiges correspondent aux doses provoquant un raccourcissement maximal pour les bourgeons, il en est de même des bourgeons par rapport aux racines.

▲ FIGURE c. Effet de l'auxine en fonction du type d'organe. D'après BREUIL (2007)

L'auxine, une hormone végétale dont on peut proposer un modèle d'action (dans les cellules en élongation de la tige) : favorisation de l'acidification des parois et régulation génétique

- On appelle **ABP** (auxin binding proteins = protéines de fixation de l'auxine) les **récepteurs à l'auxine**. On en a trouvé au niveau du plasmalemme, dans la lumière du REG, au niveau tonoplaste... et au niveau du noyau.
- L'auxine active donc de **nombreux processus** (figure 42) dont une **acidification de la paroi** (qui permet un **relâchement de la paroi en supprimant les liaisons H entre microfibrilles de cellulose**) et une **régulation de l'expression des gènes**, notamment ceux impliqués dans la **synthèse de composés pariétaux**.



Auxine et grandissement cellulaire

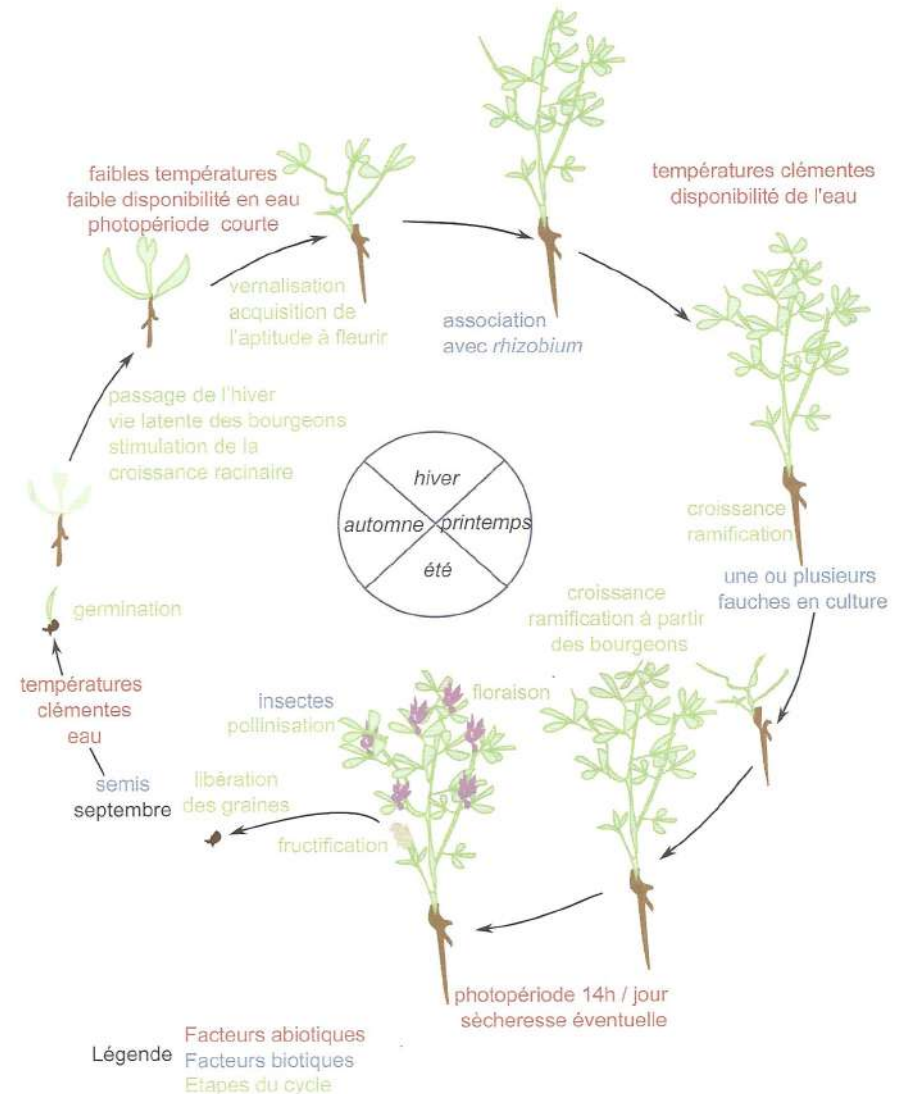
1. Modalités d'action de l'auxine (AIA) sur le grandissement de la cellule végétale.

2. Résumé des étapes du grandissement cellulaire.

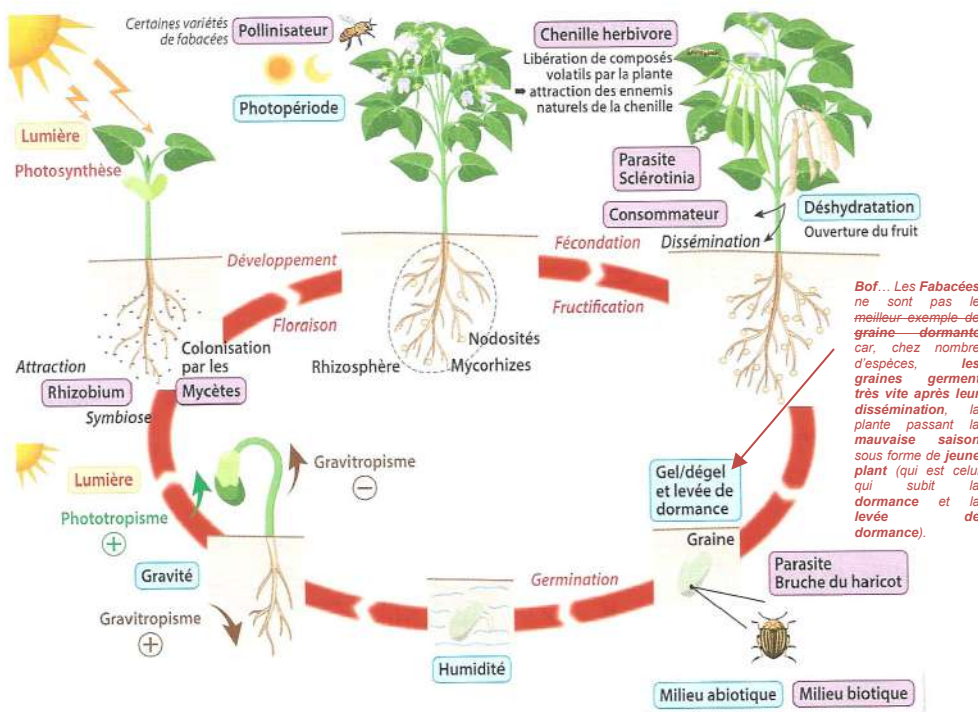
▲ FIGURE 42. Action de l'auxine sur l'élongation d'une cellule caulinaire. D'après BREUIL (2007)

Schéma à corriger : ABP et non APB (!!) + sens de certaines flèches ATP → ADP [sic]

3. Une inscription du cycle de vie dans le cycle des saisons avec détection des paramètres de l'environnement abiotique (photopériode, température...) et impact des interactions interspécifiques



▲ FIGURE 131. Cycle d'une Fabacée (ici une Luzerne) et facteurs externes de contrôle du cycle et du développement. D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021).



▲ FIGURE 132. Cycle d'une Fabacée et facteurs externe de contrôle du cycle et du développement. D'après DAUTEL et al. (2021), annoté.

a. Un cycle de vie en plusieurs étapes : germination, croissance végétative, floraison, pollinisation, fructification, dissémination, vie ralentie des graines ou des jeunes plants

- Les principales étapes du cycle de reproduction et développement d'une Fabacée (herbacée) sont (figures 131-132) :
 - La **germination** (au printemps, ou plus souvent en automne – avec alors passage de la mauvaise saison à l'état de jeune plant) : **développement d'une plante initialement contenue dans une graine à partir des réserves de la graine aboutissant à l'implantation et l'ancrage d'un jeune individu dans le milieu**.
 - La **croissance végétative** (printemps ou automne + printemps selon le type de plante ; si automne, interruption à la mauvaise saison) : **l'appareil végétatif croît et met en place de nouveaux organes (tiges, racines, feuilles...)**.
 - La **floraison** (au sens large) (printemps ou été) : il y a **mise en place et épanouissement de fleurs**.
 - La **pollinisation** (lorsqu'il y a des fleurs) : **transfert du pollen jusqu'au stigmate d'une fleur, ici largement entomophile**.
 - La **fructification** (fin du printemps ou été) : **mise en place de fruits à partir de fleurs fécondées**.

- La **dissémination** (fin du printemps ou été) : **dispersion des semences et colonisation du milieu**.
- La **vie ralentie** (= **état de vie avec métabolisme très réduit et sans croissance**, caractérisé par une **déshydratation** dans le cas des graines) (automne + hiver) qui touche la graine ou le jeune plant après germination.
- Dans le cas d'une **Fabacée ligneuse**, on peut par ailleurs noter un **fonctionnement annuel des méristèmes secondaires**, une **chute des feuilles en automne** et une **reprise de la vie végétative par débourrement des bourgeons** au retour de la belle saison. Des **réserves** dans les **rayons libéro-ligneux** (parenchyme secondaire) sont mises en place à la belle saison et utilisées après l'hiver au retour des beaux jours.

Encadré S Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904)

Limite programme ?

- En 1904, le Danois Christen RAUNKIAER (1860-1938) propose une **classification des plantes, surtout les Angiospermes, en fonction des types d'organes de survie et du positionnement des points végétatifs permettant la reprise de la vie active à la belle saison** ; on parle de **types biologiques** (figure).

Notez que RAUNKIAER, en lien avec ses **origines**, a pris en compte une **couche moyenne de neige d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur en hiver** qui protège les bourgeons aériens des **températures négatives atmosphériques**.

- Sa classification comprend 5 types fondamentaux (figure).

Les phanérophytes (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur)

- Les **phanérophytes** (arbres et arbustes) sont les **plantes dont l'appareil caulinair perdure en hiver et où les bourgeons demeurent nettement au-dessus de la couche de neige**. Ce sont des plantes ligneuses vivaces.

Les chaméphytes (buissons à bourgeons près du sol)

- Les **chaméphytes** (buissons) sont les **buissons dont l'appareil végétatif perdure en hiver mais dont les bourgeons sont près du sol, protégés au sein de la couche de neige**. Ce sont des plantes ligneuses vivaces.

Les hémicryptophytes (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol)

- Les **hémicryptophytes** (plantes en rosettes = plantes « acaules » = plantes avec une tige en plateau extrêmement courte) sont les **herbacées dont l'appareil végétatif aérien perdure à la mauvaise saison en étant constitué d'une rosette de feuilles insérées et regroupées très près du sol**. On y trouve des herbacées bisannuelles et vivaces.

Une mise en réserve dans une **racine pivot** ou un **rhizome** est fréquente mais pas systématique chez ces organismes.

Les géophytes (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants

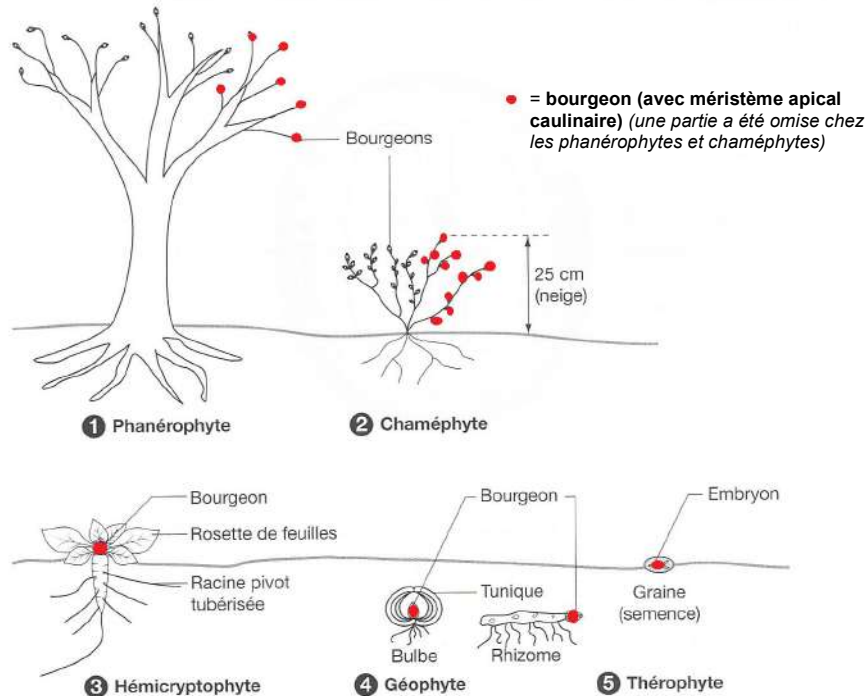
- Les **géophytes = cryptophytes** sont les **herbacées dont l'appareil végétatif aérien ne perdure pas et qui demeurent sous forme d'organes de réserve souterrains** ; on y trouve des herbacées vivaces et bisannuelles.

Attention aux pièges !

Toutes les **plantes à organes de réserves souterrains** ne sont **pas toutes** des **géophytes** car il arrive que **l'organe souterrain ne perdure pas à la mauvaise saison** ! Ce sont alors des **plantes annuelles**, qui, puisqu'elles ne perdurent qu'à l'état de graine, seront à classer parmi les **thérophytes** (ex. Radis, certaines Carottes).

Les thérophytes, plantes passant l'hiver seulement sous forme de graines

➤ Les **thérophytes** (plantes annuelles) passent la mauvaise saison seulement sous forme de graines.



Types biologiques d'après la classification de Raunkiaer

1. Phanérophytes. Les bourgeons se situent au-dessus de la couche neigeuse. 2. Chaméphytes. Les bourgeons sont situés dans la couche de neige. 3. Hémicryptophytes. Les bourgeons sont au centre d'une rosette de feuilles. 4. Géophytes. Les bourgeons sont situés dans le sol. 5. Thérophytes. L'individu ne vit qu'un an, la survie de l'espèce est assurée par de nouveaux individus qui passent l'hiver sous forme de graines.

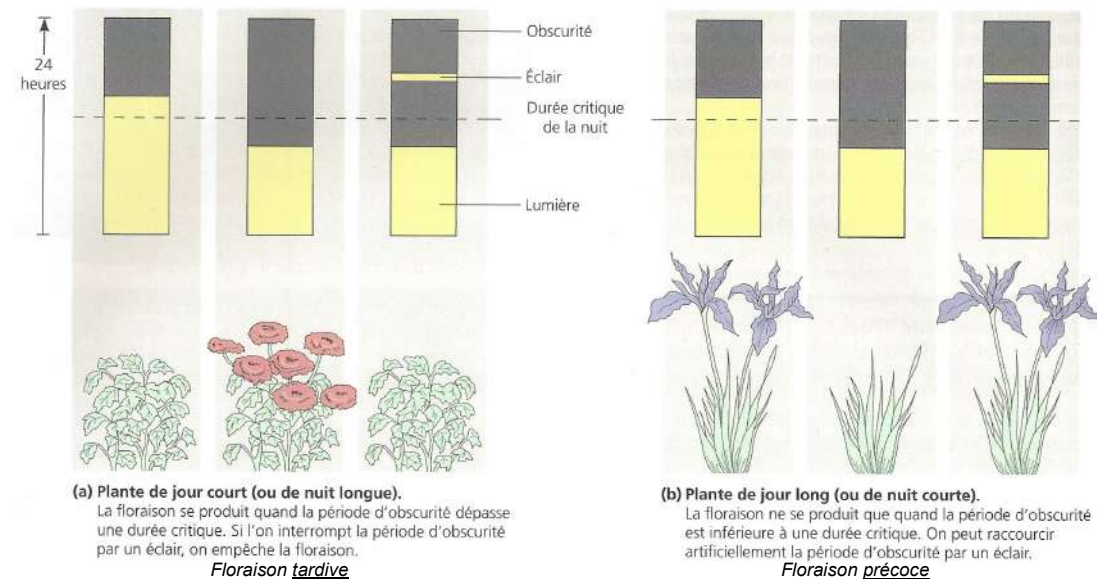
▲ FIGURE. Principaux types biologiques de RAUNKIAER (1904). D'après BREUIL (2007).

b. Des étapes dépendantes de paramètres environnementaux saisonniers, notamment la photopériode et/ou la température

- Les **paramètres du milieu** principalement **détectés** au cours des **saisons** sont :
 - La **photopériode**, **proportion quotidienne d'éclairement par journée**. C'est notamment un **complexe protéique**, le **phytochrome**, qui assure sa détection. (!) En variante, il y a aussi la possibilité de détecter la **nyctipériode**, c'est-à-dire le **ratio de nuit (heures d'obscurité) sur l'ensemble de la journée**. Ce paramètre est fondamental dans la floraison (**figure 133**).
 - La **température** qui peut être un **facteur de floraison, germination, débournement de bourgeons**... Citons par exemple la **vernalisation**, c'est-à-dire la **nécessité d'une période de froid nécessaire pour déclencher le retour d'une structure dormante à la vie active (graine, bourgeon)**.

Focus sur plantes de jours longs (JL) et jours courts (JC)

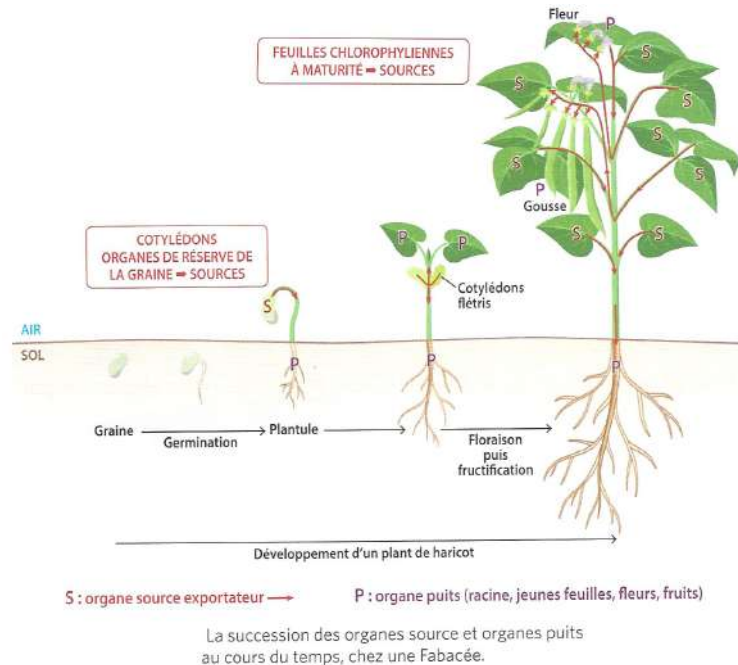
- Des **expériences** montrent qu'on peut sérier grossièrement beaucoup d'Angiospermes en **deux grands types** (**figure 133**) :
 - Les **plantes de jours longs (JL)** (ou de **nuits courtes**) : ce sont des **plantes qui fleurissent lorsque la nyctipériode est inférieure à une valeur seuil (durée critique de la nuit)**. Ce sont des plantes fleurissant **lorsque les jours rallongent**, donc plutôt **printanières**. [Cas d'une majorité de Fabacées]
 - Les **plantes de jours courts (JC)** (ou de **nuits longues**) : ce sont des **plantes qui fleurissent lorsque la nyctipériode est supérieure à une valeur seuil (durée critique de la nuit)**. Ce sont des plantes fleurissant **lorsque les jours raccourcissent**, donc plutôt **estivales** ou **automnales**. [Minoritaire chez les Fabacées]



▲ FIGURE 133. Plantes de JC et JL. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- On notera que le signal dominant est bien celui de la **durée de la nuit (nyctipériode)** : si l'on soumet la plante à un ou des éclaircissements brefs de lumière blanche (ou rouge clair) en court de nuit, la nyctipériode est alors interprétée comme courte.

c. Une transition sources-puits au cours du cycle



▲ FIGURE 134. **Transition source-uits chez les Fabacées.** D'après DAUTEL et al. (2021).

- Les **organes-sources** sont les **organes pourvoyeurs de matière organique à l'ensemble de la plante, assurant la charge du phloème**. Les **organes-uits** sont les **organes préleveurs et consommateurs de la matière organique contenue dans le phloème**.
- On peut noter que le **cycle de vie** s'accompagne d'une **transition sources-uits**, c'est-à-dire d'un **changement de nature trophique – source ou puits- de certains organes au cours du temps** (figure 134) :
 - Le **jeune appareil végétatif** en développement au retour de la belle saison (par germination de la graine ou débourrement d'un bourgeon), initialement **pas ou pas photosynthétique**, est au départ un **organe-uits**, avant d'avoir une **photosynthèse opérationnelle** où il deviendra **organe-source**.
 - Les **tissus ou organes de réserve**, comme la **graine**, sont initialement des **organes-sources** au retour de la belle saison. Ce seront des **organes-uits** concernant ceux de la belle saison établie où les **photoassimilats** seront mis en **réserve** en leur sein.

d. Un rôle de la disponibilité saisonnière des ressources

- La **disponibilité en ressources** influe directement sur le **développement végétal** et certaines **varient** au cours des **saisons** :
 - Au **niveau climatique** : **température**, **précipitations**, **photopériode**...
 - Au **niveau du sol** : disponibilité en **eau**, disponibilité en **ions**...

e. Un rôle des interactions interspécifiques dans ce développement et ce cycle de vie

- Les **interactions interspécifiques** (voir C) sont **cruciales** dans le **développement** :
 - Les **Insectes** assurent la **pollinisation**, sans laquelle la **reproduction sexuée** n'aurait pas lieu ;
 - Des **champignons** réalisent des **mycorhizes** sans lesquelles la **plante** manquerait d'**eau** et d'**ions** et ne pourrait pas dépasser une masse critique ;
 - Les **Bactéries Rhizobium** réalisent des **nodosités** sans lesquelles nombre de **Fabacées** seraient carencées en **azote**...

C. Relations des Fabacées avec les autres organismes

1. L'existence de relations intraspécifiques, surtout une compétition pour les ressources et la reproduction sexuée

- On appelle **relations intraspécifiques** (ou **relations homotypiques**) sont des **relations entre individus d'une même espèce**.
- Parmi les **relations intraspécifiques**, on peut surtout citer :
 - La **reproduction sexuée**, où des **partenaires reproducteurs conspécifiques plus ou moins éloignés dans l'espace** se **pollinisent les uns les autres** par le biais d'un **agent de transport environnemental biologique extraspécifique** (un Insecte).
 - La **compétition intraspécifique** (**interaction où les deux protagonistes luttent pour la même ressource (ou les mêmes ressources) (lumière, habitat, sol, nourriture...), ou se combattent directement**) dans l'accès aux **ressources nutritives** du sol (eau, ions...) ou encore à la **lumière**.
Exemple : le plant qui **pousse plus vite et plus haut** profitera de **plus de lumière** que ceux qui demeureront à son ombre.

La Luzerne cultivée *Medicago sativa* produit diverses **toxines** dont le **médicarpin**, une **toxine antifongique** qui **inhibe le développement de champignons parasites** mais aussi... la **germination et la croissance des plantules d'autres individus de Luzernes**, réduisant de fait la **compétition intraspécifique**.

Le saviez-vous ?

- La **compétition** peut intra- ou interspécifique. Dans les deux cas, on peut en distinguer deux types :
- La **compétition par exploitation** : les **deux protagonistes se disputent la même (ou les mêmes) ressource(s) (habitat, nourriture, lumière...)** de l'environnement. Exemple : des **Luzernes** utilisant le même sol, la lumière, le même espace...
 - La **compétition par interférence** : les **deux protagonistes (ou l'un d'entre eux) sont à l'origine de mécanismes ayant pour conséquence directe d'éliminer ou limiter la croissance de l'autre espèce**. Exemple : la Luzerne et son **médicarpin**.

2. L'existence de relations interspécifiques variées

- On appelle **relations interspécifiques** (ou **relations hétérotypiques**) les **relations entre individus d'espèces différentes**.

Revoyez absolument les **définitions** et le petit tableau du **chapitre 1 sur la Vache**.

- Citons par exemple, dans le cas de **Fabacées prairiales** (figure 136) :
 - Le **neutralisme** (**interaction interspécifique sans bénéfices ni coûts particuliers pour les espèces protagonistes**), par exemple avec les **Renards** ;
 - La **phytophagie** (qui est une **relation mangeur-mangé** ou relation de « **prédation** » au sens le plus large) (**situation où le « mangeur » appelé consommateur primaire consomme un producteur primaire, c'est-à-dire un organisme végétal**), par exemple par la **Vache**, les **chenilles**, les **Nématodes**, les **Oiseaux** (consommant notamment les **graines**)...
 - La **compétition interspécifique** (**interaction où les deux protagonistes luttent pour la même ressource (ou les mêmes ressources) (lumière, habitat, sol, nourriture...), ou se combattent directement**), par exemple **entre Fabacées**, avec des **Poacées** également très répandues dans les prairies...
 - Le **parasitisme** (**interaction durable où un organisme [parasite] exploite et se nourrit de l'autre partenaire [hôte] sans que l'interaction n'entraîne la mort de l'hôte ou, du moins, pas à court terme**), par exemple par **divers 'champignons'**...
 - La **symbiose** (au sens francophone : **mutualisme durable entre deux espèces qui généralement associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction**), par exemple avec **Rhizobium** ou les **'champignons' mycorhiziens**...
 - La **coopération** (**mutualisme transitoire**), par exemple avec les **Insectes** lors de la pollinisation...

Focus sur les micro-organismes (notamment Bactéries et mycètes)

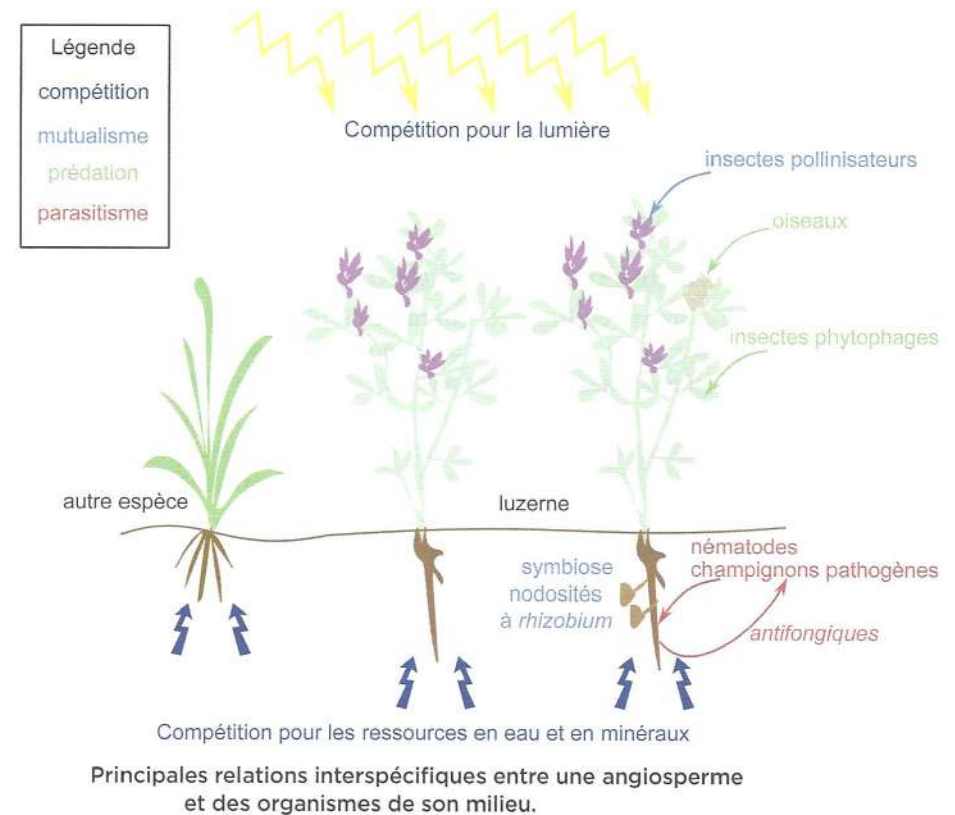
De nombreux micro-organismes (Bactéries, filaments mycéliens même...) coexistent et échangent de la matière ou de l'information avec les Fabacées : il s'agit d'un **microbiote** qu'on appelle le **phytobiome** de la plante. La Fabacée est donc, comme la Vache, un **holobionte**, c'est-à-dire comprenant un **organisme macroscopique et tous les micro-organismes qui l'habitent ou gravitent fonctionnellement autour**.

Une partie de ces micro-organismes agissent comme **pathogènes**, c'est-à-dire qu'ils **parasitent la plante et provoquent des pathologies (altération structurales et/ou fonctionnelles)** ; il existe ainsi des maladies fongiques, bactériennes, parasitaires (si ce sont des Animaux qui sont les pathogènes – même si les autres font aussi, au sens écologique, du parasitisme...).

Citons un exemple de **maladie fongique touchant de nombreuses Fabacées cultivées ou sauvages se caractérisant par un fin duvet mycélien asphyxiant progressivement les tissus de la plante dont il exploite la sève élaborée** : la **sclérotiniose** ou **pourriture blanche** (figure 135).



➤ FIGURE 135. **Pourriture blanche due à *Sclerotinia sclerotiorum* sur du Haricot *Phaseolus vulgaris*.**
D'après Wikipédia



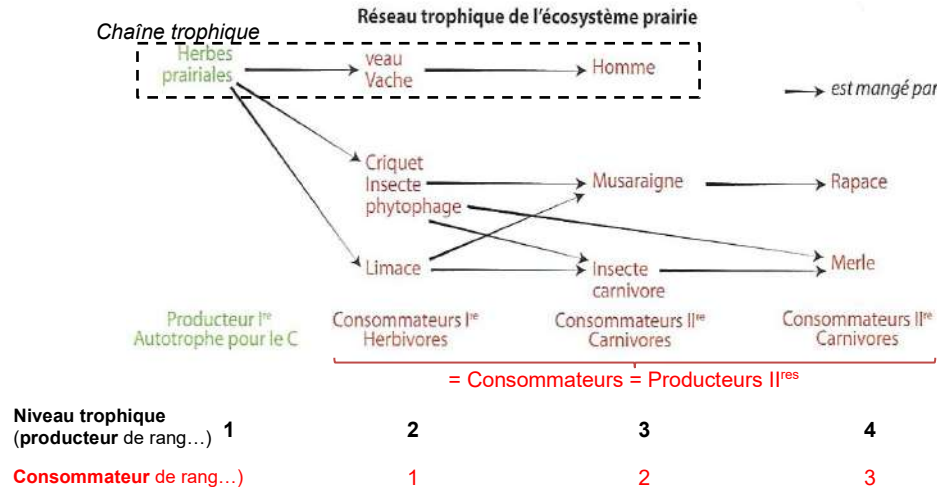
▲ FIGURE 136. **Quelques relations interspécifiques (voire intra-) touchant les Fabacées.**
D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021).

D. Importance écologique et agronomique des Fabacées

1. Des producteurs primaires faisant entrer la matière et l'énergie dans les réseaux trophiques et les écosystèmes

- Les **Fabacées**, comme tous les **organismes photosynthétiques**, sont des **producteurs primaires**, c'est-à-dire des **organismes autotrophes utilisant l'énergie environnementale et de la matière minérale dans la production de leur propre matière organique**. Par opposition, les **producteurs secondaires** ou **consommateurs** sont des **organismes hétérotrophes consommant d'autres organismes pré-existants dans lesquels ils trouvent à la fois leur matière organique et leur énergie environnementale**.
- On appelle **réseau trophique** (figure 137) un **ensemble de chaînes trophiques présentes dans un écosystème ou une partie d'écosystème**. Les chaînes trophiques s'y croisent et sont **interconnectées**, notamment grâce aux **espèces**

polyphages (= *qui consomment de multiples autres espèces et pouvant être situées à des niveaux divers de plusieurs chaînes trophiques*) (figure 135).



(!) Quel que soit son niveau trophique (2, 3, 4...), un **consommateur** est toujours un **producteur secondaire** (il n'existe pas de producteur « tertiaire » ou « quaternaire » malgré les erreurs de certains manuels). On distinguera ensuite les **consommateurs de rang 1** (**consommateurs primaires** = **phytophages**) et les **consommateurs de rang supérieur** (2, 3, 4...) (**consommateurs secondaires** = **carnivores**) (pas de « consommateur tertiaire/quaternaire », on parlera de « consommateur de rang n : d'ordre n »).

▲ FIGURE 137. Quelques relations interspécifiques dans la prairie.

D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017), modifié / corrigé.

- On notera ainsi que les **Fabacées**, comme tous les **producteurs primaires**, sont à la base des **chaînes** et **réseaux trophiques**, assurant **l'entrée de matière et d'énergie inorganiques** dans les **systèmes vivants**, cette matière et énergie désormais **intégrées à la matière organique** circulant ensuite par le biais des **relations de consommation**.

2. Les usages multiples des Fabacées

- Les **Fabacées** ont de **multiples fonctions agronomiques** (voire **industrielles**) et **écosystémiques** :
- On peut citer comme exemples :
 - Des espèces fréquentes dans les **prairies** : **Trèfles** (*Trifolium* spp.), **Luzernes sauvages** (*Medicago* spp.), **Vesces** (*Vicia* spp.), **Lotier** (*Lotus corniculatus*), **Méilots** (*Melilotus* spp.)... Elles ont des **rôles écosystémiques** (= **liées au fonctionnement des écosystèmes et à la biodiversité**) comme
 - la participation au **cycle de l'azote**, les **nodosités** augmentant la quantité d'**azote organique** dans les **écosystèmes** ; la **biomasse des Fabacées qui se décompose ensuite enrichit les sols en azote** : c'est un **engrais vert**.
 - la **décompaction du sol** en lien avec un **important système racinaire** qui peut être très profond (jusqu'à 2 m pour la Luzerne cultivée !)

- l'attraction d'une **biodiversité importante**, comme **bon nombre d'espèces d'Abeilles attirées par les Fabacées** : on dit que ce sont des **plantes mellifères**.

- Des **espèces alimentaires** (pour l'homme ou le bétail) dont est consommée la **graine** :

- Pois** (*Pisum sativum*), **Haricot** (*Phaseolus vulgaris*), **Fève** (*Vicia faba*), **Lentille** (*Lens cunilaris*)... [amidon]
- Arachide** (*Arachis hypogaea*) [huile]...

Le saviez-vous ? Lorsqu'elle pousse, l'Arachide **enterre ses gousses** dans le sol...

- Soja** (*Glycine max*) [huile + protéines]

- Réglisse** (*Glycyrrhiza glabra*) (!) extrait de racines

- Des **espèces fourragères**, alimentant le **bétail** : **tourteaux de Soja**, **Luzernes** (*Medicago* spp., notamment la version cultivée *Medicago sativa*), **Trèfles**, **Vesces**, **Sainfoin**...

(!) Les **Fabacées** étant plus **riches en protéines** que les **autres familles de plantes** (une des conséquences des **nodosités**), leur utilisation assure un **apport azoté** au bétail.

Derrière les **Poacées** (Riz, Blé notamment), les **Fabacées** sont la **deuxième famille d'Angiospermes la plus consommée** dans l'alimentation humaine.

Ses légumes verts

- sont **riches en fibres** et en **fer** (Pois, Haricots verts...)

et ses **légumes secs**,

- quoique **pauvres en vitamines**,

- sont **riches en protéines** : les Fabacées contiennent en moyenne **20-25 % de protéines** (jusqu'à 45 % dans le Soja !) alors que la **viande** n'en contient que **16-25 %**,

- apportent **six des huit acides aminés essentiels** (= **acides aminés non ou insuffisamment synthétisés par l'organisme humain et devant donc être apportés par l'alimentation**),

- ont un **faible indice glycémique**, avec une **partie de leur amidon** difficilement digestible,

- sont **sans gluten**,

- sont donc **largement utilisés** dans les **régimes végétariens** ou **végétaliens**,

- et constituent un outil de choix pour l'**industrie vegan** afin de produire des **produits substitutifs à la viande** dont certains ont des origines ancestrales, notamment dans la **cuisine asiatique** (lait de soja, tofu, tempeh...) alors que d'autres sont très **modernes** (charcuterie **vegan**...).

- Des **espèces ornementales** ou **sauvages** : Mimosas (*Acacia* spp.), Cytise (*Laburnum anagyroides*), Genêt (genres variés), Glycines (*Wisteria* spp.), Robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*), Lupins (*Lupinus* spp.)...

- Des **espèces médicinales** : cosses de Haricots (diurétique), Coronille (cardiotonique)...

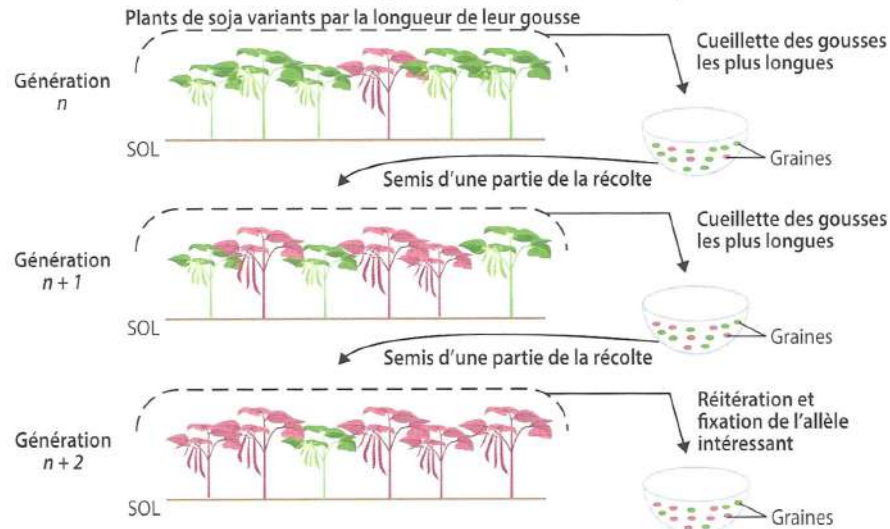
- Des **espèces permettant l'amendement des sols** (grâce aux **nodosités**), les fameux **engrais verts** dont nous parlions : assurant leur **recharge en azote** dans le cadre d'une **rotation des cultures** et pouvant être ensuite donnée en **fourrages** pour le **bétail** : **Luzerne cultivée** (*Medicago sativa*), **Féverole** (*Vicia faba*), **Trèfle cultivé** (plusieurs espèces).

3. Une sélection des variétés intéressantes par l'Homme

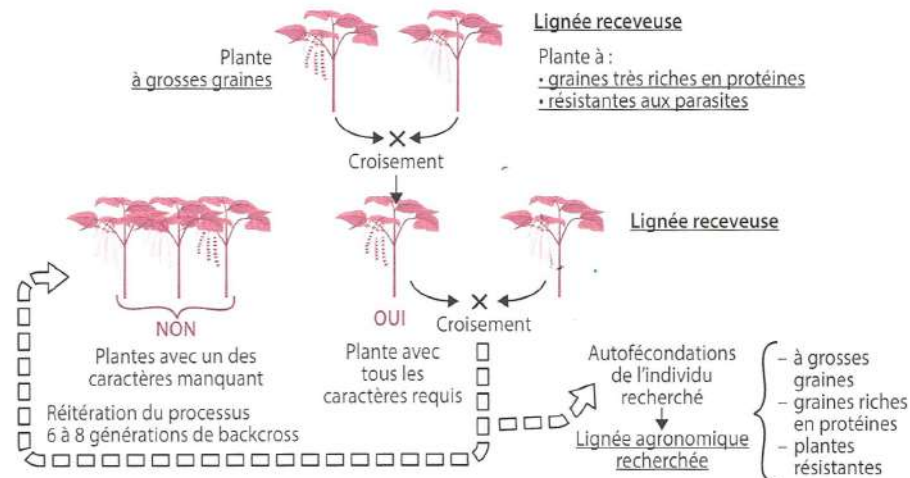
- Dans le cadre principalement de l'alimentation humaine ou animale, l'Homme exerce depuis longtemps une **sélection artificielle** (= **rétenion et reproduction préférentielle, sous l'action humaine, de plants présentant des caractères jugés intéressants**) sur les variétés de **Fabacées**, en se basant sur des **caractères qualitatifs** (résistance aux pathogènes, morphologie rendant aisée la récolte...) ou **quantitatifs** (rendement élevé, production de grosses graines...) d'intérêt.

LA DOMESTICATION DU SOJA DEPUIS 5 À 9 000 ANS (EN ASIE)

Première Fabacée dont le génome a été entièrement séquencé (en 2010)



① **Sélection massale** : sélection de phénotypes individuels dans des populations hétérogènes. Les semences sont récoltées en mélange et en masse, d'où le nom de la méthode.



② **Méthode d'introgression par rétrocroisement (backcross) puis autofécondation.**

③ **Production de plante génétiquement modifiée** : Exemple : le soja transgénique, résistant au glyphosate en 1998 : premier soja tolérant aux herbicides.

▲ **FIGURE 138. Modalités de sélection : l'exemple du Soja.** D'après DAUTEL et al. (2021).

- On peut dire que **certaines Fabacées** (Soja, Arachide, Haricot, Pois, Fèves, Lentilles...) sont des **plantes domestiquées**, c'est-à-dire **issues d'une longue sélection par l'Homme et désormais en (grande) partie dépendantes de l'Homme dans leur survie et leur implantation**.
- On peut distinguer plusieurs types de sélection (figure 138) :

Ces informations peuvent être extrapolées aux espèces animales...

- La **sélection massale** : **croisement entre eux des plants les jugés les plus intéressants et récoltés au sein de populations sauvages ou cultivées, sans suivi généalogique précis**. C'est la méthode historique de sélection qui a donné la plupart des **variétés paysannes**.
- La **sélection par rétrocroisement** (= **croisement d'un individu avec un individu de la génération parentale**) puis **autofécondation** de **plants intéressants**, ce qui permet d'obtenir des **lignées homozygotes** (= pures) en quelques **générations**. C'est la méthode de production des **variétés agronomiques**.

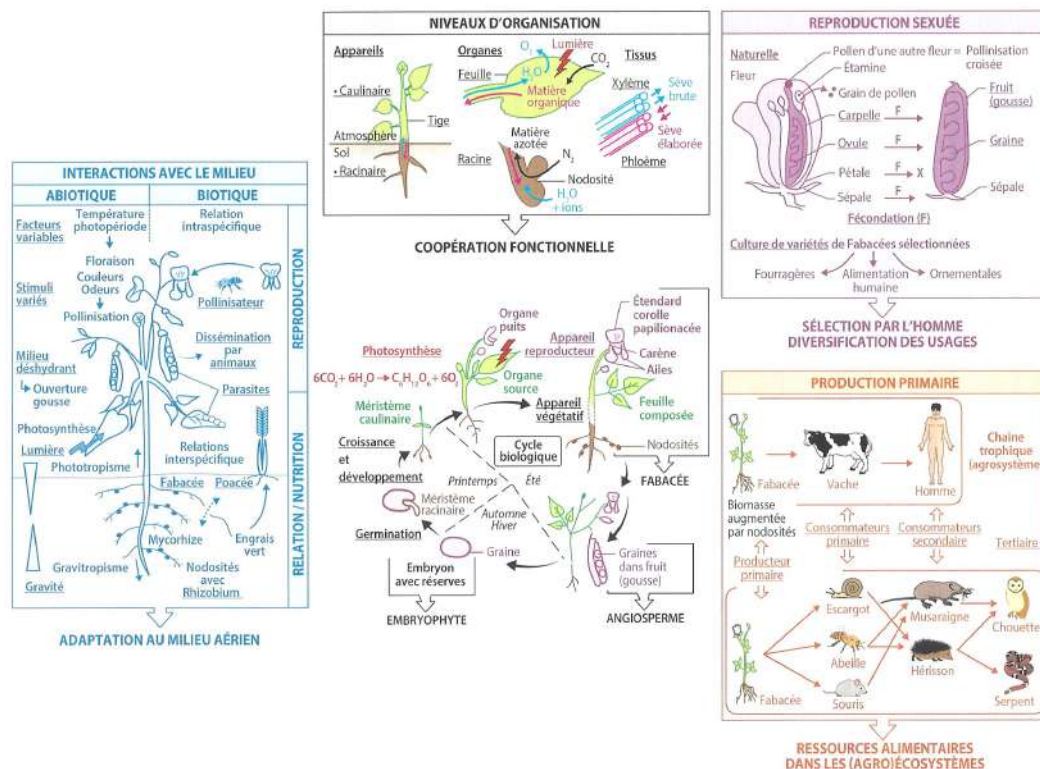
Notons que, parfois, les lignées s'affaiblissent génétiquement et/ou sont **peu résistantes** à divers **parasites** ou **pathogènes**. Il peut alors être utile de les **hybrider** avec d'autres **variétés** de manière à obtenir des **lignées hétérozygotes** – dont on **espère** toutefois qu'elles conserveront les **caractères d'intérêt**. En effet, les **hybrides** (**hétérozygotes pour de nombreux gènes**) sont **généralement plus résistants aux agents néfastes** que les **lignées pures (homozygotes)** : c'est ce qu'on appelle la **vigueur hybride** ou **hétérosis**.

- La **production et sélection d'OGM** (**organismes génétiquement modifiés**) dans lesquels **des gènes d'intérêt** (ex. **résistance à un herbicide**) sont **insérés par génie génétique**.

Bilan (adapté du programme)

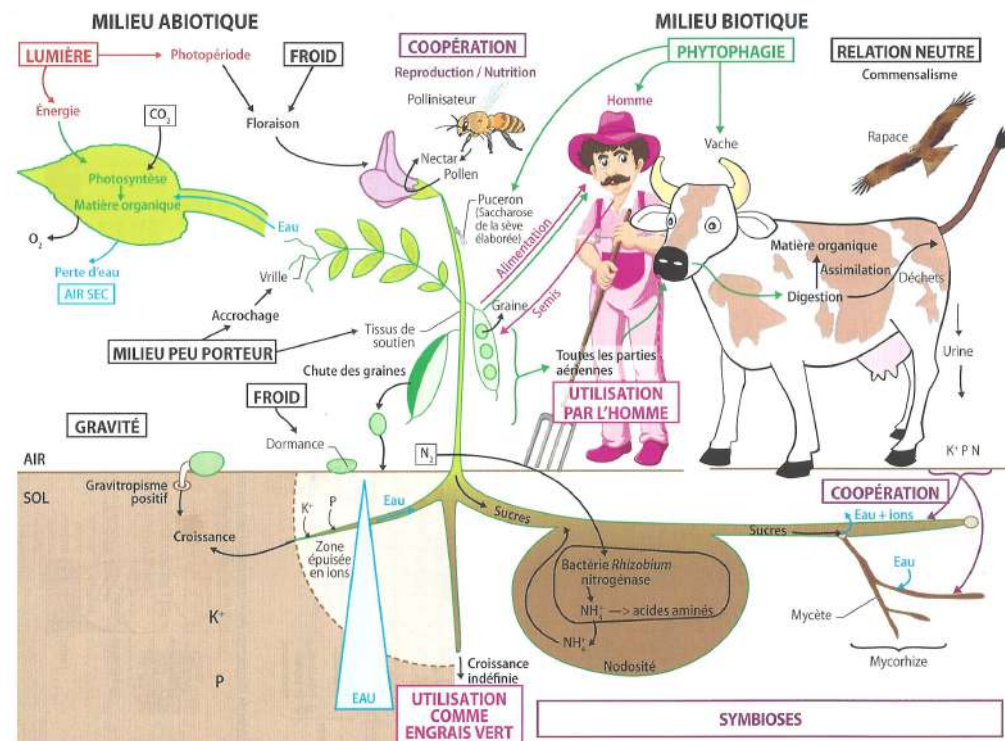
- ✓ L'**organisme** est en **interactions multiples** avec son **environnement abiotique** et **biotique**.
- ✓ L'**appareil végétatif** grandit de façon **indéfinie** à partir de **méristèmes**. Les **facteurs anisotropes** du milieu orientent la **croissance** de l'appareil végétatif.
- ✓ Les **rythmes saisonniers** conditionnent les **différentes étapes du cycle de reproduction** (floraison, pollinisation, fructification, **vie ralentie** des graines). La **plante** est impliquée dans différents systèmes de **relations intra et interspécifiques**. La **symbiose Fabacée** et **bactérie Rhizobium**, fixatrice d'azote dans les **nodosités**, augmente la **biomasse** de la **Fabacée**.
- ✓ Les **végétaux** sont des **producteurs primaires** et constituent des **ressources alimentaires** à la **base des réseaux trophiques**. Leur **importance** dans les **agroécosystèmes** conduit à la **sélection** par l'être humain en relation avec la **diversification des usages**.

Quelques schémas bilans

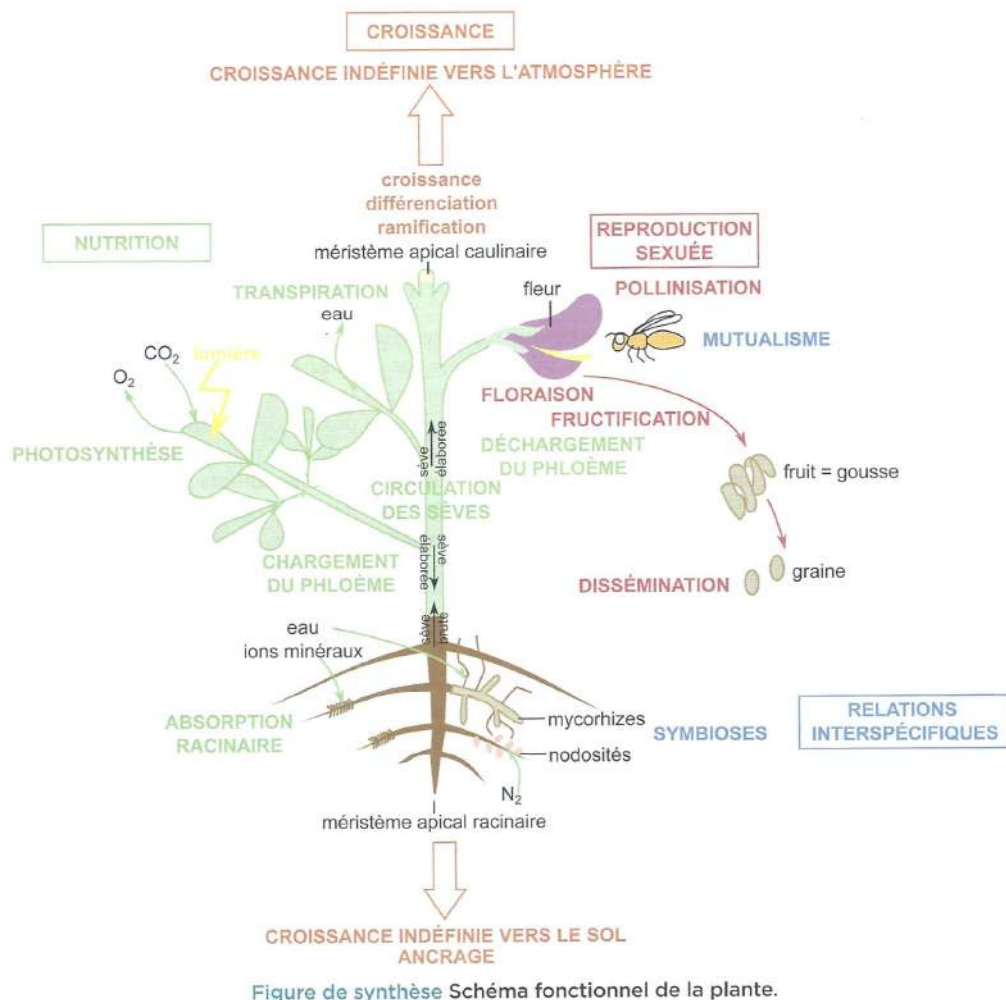


▲ FIGURE 139. Les Fabacées : une vue d'ensemble. D'après DAUTEL et al. (2021).

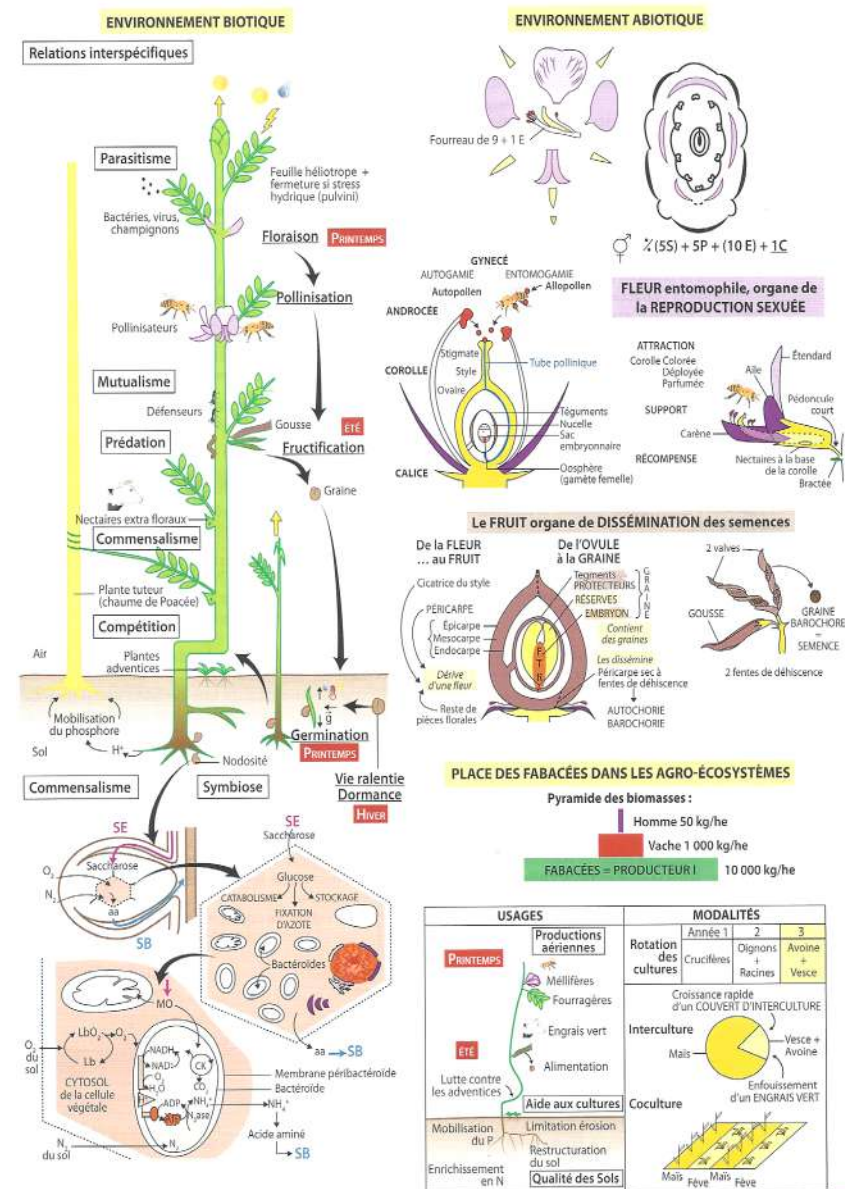
Le réseau trophique proposé est un peu douteux...



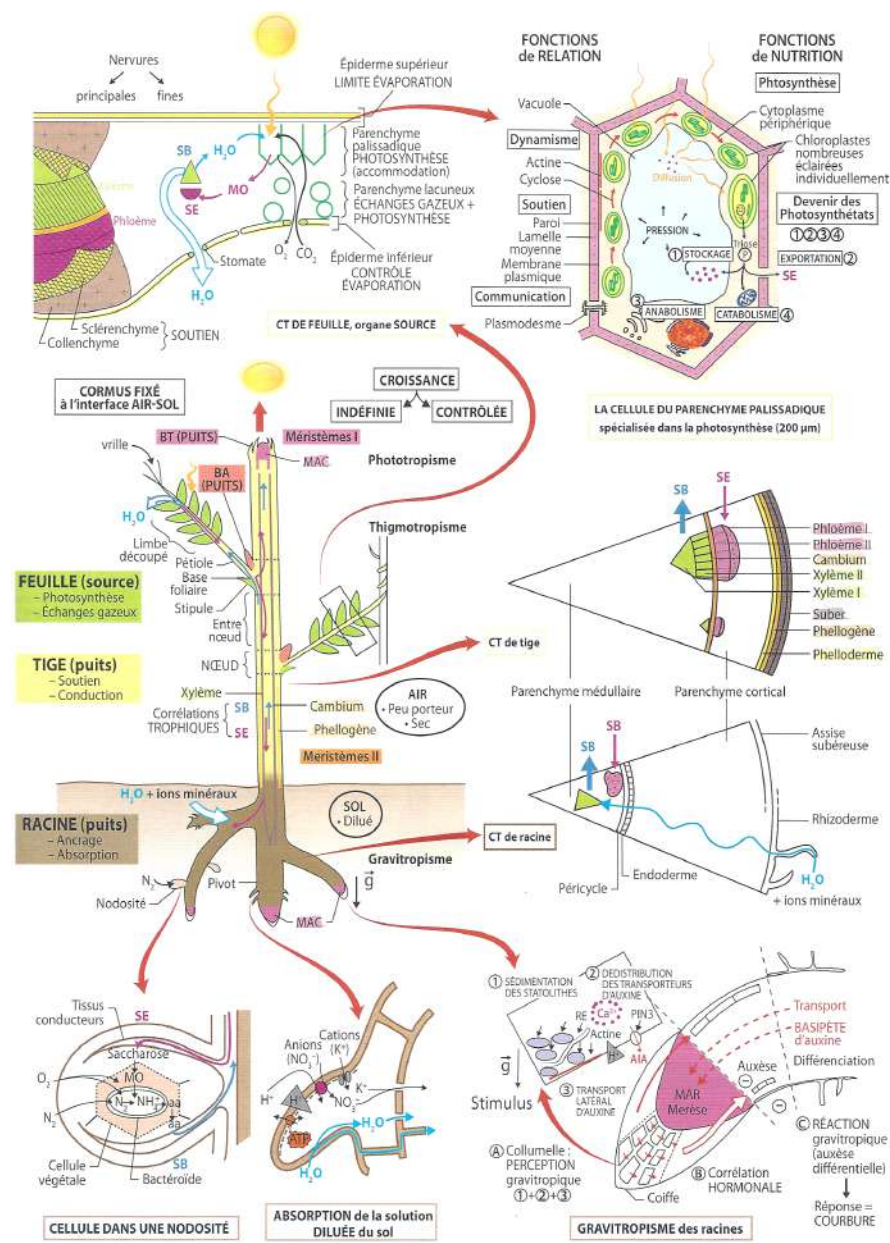
▲ FIGURE 140. La Fabacée, un organisme en lien avec son milieu de vie. D'après DAUTEL et al. (2021).



▲ **FIGURE 141. La Fabacée : schéma fonctionnel.** D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

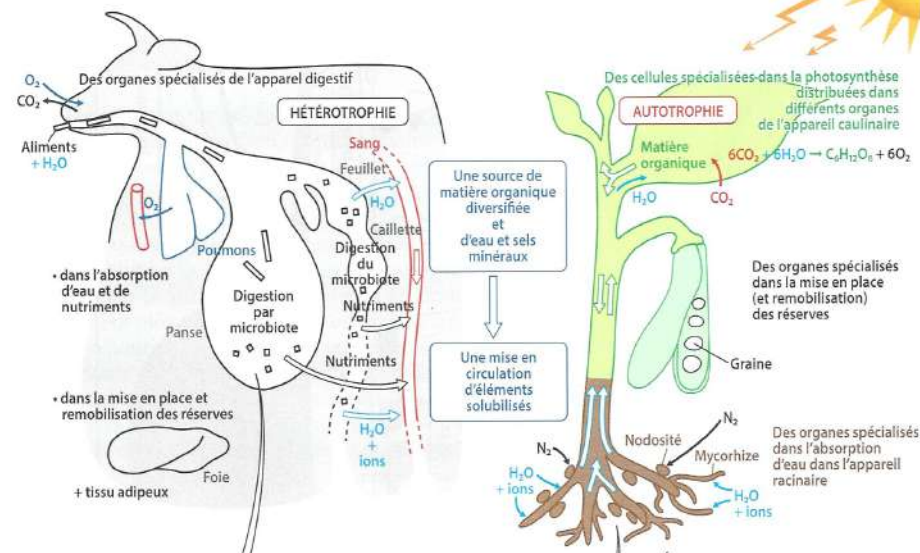


▲ **FIGURE 142. L'environnement des Fabacées.** D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

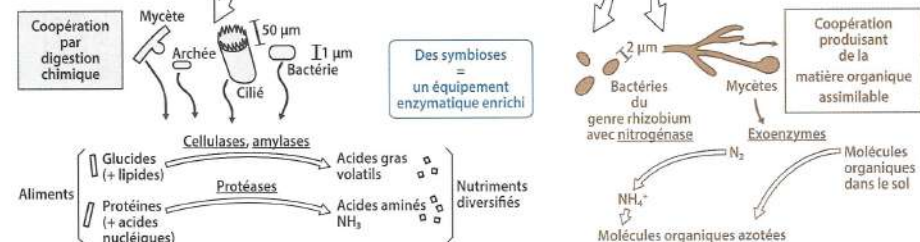


▲ **FIGURE 144. Les Fabacées, des autotrophes fixés à l'interface sol-atmosphère.**
D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

① Les lieux d'approvisionnement des organismes en éléments nutritifs



② La participation des microorganismes à la fonction de nutrition des organismes pluricellulaires



③ Les voies de distribution des nutriments au sein des organismes pluricellulaires



▲ FIGURE 145. Les corrélations trophiques au sein des organismes pluricellulaires : comparaison Vache / Fabacée. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration des concepts importants**. Vous pouvez en recopier les grandes lignes ou annexer le plan du polycopié directement.

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

• **Arbre phylogénétique** des **Angiospermes** + quelques **caractères** associés (tableau)

• Caractères '**dicotylédones**' vs. **Monocotylédones**

• **Morphologie** d'une Angiosperme

• Zonation de la **racine**

• **Phytomères**

• **Fleur**

• De la **fleur** au **fruit**

• **Schémas morphologiques** : fleurs variées, placentation, inflorescences, fruits, etc. ... au moins en visuel

• Tableau des **fruits**

• Types de **graines**

• **Ports végétaux** principaux

• **Cellule méristématique**

• **Cellule cambiale**

• **Épiderme**

• **Rhizoderme** (et assise subéreuse)

• **CT feuille**

• **Complexe phloémien** ; schéma basique de **xylème**

• **Appareil végétatif** de Fabacée et ses caractéristiques

• **Fleur papilionacée** de Fabacée et ses caractéristiques

• **Fruit (gousse)** de Fabacée et ses caractéristiques ; sa graine exalbuminée

• Tableaux des **adaptations à la vie fixée** en milieu aérien

• **Chloroplaste**

• **Photosynthèse basique** et son équation

• Flux dans une **cellule chlorophyllienne**

• **Dichotomie jour-nuit** dans une **cellule chlorophyllienne**

• **Mycorhizes** : endo- / eco- et les flux de matière en leur sein

• **Nodosités** : cellule infectée et les flux de matière en leur sein

• **Transfert radial** de l'eau et des ions

• **EGR / EGP** : lenticelle, stomate...

• **Schéma fonctionnel d'ensemble** de la plante

• **Cycle de reproduction** d'une Fabacée

• **Grain de pollen** et sa **germination**

- [° Croissance du **tube pollinique**]
- ° **Sac embryonnaire** et la **double fécondation**
- [° **Pollinisation**] (!) Adaptation à l'**entomophilie**
- [° Types de **germination**]
- ° Localisation des **méristèmes** et leur **organisation simple** (bourgeon, MAC, MAR)
- ° Schéma d'ensemble des **tropismes**
- ° **Saisonnalité** du **cycle de vie**
- [Transition **source-puits**]
- ° **Relations interspécifiques**
- [° **Réseau trophique**]
- ° **Sélection artificielle**

Vous devez en outre **savoir / pouvoir** :

- ° interpréter et identifier des appareils végétatifs et reproducteurs classique de plantes herbacées ou ligneuses (voir TP G sur les fleurs)
- ° connaître quelques expériences : SACHS, ROZÈNE, rhizosphère vs. mycorrhizosphère, manipulations sur les tropismes (quelques unes au choix)...

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Flammarion, Paris. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Première édition américaine 1983 (1986 1^{re} édition française).
- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2008). *Molecular Biology of the Cell. Fifth Edition*. 1st edition 1983. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, D. MORGAN, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2015). *Molecular Biology of the Cell. Sixth Edition*. 1st edition 1983. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- ALBERTS, B., D. BRAY, K. HOPKIN, A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2015). *Essential Cell Biology. Fourth Edition*. 1st edition 1998. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir.). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES*. 2^e édition (1^{re} édition 2012), Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- CALLÉN, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1999).
- CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations*. Doin, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1962).
- CAMEFORT, H. & H. BOUÉ (1980). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Bryophytes. Ptéridophytes. Spermatophytes*. Doin, Paris.
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^{re} édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERMAN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e édition).
- DAUTEL, O. (dir.), A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1^{re} année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), C. BORDI, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2^e année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, M. QUERTINIEZ, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2021). *Prépas scientifiques BCPST 1^{re} année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DENÉUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÉUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1^{re} année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÉUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DUCREUX, G. (2002). *Introduction à la botanique*. Belin, Paris.
- DUHOUX, É. & M. NICOLE (2004). *Biologie végétale. Associations et interactions chez les plantes*. Dunod, Paris.
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- GUIGNARD, J.-L. & F. DUPONT (2004). *Botanique. Systématique moléculaire*. Masson, Issy-les-Moulineaux (92), 13^e édition (1^{re} édition 1974).
- KLEIMAN, C. (2001). *La reproduction des Angiospermes*. Belin, Paris.
- LABERCHE, J.-C. (2004). *Biologie végétale*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1999).
- LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse*. Ellipses, Paris.
- LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES*. Dunod, Paris.
- LELIÈVRE, É., J. DENÉUD, J. ROQUES, É. HAMARD-PÉRON & M. AIRAUD (2018). *Biologie*. Dunod, Paris.
- MADIGAN, M. & J. MARTINKO (2007). *BROCK. Biologie des micro-organismes*. Pearson Education France, Paris, 11^e édition américaine (2006) traduite sous la dir. de D. PRIEUR.
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2004).
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2019). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2004).
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLÉN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.) (1997). *Assimilation de l'azote chez les plantes*. INRA, Versailles.
- MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.), F. MOREAU, R. PRAT, C. MAUREL & H. SENTENAC (2009). *Biologie végétale. Nutrition et métabolisme*. Dunod, Paris.

PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, L. BOUGEOIS, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J. DÉMARET-NICOLAS, A. EMOND, S. MAURY, O. MONNIER, T. SOUBAYA, A. VERGNAUD & A. WOEHRLÉ (2021). *Biologie-Géologie BCPST 1. Tout-en-un*. Dunod, Malakoff (F).

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^{re} édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG & C. VAN DER REST (2017). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 4^e édition (1^{re} édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2018). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).

PREVOT, C., S. REBULARD (dir.), G. BARTHOLE, C. BORDONADO, R. CADET, S. FRAYON, R. SEYED, É. TREHIOU, M. TREIBER, I. VELTZ & H. CONGE (2020). *SVT 1^{re} Enseignement de spécialité*. Belin, Paris.

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007a). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.

RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHORN (2007b). *Biologie végétale*. De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7^e édition américaine par J. BOUHARMONT, révision C. EVRARD.

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, K. A. MASON, J. B. LOSOS & T. DUNCAN (2020). *Biologie*. 5^e édition. Trad. Pierre L. MASSON & C. VAN HOVE. De Boeck, Bruxelles.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2010).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCÉ (2017). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris.

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIÈRE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2017).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1^{re} année*. Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.

THOMAS, R., D. BUSTI & M. MAILLARD (2016). *Petite flore de France. Belgique, Luxembourg, Suisse*. Belin, Paris.

TURLAND, N. J., J. H. WIERSEMA (dir.) (2017, 2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)*. Koeltz Botanical Books, Oberreifenberg (D). OU <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>

VIGNAIS, P. (2001). *La Biologie des origines à nos jours. Une Histoire des idées et des hommes*. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.

VIGNAIS, P. (2006). *Science expérimentale et connaissance du Vivant. La Méthode et les concepts*. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.

VINCENT, P. (1962). *Sciences naturelles. Classe de 1^{re}M'*. Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1964). *Sciences naturelles. Classe de 2^eM'*. Vuibert, Paris.

VOISIN, A.-S., P. CELLIER & M.-H. JEUFFOY (2015). Fonctionnement de la symbiose fixatrice de N₂ des légumineuses à graines : impacts agronomiques et environnementaux. *Innovations agronomiques*, **43** : 139-160.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	1
I. Un organisme vivant dont l'organisation permet la vie fixée en milieu aérien	5
A. Un être vivant (= organisme vivant) réalisant des grandes familles de fonctions	5
1. Une tentative de la notion d'être vivant	5
2. La cellule (ici eucaryote) comme unité fondamentale	5
3. Des niveaux d'organisation	5
a. Les niveaux de base	5
b. Les niveaux écologiques	5
4. Un système thermodynamique ouvert, c'est-à-dire qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement	6
a. Activité, variabilité et stabilité des systèmes biologiques	6
b. Le métabolisme	6
5. L'unité physiologique : les grandes fonctions du vivant	6
a. Les fonctions de relation	7
b. Les fonctions de nutrition	7
c. Les fonctions de reproduction	7
B. Un organisme que l'on peut placer dans la classification	7
1. Un organisme pluricellulaire autotrophe : discussion de la notion de « plante » et de « végétal » (et de « champignon », en passant)	7
a. Notion de « végétal »	7
b. Notion de « plante »	8
c. Notion de « champignon » (= « mycète »)	8
2. Un organisme dans la classification phylogénétique actuelle	8
a. Une Angiosperme (embranchement = division au sens botanique) [Eucaryotes : Archéoplastides : Chlorobiontes : Embryophytes : Trachéophytes : Spermatophytes]	8
b. Une Eudicotylédone (classe) dans la classification APG	10
C. Une organisation en lien avec la vie fixée : morpho-anatomie générale des Angiospermes	11
1. Un organisme ancré dans le substrat par un appareil souterrain assurant aussi le prélèvement de la solution du sol : l'appareil racinaire	11
a. Notion d'appareil racinaire et de racines	11
b. Appareil fasciculé vs. pivotant	12
c. La zonation fondamentale de l'appareil racinaire	12
2. Un organisme dont une partie se trouve en dehors du sol et où se déroule notamment la photosynthèse et la reproduction : l'appareil aérien	12
a. Notions d'appareil aérien et d'appareil caulinaire	12
b. La présence d'organes végétatifs : tige, feuilles et bourgeons	12
c. Une organisation fondamentale en unités répétitives : les phytomères ou modules	13
d. La présence d'organes reproducteurs : fleurs puis fruits (incl. graines)	13
3. Les grands types de ports et la possibilité d'une lignification de l'appareil végétatif	21
D. Les grands types de tissus chez les Angiospermes	22
1. Préambule : plusieurs façons de catégoriser les tissus végétaux	22
a. Deux classifications fonctionnelles	22
α. Des tissus végétatifs, méristématiques et reproducteurs	22
β. Des tissus de revêtement, de remplissage (aux fonctions variées), de conduction et de soutien	22
b. Une classification génétique : les tissus primaires et les tissus secondaires	23
α. Méristèmes primaires et tissus primaires	23
β. Méristèmes secondaires et tissus secondaires	23
γ. La filiation des méristèmes et l'existence de méristèmes néoformés	24
2. Les tissus primaires de revêtement	24
a. Les épidermes	24
b. Le rhizoderme et les couches subérisées qui en dérivent	24
3. Les parenchymes primaires, des tissus de remplissage	25
a. Localisations principales dans les organes de structure primaire	25
b. Principaux types fonctionnels	26
4. Collenchyme et sclérenchyme, des tissus primaires de soutien	26

a. Le collenchyme	26	2. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein des chloroplastes : la photosynthèse en C3	47
b. Le sclérenchyme	26	a. La photosynthèse, une réduction du CO ₂ en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes	47
5. Xylème I et phloème I, des tissus conducteurs primaires	27	b. Une réaction qui suppose un couplage entre deux phases	48
a. Cytologie du xylème primaire	28	α. La phase photochimique : une conversion d'énergie lumineuse en pouvoir réducteur (NAPH, H ⁺) et en ATP	48
b. Cytologie du phloème primaire	28	β. La phase chimique : une utilisation de l'ATP et une oxydation du pouvoir réducteur permettant l'incorporation de carbone inorganique	48
c. Origine et mise en place des tissus conducteurs	29	3. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière	49
α. Origine des tissus conducteurs primaires	29	4. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et de petits acides aminés	50
β. Différenciation des tissus conducteurs primaires	29	D. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisées	50
6. Endoderme et péricycle, tissus d'interface interne	29	1. Des surfaces importantes, fines, aux gradients importants et limitant la déshydratation	50
a. L'endoderme, assise la plus profonde de l'écorce des racines	29	a. Une optimisation des paramètres de la loi de FICK	50
b. Le péricycle, première assise du cylindre central (ou stèle) des racines	30	b. Le milieu aérien, un environnement desséchant	50
7. Quelques données sur les tissus secondaires	30	2. La captation de la lumière : un processus permis par les parties chlorophylliennes et notamment optimisé au niveau du limbe foliaire	50
a. Cambium libéro-ligneux et phellogène, des méristèmes secondaires (= assises génératrices)	30	a. À l'échelle de l'organe : le limbe foliaire, organe aplati et fin favorisant la captation de lumière	50
α. Le cambium libéro-ligneux, assise générant les tissus conducteurs secondaires	30	b. À l'échelle du tissu : le limbe foliaire, un organe riche en parenchyme chlorophyllien	51
β. Le phellogène ou assise subéro-phellodermique, assise générant les tissus protecteurs secondaires (périderme)	31	c. À l'échelle de la cellule, de l'organite et des molécules : des cellules dont les chloroplastes présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs	52
b. Xylème II et phloème II, des tissus conducteurs secondaires	31	3. Le prélèvement de la solution hydrominérale du sol : un processus permis par le système racinaire	52
α. Le xylème secondaire ou bois, un ensemble	31	a. Les zones de prélèvement de la solution hydrominérale chez les Angiospermes : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes	52
i. Constitution cellulaire	31	α. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants	52
ii. Une organisation en anneaux concentriques laissant apparaître un bois initial et un bois final	31	i. Un tissu présentant une importante surface d'absorption	52
iii. La présence de rayons ligneux (un parenchyme secondaire de réserve)	32	ii. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de ROSENE (1930)	52
iv. Un bois de cœur ancien (duramen) et un bois tendre fonctionnel (aubier) dans les troncs ou racines secondaires âgés	32	β. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption	53
β. Le phloème secondaire ou liber	33	i. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique	53
γ. La notion de pachyte continu ou discontinu	33	ii. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes	53
c. Phelloderme et suber (= liège), des tissus secondaires de revêtement formant le périderme	34	iii. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre... quoique	Erreur ! Signet non défini.
E. Caractères morpho-anatomiques principaux et diversité des Fabacées	34	iv. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire [limite programme]	54
1. Un appareil végétatif herbacé ou ligneux	34	v. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque	55
a. Un appareil racinaire plutôt pivotant, mycorhizé et pouvant présenter des nodosités	34	vi. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizosphère vs. mycorhizosphère)	56
b. Un port herbacé ou ligneux	35	b. Les nodosités, une symbiose particulière des racines Fabacées	56
c. Une tige cylindrique, parfois ailée	35	α. Une association <i>Rhizobium</i> -Fabacée qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie	56
d. Des feuilles à nervures ramifiées, souvent composées, souvent à stipules, parfois vrillées	35	β. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]	57
2. Un appareil reproducteur (s. l.) caractéristique	37	γ. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]	59
a. Une fleur papilionacée, à pollinisation entomophile (= entomogame), et une inflorescence en grappe	37	δ. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux	59
b. La gousse, un fruit typique renfermant des graines exalbuminées riches en réserves à dissémination typiquement barochore	38	i. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires	61
α. Le fruit	38	ii. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée	61
β. Les graines	40	iii. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée	61
3. Un aperçu de la diversité	41	ε. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu	61
α. Considérations taxonomiques	41	ζ. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales [pour information]	62
β. Quelques exemples d'espèces représentatives	41	η. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation [pour information]	63
II. Un organisme vivant dont le fonctionnement permet l'autotrophie et la vie fixée en milieu aérien	43	c. Un transfert radial symplasmique (incl. transcellulaire) et apoplasmique des substances absorbées jusqu'à la sève brute du xylème racinaire	64
A. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes : un panorama	43	α. Un transfert radial passif à la fois apoplasmique et symplasmique (voire « transcellulaire ») de l'eau et des ions	64
1. Un organisme fixé qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement et la métabolise : les fonctions de nutrition (au sens large)	43	β. La présence d'un cadre de CASPARY, barrière endodermique qui impose une entrée symplasmique dans le cylindre central	64
2. Un organisme fixé qui interagit avec son environnement et le perçoit : les fonctions de relation (au sens large)	43	γ. Bilan : la formation de la sève brute et la charge du xylème	65
3. Un organisme fixé qui produit de nouveaux individus et se développe : les fonctions de reproduction (au sens large)	45		
B. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé : les besoins inorganiques des plantes	45		
1. L'eau, constituant majeur des cellules et moteur de la circulation des sèves	46		
2. Les ions minéraux (dont les nitrates, principale substance azotée assimilable), composants des cellules et de molécules variées	46		
3. Le dioxygène, composant nécessaire à la respiration cellulaire	46		
4. Le dioxyde de carbone, composant incorporé par photosynthèse à la matière organique	47		
C. Les Fabacées, organismes fixes dont l'autotrophie est permise par la photosynthèse	47		
1. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules	47		

4. Les échanges gazeux respiratoires (EGR) ou photosynthétiques (EGP) et la transpiration foliaire : des échanges ayant lieu au niveau des racines, des stomates ou des amincissements du périderme (lenticelles, rhytidome)	65	b. Des étapes dépendantes de paramètres environnementaux saisonniers, notamment la photopériode et/ou la température	89
a. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme (Fabacées ligneuses) : des EGR empruntant surtout les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome	65	c. Une transition sources-puits au cours du cycle	90
b. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates (EGR, transpiration)	65	d. Un rôle de la disponibilité saisonnière des ressources	90
c. Dans les racines primaires : des EGR par diffusion des gaz au travers du rhizoderme ou de l'assise subéreuse	66	e. Un rôle des interactions interspécifiques dans ce développement et ce cycle de vie	90
E. Des flux de sève assurant la mise en mouvement et la distribution de la matière minérale et organique	66	C. Relations des Fabacées avec les autres organismes	90
1. Un flux unidirectionnel ascendant d'eau, d'azote et d'ions variés de la racine vers les parties aériennes : la circulation xylémienne de la sève brute	66	1. L'existence de relations intraspécifiques, surtout une compétition pour les ressources et la reproduction sexuée	90
2. Un flux polarisé (pouvant être multidirectionnel) de photoassimilats des organes-sources photosynthétiques vers les organes-puits hétérotrophes : la circulation phloémienne de la sève élaborée	66	2. L'existence de relations interspécifiques variées	91
F. Bilan centré sur les fonctions de nutrition : surfaces d'échanges, circulation des sèves et corrélations trophiques chez la Fabacée	66	D. Importance écologique et agronomique des Fabacées	91
		1. Des producteurs primaires faisant entrer la matière et l'énergie dans les réseaux trophiques et les écosystèmes	91
		2. Les usages multiples des Fabacées	92
		3. Une sélection des variétés intéressantes par l'Homme	92
III. Un organisme vivant interagissant avec son environnement abiotique et biologique	68	Quelques schémas bilans	94
A. Adaptation des Fabacées à la vie (fixée) en milieu aérien	68	Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	97
B. Reproduction et développement des Fabacées : deux fonctions en lien avec les agents environnementaux	68	Références	98
1. Une reproduction assurant la production de nouveaux individus et la colonisation du milieu	68	Plan du chapitre	99
a. Préalable : vue d'ensemble sur la reproduction chez les Angiospermes	68	Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)	102
b. La pollinisation : un déplacement passif du pollen jusqu'au stigmate par un agent environnemental (un Insecte dans le cas des Fabacées)	71	Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)	103
c. La dissémination : un déplacement passif des semences par un agent environnemental (surtout la gravité dans le cas des Fabacées)	71		
2. Un développement indéfini en partie guidée par des facteurs environnementaux	72		
a. Un développement indéfini reposant sur la multiplication des cellules (mérèse), leur élongation (auxèse) et leur spécialisation structure et fonctionnelle (différenciation)	73		
b. Un développement localisé au niveau de zones de division et de croissance : le cas des méristèmes primaires apicaux (MAC, MAR)	73		
c. Un épaissement et un soutien des plantes ligneuses permis par les méristèmes secondaires	75		
d. Une réponse de croissance à l'anisotropie du milieu : les tropismes et nasties	75		
α. En guise d'introduction : un panorama des « mouvements » végétaux dont un certain nombre est représenté chez les Fabacées	76		
β. Étude expérimentale et théorique du phototropisme positif de la tige	78		
i. Le phototropisme, une réponse à une répartition anisotrope de l'éclairement	79		
ii. Le phototropisme, un processus supposant une courbure due à une auxèse différentielle des deux côtés d'une tige	79		
iii. Le phototropisme, un processus supposant la captation de l'anisotropie de lumière au niveau apical (méristématique)	79		
iv. Le phototropisme, un processus médié par l'auxine	80		
v. Le phototropisme, un processus impliquant une modification de la répartition de l'auxine et donc un transport latéral de l'auxine	80		
vi. Le phototropisme, un processus supposant une détection de radiations bleues [par les phototropines] (limite programme)	81		
vii. Bilan : modèle simple de fonctionnement de la courbure phototropique	82		
y. Étude expérimentale et théorique du gravitropisme (= géotropisme)	82		
i. Mise en évidence du gravitropisme et du rôle de l'apex racinaire dans sa perception	82		
ii. Une perception du champ de pesanteur par la columelle (coiffe racinaire) ou le parenchyme caulinaire	83		
iii. Une courbure permise par la répartition différentielle de l'auxine qui induit une élongation différentielle des cellules entre côtés de la plante	84		
δ. Bilan sur les tropismes (gravitropisme, phototropisme)	85		
3. Une inscription du cycle de vie dans le cycle des saisons avec détection des paramètres de l'environnement abiotique (photopériode, température...) et impact des interactions interspécifiques	87		
a. Un cycle de vie en plusieurs étapes : germination, croissance végétative, floraison, pollinisation, fructification, dissémination, vie ralentie des graines ou des jeunes plants	88		

Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	1
I. Un organisme vivant dont l'organisation permet la vie fixée en milieu aérien	5
A. Un être vivant (= organisme vivant) réalisant des grandes familles de fonctions	5
1. Une tentative de la notion d'être vivant	5
2. La cellule (ici eucaryote) comme unité fondamentale	5
3. Des niveaux d'organisation	5
4. Un système thermodynamique ouvert, c'est-à-dire qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement	6
5. L'unité physiologique : les grandes fonctions du vivant	6
B. Un organisme que l'on peut placer dans la classification	7
1. Un organisme pluricellulaire autotrophe : discussion de la notion de « plante » et de « végétal » (et de « champignon », en passant)	7
2. Un organisme dans la classification phylogénétique actuelle	8
C. Une organisation en lien avec la vie fixée : morpho-anatomie générale des Angiospermes	11
1. Un organisme ancré dans le substrat par un appareil souterrain assurant aussi le prélèvement de la solution du sol : l'appareil racinaire	11
2. Un organisme dont une partie se trouve en dehors du sol et où se déroule notamment la photosynthèse et la reproduction : l'appareil aérien	12
3. Les grands types de ports et la possibilité d'une lignification de l'appareil végétatif	21
D. Les grands types de tissus chez les Angiospermes	22
1. Préambule : plusieurs façons de catégoriser les tissus végétaux	22
2. Les tissus primaires de revêtement	24
3. Les parenchymes primaires, des tissus de remplissage	25
4. Collenchyme et sclérenchyme, des tissus primaires de soutien	26
5. Xylème I et phloème I, des tissus conducteurs primaires	27
6. Endoderme et péricycle, tissus d'interface interne	29
7. Quelques données sur les tissus secondaires	30
E. Caractères morpho-anatomiques principaux et diversité des Fabacées	34
1. Un appareil végétatif herbacé ou ligneux	34
2. Un appareil reproducteur (s. l.) caractéristique	37
3. Un aperçu de la diversité	41
II. Un organisme vivant dont le fonctionnement permet l'autotrophie et la vie fixée en milieu aérien	43
A. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes : un panorama	43
1. Un organisme fixé qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement et la métabolise : les fonctions de nutrition (au sens large)	43
2. Un organisme fixé qui interagit avec son environnement et le perçoit : les fonctions de relation (au sens large)	43
3. Un organisme fixé qui produit de nouveaux individus et se développe : les fonctions de reproduction (au sens large)	45
B. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé : les besoins inorganiques des plantes	45
1. L'eau, constituant majeur des cellules et moteur de la circulation des sèves	46
2. Les ions minéraux (dont les nitrates, principale substance azotée assimilable), composants des cellules et de molécules variées	46
3. Le dioxygène, composant nécessaire à la respiration cellulaire	46
4. Le dioxyde de carbone, composant incorporé par photosynthèse à la matière organique	47
C. Les Fabacées, organismes fixes dont l'autotrophie est permise par la photosynthèse	47
1. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules	47

2. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein des chloroplastes : la photosynthèse en C3	47
3. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière	49
4. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et de petits acides aminés	50
D. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisées	50
1. Des surfaces importantes, fines, aux gradients importants et limitant la déshydratation	50
2. La captation de la lumière : un processus permis par les parties chlorophylliennes et notamment optimisé au niveau du limbe foliaire	50
3. Le prélèvement de la solution hydrominérale du sol : un processus permis par le système racinaire	52
4. Les échanges gazeux respiratoires (EGR) ou photosynthétiques (EGP) et la transpiration foliaire : des échanges ayant lieu au niveau des racines, des stomates ou des amincissements du périderme (lenticelles, rhytidome)	65
E. Des flux de sève assurant la mise en mouvement et la distribution de la matière minérale et organique	66
1. Un flux unidirectionnel ascendant d'eau, d'azote et d'ions variés de la racine vers les parties aériennes : la circulation xylémienne de la sève brute	66
2. Un flux polarisé (pouvant être multidirectionnel) de photoassimilats des organes-sources photosynthétiques vers les organes-puits hétérotrophes : la circulation phloémienne de la sève élaborée	66
F. Bilan centré sur les fonctions de nutrition : surfaces d'échanges, circulation des sèves et corrélations trophiques chez la Fabacée	66
III. Un organisme vivant interagissant avec son environnement abiotique et biologique	68
A. Adaptation des Fabacées à la vie (fixée) en milieu aérien	68
B. Reproduction et développement des Fabacées : deux fonctions en lien avec les agents environnementaux	68
1. Une reproduction assurant la production de nouveaux individus et la colonisation du milieu	68
2. Un développement indéfini en partie guidée par des facteurs environnementaux	72
3. Une inscription du cycle de vie dans le cycle des saisons avec détection des paramètres de l'environnement abiotique (photopériode, température...) et impact des interactions interspécifiques	87
C. Relations des Fabacées avec les autres organismes	90
1. L'existence de relations intraspécifiques, surtout une compétition pour les ressources et la reproduction sexuée	90
2. L'existence de relations interspécifiques variées	91
D. Importance écologique et agronomique des Fabacées	91
1. Des producteurs primaires faisant entrer la matière et l'énergie dans les réseaux trophiques et les écosystèmes	91
2. Les usages multiples des Fabacées	92
3. Une sélection des variétés intéressantes par l'Homme	92

Quelques schémas bilans	94
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	97
Références	98
Plan du chapitre	99
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)	102
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)	103

Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	1
I. Un organisme vivant dont l'organisation permet la vie fixée en milieu aérien	5
A. Un être vivant (= organisme vivant) réalisant des grandes familles de fonctions	5
B. Un organisme que l'on peut placer dans la classification	7
C. Une organisation en lien avec la vie fixée : morpho-anatomie générale des Angiospermes	11
D. Les grands types de tissus chez les Angiospermes	22
E. Caractères morpho-anatomiques principaux et diversité des Fabacées	34
II. Un organisme vivant dont le fonctionnement permet l'autotrophie et la vie fixée en milieu aérien	43
A. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes : un panorama	43
B. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé : les besoins inorganiques des plantes	45
C. Les Fabacées, organismes fixes dont l'autotrophie est permise par la photosynthèse	47
D. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisées	50
E. Des flux de sève assurant la mise en mouvement et la distribution de la matière minérale et organique	66
F. Bilan centré sur les fonctions de nutrition : surfaces d'échanges, circulation des sèves et corrélations trophiques chez la Fabacée	66
III. Un organisme vivant interagissant avec son environnement abiotique et biologique	68
A. Adaptation des Fabacées à la vie (fixée) en milieu aérien	68
B. Reproduction et développement des Fabacées : deux fonctions en lien avec les agents environnementaux	68
C. Relations des Fabacées avec les autres organismes	90
D. Importance écologique et agronomique des Fabacées	91
Quelques schémas bilans	94
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	97
Références	98
Plan du chapitre	99
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)	102
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)	103

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.

Document produit en octobre 2021 • Dernière actualisation : février 2026.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Adresse de téléchargement : <https://www.svt-tanguy-jean.com/>



Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.