

BIOLOGIE VÉGÉTALE

Jean-Claude Laberche

Professeur des universités à l'IUT d'Amiens

3^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : © Adobe Stock - c11yg

© Dunod, 1999, 2004, 2010, 2020 pour la nouvelle présentation
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com

ISBN 978-2-10-081602-6

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos de la troisième édition	IX
Introduction. Qu'est-ce qu'un végétal ?	1
Chapitre 1 • Les cheminements de la connaissance en biologie végétale	3
1.1 L'acquisition des connaissances biologiques	3
1.2 Les théories de l'évolution et la biologie végétale	8
1.2.1 Le fixisme d'Aristote	8
1.2.2 Le transformisme de Lamarck et de Darwin	9
Chapitre 2 • Savoir décrire un végétal	12
2.1 La description d'une plante à cormus	13
2.1.1 La tige et l'appareil caulinair	14
2.1.2 La feuille	20
2.1.3 La racine et l'appareil racinaire	22
2.1.4 La fleur	23
2.1.5 Les inflorescences	29
2.1.6 Les graines	31
2.1.7 Les fruits	34
2.2 Les plantes à thalle	40
2.2.1 Organisation des thalles des algues	40
2.2.2 Organisation du thalle des champignons	42
2.2.3 Organisation des lichens	43
Chapitre 3 • Comment s'appelle cette plante ? Quelle est sa parenté ? Quelle est son histoire ?	45
3.1 La classification des plantes en Europe jusqu'à Linné	45
3.2 La hiérarchie botanique et sa nomenclature	46
3.2.1 L'individu	46
3.2.2 L'espèce	46
3.2.3 Le genre	47
3.2.4 La famille	48
3.2.5 Les catégories supérieures	48
3.2.6 Le taxon	49
3.3 La nomenclature binaire de Linné	49

Table des matières

3.4 Les classifications végétales	50
3.4.1 Les classifications naturelles	51
3.4.2 Les classifications phylogénétiques	54
3.5 L'histoire des végétaux	65
Chapitre 4 • L'organisation cellulaire	69
4.1 La cellule bactérienne	71
4.2 La cellule eucaryotique végétale	74
4.2.1 Les membranes cellulaires	74
4.2.2 Le noyau	79
4.2.3 Le cytosol	83
4.2.4 Le réticulum endoplasmique et les plasmodesmes	83
4.2.5 Les ribosomes	84
4.2.6 Les organites cellulaires	85
4.2.7 La paroi cellulaire	91
Chapitre 5 • L'organisation tissulaire de la plante	95
5.1 Les méristèmes primaires	95
5.2 Les différents tissus primaires	97
5.3 Le fonctionnement des méristèmes chez les Angiospermes	99
5.3.1 Le fonctionnement du méristème caulinaire	99
5.3.2 La transformation du méristème apical en méristème floral	102
5.3.3 Le fonctionnement du méristème racinaire	103
5.4 La structure primaire des organes végétatifs	104
5.5 La structure des organes jeunes chez les Spermaphytes	105
5.5.1 La structure de la racine	106
5.5.2 La structure de la tige	107
5.5.3 La structure de la feuille	108
5.6 Les formations secondaires	110
5.6.1 Les méristèmes secondaires	110
5.6.2 Les tissus secondaires	113
5.7 Structure et importance des tissus conducteurs	116
Chapitre 6 • La reproduction	120
6.1 La méiose	121
6.1.1 La division réductionnelle	121
6.1.2 La division équationnelle	122
6.2 La formation du zygote	123
6.3 La reproduction sexuée chez les Thallophytes	124
6.3.1 La reproduction sexuée chez les algues	124
6.3.2 La reproduction sexuée chez les champignons	126
6.4 La reproduction sexuée chez les Cormophytes	132
6.4.1 La reproduction chez une Bryophyte : le polytric <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw, <i>Polytrichaceae</i>	132

6.4.2 La reproduction chez une Ptéridophyte : le polypode, <i>Polypodium vulgare</i> L., <i>Polypodiaceae</i>	134
6.4.3 La reproduction chez les Gymnospermes	136
6.4.4 La reproduction sexuée chez les Angiospermes	142
6.5 L'apomixie ou reproduction asexuée	153
6.5.1 La multiplication végétative	153
6.5.2 L'agamospermie	155
6.6 La dissémination des graines	156
Chapitre 7 • La nutrition de la plante	158
7.1 La nutrition hydrique	158
7.1.1 Les réservoirs d'eau	158
7.1.2 Les mouvements de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère	162
7.1.3 L'émission de l'eau : la transpiration	165
7.2 La nutrition minérale des plantes	173
7.2.1 La composition minérale des plantes	173
7.2.2 Les ions absorbés	175
7.2.3 L'absorption des éléments minéraux	178
7.2.4 L'utilisation de ces connaissances	180
7.3 Le cycle vital du carbone et de l'énergie	182
7.3.1 La photosynthèse	182
7.3.2 La respiration des cellules végétales	190
7.3.3 La photorespiration	199
7.4 La circulation de la sève brute et de la sève élaborée	200
7.4.1 L'ensemble transporteur : xylème et phloème	200
7.4.2 Le transport des assimilats	202
Chapitre 8 • La plante dans son milieu environnant	205
8.1 Les plantes et le rythme des saisons	205
8.1.1 Les types biologiques	205
8.1.2 La diapause et la dormance des graines	207
8.1.3 La dormance des bourgeons	210
8.1.4 Les conditions de la germination	212
8.1.5 Les conditions de mise à fleurs	215
8.1.6 La résistance des plantes à la sécheresse	219
8.2 Les plantes dans leur environnement édaphique	221
8.2.1 Les plantes nitrophiles	221
8.2.2 Les plantes calcicoles et les plantes calcifuges	221
8.2.3 Les plantes halophiles	222
8.3 Les plantes et les organismes qui les entourent	223
8.3.1 Le parasitisme	223
8.3.2 Les symbioses dans la rhizosphère	225
8.3.3 Les mycorhizes	225
8.3.4 La fixation symbiotique de l'azote	226
8.3.5 Les défenses contre les organismes pathogènes	228

Table des matières

8.4 Les plantes dans la biosphère	231
8.4.1 La biomasse et la productivité primaire	232
8.4.2 Chaînes alimentaires et pyramides écologiques	233
8.4.3 Les plantes dans le cycle du carbone	234
8.4.4 Les plantes dans le cycle de l'oxygène	236
8.4.5 Les plantes dans le cycle de l'azote	236
Chapitre 9 • L'homme et les plantes	239
9.1 Les mécanismes naturels de l'évolution chez les végétaux	239
9.1.1 Les notions de base	239
9.1.2 L'expression de la variation	241
9.1.3 Les mécanismes	243
9.1.4 Un exemple d'apparition spontanée d'une espèce nouvelle : <i>Spartina townsendii</i> Groves	247
9.2 La création de plantes cultivées	249
9.2.1 La sélection massale	251
9.2.2 L'utilisation des ressources génétiques	251
9.3 Les cultures <i>in vitro</i>	259
9.3.1 Les régulateurs de croissance	260
9.3.2 L'utilisation des cultures <i>in vitro</i>	263
Glossaire	275
Index	295

*À Sarah et Antoinette C. en hommage aux merveilleux propos
qu'elles tenaient sur les tagettes, les berclures
et autres salades à tondre de leur carreau aux Pendants.*

AVANT-PROPOS

Près de dix ans après sa parution, l'arrivée de cette troisième édition est l'occasion de compléter et poursuivre la révision entamée lors de la deuxième.

L'architecture même du livre n'a pas été modifiée afin de conserver une approche simple et facile des grandes notions de biologie végétale. Ainsi, s'écartant des traités de botanique ou de biologie végétale traditionnels, nous proposons à l'étudiant de premières années d'études supérieures, qu'il soit en licence, en IUT ou en BTS ou en classe préparatoire, d'aborder progressivement la richesse du monde végétal puis de découvrir les règles générales de la classification avant d'envisager les grandes lignes de l'organisation et de la nutrition des plantes.

À l'occasion de cette nouvelle édition ont été corrigées des maladresses qui avaient trouvé le moyen de passer au travers des mailles des différentes relectures. Mais ce fut surtout l'occasion de reprendre plusieurs chapitres qui ont été remaniés. Nous avons tenu compte, à la fois, des avancées des Sciences et des souhaits exprimés par nos collègues utilisateurs de cet ouvrage. C'est le cas, en particulier, du chapitre deux où plusieurs notions de biologie florale ont été précisées et complétées et du chapitre sept où un paragraphe traitant de la respiration végétale a été ajouté. Entre le désir de rester court et concis et les souhaits d'être le plus complet possible, il nous a fallu souvent trancher. L'avis de nos collègues français mais aussi étrangers, puisqu'au fil des ans ce livre se trouve aussi bien dans les bibliothèques africaines, américaines qu'asiatiques, a été souvent déterminant.

Cette nouvelle édition a été aussi l'occasion de retravailler complètement le glossaire en précisant le plus souvent les définitions. Le résultat final doit beaucoup à notre collègue et collaboratrice, Madame Josiane Paré, Docteur *es* Sciences de l'Université de Picardie Jules Verne, qui nous a suggéré bon nombre de modifications et compléments. Qu'elle en soit ici grandement remerciée.

Déjà initiée dans les précédentes éditions l'introduction d'encarts présentant des exemples intéressants, des anecdotes, des éléments de réflexion, est cette fois développée de manière significative. Ceci rend cet ouvrage moins austère, mais c'est surtout l'occasion pour le lecteur de remarquer que la biologie végétale n'est pas une science dispensée par des universitaires pour des universitaires, mais qu'au contraire, elle est présente dans tous les actes de la vie courante. Ces encarts permettront aussi au lecteur de réfléchir aux rôles dans notre environnement de ces organismes apparemment immobiles et d'appréhender les actions que l'Homme peut avoir sur les plantes.

Enfin, un index est introduit. Il sera, nous n'en doutons pas, apprécié des lecteurs.

Avant-propos

D'édition en édition, la mise en page change. Grâce à la compétence des éditions Dunod la présentation générale s'améliore. En effet, des schémas sont agrandis, d'autres, au contraire, diminués, des titres sont renforcés et des remarques mieux précisées. Tout ceci devrait faciliter la lecture de ce livre que nous avons voulu à la fois simple mais complet, précis mais non ésotérique.

Amiens, octobre 2009

INTRODUCTION.

QU'EST-CE QU'UN VÉGÉTAL ?

Pour répondre à cette question apparemment très simple, les étudiants de premier cycle universitaire qui abordent la biologie végétale sont parfois déconcertés.

Rapidement pourtant ils répondent qu'un végétal :

1. ce n'est pas un animal,
2. c'est un être vivant,
 - ♦ généralement chlorophyllien,
 - ♦ immobile,
 - ♦ composé de cellules, constituant des organes,
 - ♦ capable de se reproduire de différentes façons,
 - ♦ se nourrissant d'éléments minéraux simples.

Comme exemple de végétal, ils citent d'abord les plantes à fleurs, puis les arbres, enfin indistinctement les champignons, les mousses, les fougères et, beaucoup plus rarement, les algues.

C'est qu'effectivement toutes les plantes ne se ressemblent pas. Certaines comme les arbres sont très grandes, d'autres comme les algues des mares sont toutes petites. L'immense majorité arbore une couleur verte car chlorophyllienne, d'autres comme les algues peuvent être rouges, brunes, dorées ou bleues. Les champignons, quant à eux, sont généralement blanchâtres et pourtant tout notre héritage culturel nous invite à les considérer comme des plantes.

S'agit-il bien à chaque fois de plantes ?

Pour intéressant et neuf que soit ce problème pour un étudiant de premier cycle universitaire, il doit savoir que des générations de botanistes se sont penchées sur la question et ce depuis la plus haute antiquité. Il est apparu rapidement que devant la diversité du monde végétal (il y a plus de 250 000 espèces de plantes à fleurs dans le monde actuel), il fallait d'abord savoir donner un nom à chaque plante et les classer même grossièrement, afin de rassembler celles qui se ressemblent. Partant à la découverte de ce monde, l'étudiant découvrira l'organisation cellulaire du végétal avant de voir que ces cellules forment des tissus et des organes permettant à la plante de se développer et de se reproduire. Pour ces êtres généralement immobiles qui subissent continuellement les contraintes de l'environnement, les solutions adoptées pour survivre ne manquent pas d'originalité.

Introduction. Qu'est-ce qu'un végétal ?

Pour se développer le végétal doit se nourrir. Trois des grandes fonctions physiologiques seront présentées dans cet ouvrage : la nutrition hydrique, la nutrition minérale et enfin la nutrition carbonée.

Mais les plantes font partie des grands cycles écologiques. Éléments importants de l'environnement naturel, culturel et social de l'homme, les végétaux constituent aussi une grande part de sa nourriture mais aussi de sa pharmacopée. L'homme depuis les temps immémoriaux exerce son action sur les végétaux en sélectionnant des plantes qui satisfont ses ambitions.

Enfin, même si les végétaux nous semblent immuables dans leur forme et leur comportement, la vérité est qu'en réalité ils évoluent. À l'ère primaire (donc il y a plus de 500 millions d'années), les algues constituaient l'immense majorité des végétaux et si le secondaire fut le temps des conifères, ce n'est que depuis le début du tertiaire (il y a 65 millions d'années) que les plantes à fleurs sont apparues. Quelle passionnante gageure que celle de comprendre comment cela a pu se faire !

LES CHEMINEMENTS DE LA CONNAISSANCE EN BIOLOGIE VÉGÉTALE

1

À l'aube du troisième millénaire, au moment où les médias, pratiquement chaque jour, nous parlent d'organismes génétiquement modifiés (OGM), de clonages animaux (voire humains), de cultures biologiques avec des variétés anciennes, (toujours bien meilleures que les produits actuels !), on ne se rend que partiellement compte des progrès extraordinaires que la biologie a fait depuis quelques années.

Mais ces progrès sont le résultat d'une longue progression des connaissances et de la pensée biologique. Il est extraordinaire de constater que si, au fil des temps, le développement de la biologie dans notre civilisation occidentale s'est montré hésitant, les conclusions et les concepts biologiques qui s'en dégagent ont été le point de départ de réflexions philosophiques. L'œuvre de la plupart des grands philosophes témoigne de leur vif intérêt pour les disciplines biologiques.

Même si actuellement, après un cheminement commun, biologie et philosophie évoluent de manière indépendante, ceci ne veut pas dire, heureusement qu'elles s'ignorent. Il existe un parallèle entre des aspects de la biologie et les systèmes philosophiques.

C'est ce que nous découvrirons dans les paragraphes suivants.

1.1 L'ACQUISITION DES CONNAISSANCES BIOLOGIQUES

Le mot « biologie » a tout juste deux cents ans. Il a été utilisé la première fois peut-être par Roose en 1797, certainement par Lamarck en 1802. L'étude de la vie avait, cependant, fait l'objet d'observations et d'écrits depuis de nombreux siècles. Les données les plus anciennes que l'on puisse retrouver dans les premières civilisations de notre monde sont liées à l'utilisation des plantes par l'homme pour assurer sa subsistance par la cueillette, mais aussi comme moyen de défense contre les maladies (les « simples »). Ultérieurement, l'homme développera la culture et l'élevage. Mais dans notre monde occidental, c'est à la Grèce que l'on doit les premiers traités d'observations et de réflexions sur la vie.

La biologie a plus de 3 000 ans

Déjà à une période très reculée (plus de trois millénaires avant notre ère), il est sûr que les Chinois avaient des connaissances importantes en biologie, particulièrement sur l'élevage du ver à soie. De même de nombreux animaux étaient domestiqués et tout un cortège de plantes étaient reconnues pour leurs propriétés thérapeutiques. Les Indiens aussi, depuis des temps immémoriaux maîtrisaient les animaux domestiques. Plus près de nous les Mésopotamiens avec les jardins suspendus de Babylone connaissaient bien l'agronomie et des terres cuites qui nous sont parvenues montrent qu'ils pratiquaient les dissections animales. Les apports égyptiens sont beaucoup plus limités, ce qui paraît toujours très surprenant. Apparemment, ils avaient des connaissances dans l'anatomie humaine, mais n'étaient guère portés vers l'étude des animaux et encore moins des végétaux.

L'Empire romain, quant à lui, ne nous pas légué grand-chose dans ce domaine. De l'Antiquité au XVIII^e siècle, les progrès sont particulièrement lents. L'impossibilité par notre œil de voir l'infiniment petit en est techniquement la cause. L'invention du microscope par Hooke en 1655 lève ce handicap. Les sciences de la vie deviennent expérimentales. Simultanément se précisent les grandes réflexions concernant l'évolution. La formulation de la théorie cellulaire fait de la cellule l'unité de la vie. De nos jours les perfectionnements des microscopes, ainsi que la biochimie repoussent cette unité à l'échelle moléculaire. Dans le cadre de cet ouvrage, il ne saurait être question de présenter toute l'histoire de la biologie (les 3 tomes de *L'Histoire du développement de la biologie* de Hendrick C.D. De Wit aux Éditions polytechniques et universitaires romandes, n'y suffisent déjà pas). Seuls quelques points de repères seront donnés.

Plutôt qu'un long discours, sont réunis dans les tableaux 1a, 1b et 1c quelques grands noms de la biologie. Certains, plus médecins ou plus observateurs du monde animal que botanistes sont présentés en caractères typographiques plus petits.

Dans ces tableaux, dans lesquels beaucoup d'autres lignes auraient pu être rajoutées et qui essaient, seulement, de résumer la suite des découvertes en biologie depuis 2 500 ans, il est surprenant de voir que des notions aussi simples, aussi évidentes, pour nous tous, que la sexualité des plantes, ont à peine 250 ans, que la théorie de la génération spontanée n'a été abandonnée que grâce à Pasteur voici tout juste un peu plus d'un siècle. Rien d'étonnant alors que des concepts soient encore en discussion. La nutrition minérale, donc l'autotrophie des plantes n'est pas admise encore par tous. Quelques (rares) partisans de la culture biologique pensent que les plantes se nourrissent en partie de substances prélevées dans l'humus du sol. Ils reviennent en cela, aux idées d'Aristote. Pourtant depuis Bernard de Palissy, Lavoisier, Boussingault et Gautheret, on a tout lieu de penser que ce sont bien des ions minéraux prélevés dans le sol, qui servent d'aliments aux plantes. Pourtant, elles peuvent aussi absorber des molécules organiques produites par les champignons qui entourent l'extrémité des racines (dans les mycorhizes) et qu'elles sont incapables de synthétiser. Dans ce cas, peut-on vraiment dire que les végétaux sont autotrophes ?

Buffon, le transformiste, dans ses écrits s'opposait à Linné, le fixiste. Mais c'était surtout à sa nomenclature binaire qu'il s'en prenait. Pour lui la nature n'a pas rangé les plantes par tas. Beaucoup plus récemment Gorenflot, dans ses cours et ses écrits,

1.1 • L'acquisition des connaissances biologiques

Tableau 1.1a – Quelques grandes étapes des découvertes en biologie jusqu'à la fin du Moyen Âge.

Grands concepts		Dates	Ouvrages principaux	Acquisition des connaissances	Idées philosophiques
GRÈCE ANTIQUE					
	Hippocrate	459-377 av. J.-C.	<i>Corpus hippocratique</i>	Anatomie, physiologie, médecine	Les êtres vivants sont soumis à des lois immuables
Genre Espèce Créationnisme	Aristote	384-342 av. J.-C.	<i>Histoire des animaux</i> <i>De la génération des animaux,</i> <i>De l'âme.</i> <i>Traité de botanique</i> (perdu)	Classifications animales et végétales. Notions de genre et d'espèce. Les plantes se nourrissent de substances toutes élaborées qu'elles prélèvent dans l'humus du sol.	La vie est un principe immatériel animant la matière et la nature par une intelligence en vue d'un but suprême. Cette conception a influencé l'Eglise durant des siècles.
Classification	Théophraste	370-285 av. J.-C.	Deux traités de botanique	Classifications	Génération spontanée
	Galien	131-201	Grand nombre d'ouvrages médicaux	Décrit de nombreux organes observés lors de dissections. Il voit une communication entre les 2 ventricules cardiaques, seule possibilité pour lui d'expliquer la circulation sanguine	Partisan de la finalité absolue des choses. Déiste
L'EMPIRE ROMAIN					
	Pline l'Ancien	23-29	<i>Historia Naturalis</i> (37 volumes)	Compilation de données provenant des auteurs grecs	
MOYEN ÂGE (de 500 à 1453)					
	Albert le Grand	1193-1270	<i>Summa de creaturis</i>	Observations chez les animaux	Fixisme
	Frédéric II de Sicile	1272-1337	<i>De Arte venandi cum avibus</i>	Observations chez les oiseaux. Dissection humaine	
	Ibn-al-Nafis	1210-1288		Circulation pulmonaire chez l'homme	

dit qu'il ne faut pas chercher à mettre la nature dans des petites boîtes. Effectivement, rien n'est jamais absolu, rien n'est jamais conforme au modèle décrit et quand on aborde la biologie, il faut comme dans toutes les sciences savoir être observateur et ne pas essayer, coûte que coûte, de faire coïncider théorie préétablie et observation des faits. En cela, nous ne faisons que suivre les enseignements de Descartes. Certainement parce qu'elle aborde le problème de la vie, plus que toute autre science, la biologie, aussi bien végétale qu'animale a servi de terreau à de nombreuses réflexions philosophiques particulièrement sur l'apparition et l'évolution des organismes sur la terre. Cette question fut l'objet de discussions homériques à l'Académie des Sciences de Paris au XIX^e siècle. Avec plus de calme et de tolérance, elle sera très rapidement résumée dans le paragraphe suivant.