

Raven | Evert | Eichhorn

# Biologie végétale

| Traduction de Jules Bouharmont

| 3<sup>e</sup> édition



de boeck





# Biologie végétale

### **Chez le même éditeur**

BERG L.R., RAVEN P.H., HASSENZAHN D.M., Environnement

BERTHET J., Dictionnaire de biologie

DARNELL J., LODISH H., BERK A., MATSUDAIRA P., KAISER C.A., KRIEGER M., SCOTT M.P.,  
Biologie moléculaire de la cellule, 3<sup>e</sup> éd.

GRIFFITHS A.J.F., WESSLER S., LEWONTIN R.C., CARROLL S.,  
Introduction à l'analyse génétique, 5<sup>e</sup> éd.

KARP G.C., Biologie cellulaire et moléculaire, 3<sup>e</sup> éd.

MARSHAK S., Terre portrait d'une planète

RAVEN P.H., JOHNSON G.B., MASON K.A., LOSOS J.B., SINGER S.S., Biologie, 3<sup>e</sup> éd.

RICKLEFS R.E., MILLER G.L., Écologie

THOMAS F., LEFEVRE T., RAYMOND M., Biologie évolutive

### **Dans la collection LMD Sciences**

FONTAINE-POITOU L., GUILLAUME V., COUÉE I., Biologie et physiologie cellulaires et moléculaires

GARNIER É., NAVAS M.-L., Diversité fonctionnelle des plantes

MAZLIAK P., Le déterminisme de la floraison. Contrôles génétiques et épigénétiques

McMURRY J., BEGLEY T., Chimie organique des processus biologiques

MOUSSARD C., Biochimie structurale et métabolique

MOUSSARD C., Biologie moléculaire. Biochimie des communications cellulaires

THOMAS F., GUÉGAN J.F., RENAUD F., Écologie et évolution des systèmes parasités

Raven | Evert | Eichhorn

# Biologie végétale

3<sup>e</sup> édition

Traduction de la 8<sup>e</sup> édition américaine  
par Jules Bouharmont

**Notice de copyright**

First published in the United States by W.H. Freeman and Company, New York. Copyright © 2013 by W.H. Freeman and Company. All rights reserved.

La première édition a été publiée aux États-Unis par W.H. Freeman and Company, New York. Copyright © 2013 par W.H. Freeman and Company. Tous droits réservés.

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **[www.deboeck.com](http://www.deboeck.com)**

© De Boeck Supérieur s.a., 2014  
Rue des Minimes, 39 B-1000 Bruxelles

3<sup>e</sup> édition

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

*Imprimé en Italie*

Dépôt légal:  
Bibliothèque nationale, Paris: janvier 2014  
Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles: 2014/0074/055

ISBN 978-2-8041-8156-7

---

À Peter H. Raven, qui fut coauteur de cet ouvrage dès ses débuts. C'est lui, et Helena Curtis, qui ont constaté la nécessité d'un nouveau manuel d'introduction à la biologie végétale, avec une approche originale, destiné aux étudiants de niveau supérieur. Le succès de la *Biology of Plants* découle pour une grande part du travail de Peter pour les sept premières éditions. Nous lui dédions cette huitième édition.

---



## SOMMAIRE

|                                                                                              |             |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| <b>Préface de la huitième édition américaine</b>                                             | <b>xiii</b> |
| <b>INTRODUCTION</b>                                                                          | <b>1</b>    |
| <b>CHAPITRE 1</b> Botanique : Introduction                                                   | <b>2</b>    |
| <b>SECTION 1 BIOLOGIE DE LA CELLULE VÉGÉTALE</b>                                             | <b>17</b>   |
| <b>CHAPITRE 2</b> Composition moléculaire des cellules végétales                             | <b>18</b>   |
| <b>CHAPITRE 3</b> La cellule végétale et le cycle cellulaire                                 | <b>38</b>   |
| <b>CHAPITRE 4</b> Entrée et sortie des substances des cellules                               | <b>75</b>   |
| <b>SECTION 2 L'ÉNERGÉTIQUE</b>                                                               | <b>93</b>   |
| <b>CHAPITRE 5</b> Le flux d'énergie                                                          | <b>94</b>   |
| <b>CHAPITRE 6</b> La respiration                                                             | <b>107</b>  |
| <b>CHAPITRE 7</b> Photosynthèse, lumière et vie                                              | <b>122</b>  |
| <b>SECTION 3 GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION</b>                                                      | <b>151</b>  |
| <b>CHAPITRE 8</b> Reproduction sexuée et hérédité                                            | <b>152</b>  |
| <b>CHAPITRE 9</b> La chimie de l'hérédité et l'expression des gènes                          | <b>174</b>  |
| <b>CHAPITRE 10</b> Technologie de l'ADN recombinant, biotechnologie des plantes et génomique | <b>192</b>  |
| <b>CHAPITRE 11</b> Les mécanismes de l'évolution                                             | <b>209</b>  |
| <b>SECTION 4 LA DIVERSITÉ</b>                                                                | <b>233</b>  |
| <b>CHAPITRE 12</b> La systématique : science de la diversité biologique                      | <b>234</b>  |
| <b>CHAPITRE 13</b> Les procaryotes et les virus                                              | <b>256</b>  |

|                                                                      |            |
|----------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>CHAPITRE 14</b> Les champignons                                   | <b>278</b> |
| <b>CHAPITRE 15</b> Les protistes : algues et protistes hétérotrophes | <b>317</b> |
| <b>CHAPITRE 16</b> Les bryophytes                                    | <b>366</b> |
| <b>CHAPITRE 17</b> Les cryptogames vasculaires                       | <b>391</b> |
| <b>CHAPITRE 18</b> Les gymnospermes                                  | <b>430</b> |
| <b>CHAPITRE 19</b> Introduction aux angiospermes                     | <b>457</b> |
| <b>CHAPITRE 20</b> L'évolution des angiospermes                      | <b>477</b> |
| <b>CHAPITRE 21</b> Les plantes et les hommes                         | <b>501</b> |

## SECTION 5 LES ANGIOSPERMES : STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE 525

|                                                                           |            |
|---------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>CHAPITRE 22</b> Développement initial de la plante                     | <b>526</b> |
| <b>CHAPITRE 23</b> Les cellules et les tissus de la plante                | <b>538</b> |
| <b>CHAPITRE 24</b> La racine : structure et développement                 | <b>558</b> |
| <b>CHAPITRE 25</b> La tige feuillée : structure primaire et développement | <b>579</b> |
| <b>CHAPITRE 26</b> La croissance secondaire dans les tiges                | <b>614</b> |

## SECTION 6 PHYSIOLOGIE DES SPERMATOPHYTES 637

|                                                                                             |            |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>CHAPITRE 27</b> Régulation de la croissance et du développement : les hormones végétales | <b>638</b> |
| <b>CHAPITRE 28</b> Facteurs externes et croissance des plantes                              | <b>660</b> |
| <b>CHAPITRE 29</b> La nutrition des plantes et les sols                                     | <b>683</b> |
| <b>CHAPITRE 30</b> Le mouvement de l'eau et des solutés dans les plantes                    | <b>708</b> |

## SECTION 7 ÉCOLOGIE 729

|                                                                 |            |
|-----------------------------------------------------------------|------------|
| <b>CHAPITRE 31</b> Dynamique des communautés et des écosystèmes | <b>730</b> |
| <b>CHAPITRE 32</b> L'écologie du globe                          | <b>753</b> |

|                                |             |
|--------------------------------|-------------|
| <b>Appendice</b>               | <b>A-1</b>  |
| <b>Suggestions de lecture</b>  | <b>SL-1</b> |
| <b>Glossaire</b>               | <b>G-1</b>  |
| <b>Crédits photographiques</b> | <b>CP-1</b> |
| <b>Index</b>                   | <b>I-1</b>  |

Préface de la huitième édition américaine

xiii

INTRODUCTION

1

1 Botanique : Introduction

2

L'évolution des plantes

3

Évolution des communautés

9

Apparition des hommes

10



SECTION 1 BIOLOGIE DE LA CELLULE VÉGÉTALE

17

2 Composition moléculaire des cellules végétales 18

Les molécules organiques

19

Les glucides

19

Les lipides

22

Végétariens, acides aminés et azote

25

Les protéines

25

Les acides nucléiques

29

Les métabolites secondaires

30

3 La cellule végétale et le cycle cellulaire

38

Procaryotes et eucaryotes

39

*Théorie cellulaire ou théorie de l'organisme*

40

Aperçu général de la cellule végétale

42

Le noyau

42

Les chloroplastes et autres plastes

45

Les mitochondries

48

Les peroxysomes

49

Les vacuoles

50

Le réticulum endoplasmique

51

L'appareil de Golgi

52

Le cytosquelette

54

*Les courants cytoplasmiques dans les cellules géantes d'algues*

56

Les flagelles et les cils

56

La paroi cellulaire

56

Le cycle cellulaire

62

L'interphase

64

La mitose et la cytokinèse

65

4 Entrée et sortie des substances des cellules

75

Principes du déplacement de l'eau

76

Les cellules et la diffusion

78

Osmose et organismes vivants

79

*L'imbibition*

80

Structure des membranes cellulaires

82

Transport des solutés

au travers des membranes

83

*L'enregistrement « patch-clamp » dans l'étude des canaux ioniques*

84

Transport par vésicules interposées

86

Communications entre cellules

87



SECTION 2 L'ÉNERGÉTIQUE

93

5 Le flux d'énergie

94

Les lois de la thermodynamique

95

L'oxydo-réduction

98

|                                                   |            |                                                                                     |            |
|---------------------------------------------------|------------|-------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Les enzymes                                       | 99         | Le déroulement de la méiose                                                         | 155        |
| Les cofacteurs dans le fonctionnement des enzymes | 101        | Comment sont hérités les caractères                                                 | 159        |
| Les voies métaboliques                            | 102        | Les deux lois de Mendel                                                             | 162        |
| Régulation de l'activité enzymatique              | 103        | Le linkage                                                                          | 163        |
| Le facteur énergétique : l'ATP                    | 104        | Les mutations                                                                       | 164        |
| <b>6 La respiration</b>                           | <b>107</b> | Une conception plus large du gène                                                   | 166        |
| Aperçu de l'oxydation du glucose                  | 107        | La reproduction asexuée : une stratégie alternative                                 | 169        |
| La glycolyse                                      | 108        | Avantages et inconvénients de la reproduction asexuée et sexuée                     | 170        |
| La voie aérobie                                   | 110        | <i>La multiplication végétative : quelques voies et moyens</i>                      | 171        |
| <i>La bioluminescence</i>                         | 117        | <b>9 La chimie de l'hérédité et l'expression des gènes</b>                          | <b>174</b> |
| Autres substrats de la respiration                | 117        | Structure de l'ADN                                                                  | 174        |
| Les voies anaérobies                              | 118        | Réplication de l'ADN                                                                | 176        |
| <i>Botanique de la bière</i>                      | 119        | De l'ADN à la protéine : le rôle de l'ARN                                           | 179        |
| Stratégie du métabolisme énergétique              | 119        | Le code génétique                                                                   | 180        |
| <b>7 Photosynthèse, lumière et vie</b>            | <b>122</b> | La synthèse des protéines                                                           | 181        |
| La photosynthèse : perspective historique         | 122        | Régulation de l'expression des gènes chez les eucaryotes                            | 186        |
| Nature de la lumière                              | 125        | L'ADN du chromosome eucaryote                                                       | 187        |
| <i>L'adéquation de la lumière</i>                 | 126        | Transcription et maturation de l'ARNm chez les eucaryotes                           | 188        |
| Le rôle des pigments                              | 126        | Les ARN non codants et la régulation des gènes                                      | 190        |
| Les réactions de la photosynthèse                 | 129        | <b>10 Technologie de l'ADN recombinant, biotechnologie des plantes et génomique</b> | <b>192</b> |
| Les réactions de fixation du carbone              | 135        | La technologie de l'ADN recombinant                                                 | 192        |
| <i>Le réchauffement global : c'est maintenant</i> | 140        | Biotechnologie des plantes                                                          | 198        |
|                                                   |            | <i>Plantes modèles : arabidopsis thaliana et oryza sativa</i>                       | 199        |
|                                                   |            | <i>La totipotence</i>                                                               | 202        |
|                                                   |            | La génomique                                                                        | 205        |
|                                                   |            | <b>11 Les mécanismes de l'évolution</b>                                             | <b>209</b> |
|                                                   |            | La théorie de Darwin                                                                | 209        |
|                                                   |            | Le concept du pool de gènes                                                         | 211        |
|                                                   |            | Comportement des gènes dans les populations : la loi de Hardy-Weinberg              | 212        |
|                                                   |            | Les facteurs de changement                                                          | 212        |
|                                                   |            | Réponses à la sélection                                                             | 214        |
|                                                   |            | <i>Les plantes invasives</i>                                                        | 217        |



### SECTION 3 GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION 151

|                                          |            |
|------------------------------------------|------------|
| <b>8 Reproduction sexuée et hérédité</b> | <b>152</b> |
| La reproduction sexuée                   | 153        |
| Le chromosome eucaryote                  | 154        |

|                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------|-----|
| Le résultat de la sélection naturelle :<br>l'adaptation                  | 217 |
| L'origine des espèces                                                    | 220 |
| Comment se déroule la spéciation ?                                       | 221 |
| <i>Le rayonnement adaptatif chez les<br/>lobéliacées des îles Hawaii</i> | 224 |
| Origine des grands groupes d'organismes                                  | 229 |



## SECTION 4 LA DIVERSITÉ 233

### 12 La systématique : science de la diversité biologique 234

|                                                                                                       |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| La taxonomie : nomenclature<br>et classification                                                      | 234 |
| <i>L'évolution convergente</i>                                                                        | 239 |
| La cladistique                                                                                        | 239 |
| La systématique moléculaire                                                                           | 240 |
| <i>Google earth : un outil permettant la<br/>découverte et la conservation de<br/>la biodiversité</i> | 241 |
| Les grands groupes d'organismes :<br>bactéries, archées et eucaryotes                                 | 243 |
| Origine des eucaryotes                                                                                | 247 |
| Les règnes des protistes et des eucaryotes                                                            | 248 |
| Cycles de développement et diploïdie                                                                  | 250 |

### 13 Les procaryotes et les virus 256

|                                           |     |
|-------------------------------------------|-----|
| Caractéristiques de la cellule procaryote | 257 |
| Diversité de forme                        | 259 |
| Reproduction et échange de gènes          | 259 |
| Les endospores                            | 261 |
| La diversité métabolique                  | 261 |
| Les bactéries                             | 263 |

### 14 Les champignons 278

|                                                                                            |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Importance des champignons                                                                 | 279 |
| Caractéristiques des champignons                                                           | 281 |
| <i>Le phototropisme chez un champignon</i>                                                 | 285 |
| Les microsporidies : embranchement des<br>Microsporidia                                    | 286 |
| Les chytrides : un groupe polyphylétique<br>de champignons avec des cellules<br>flagellées | 287 |
| Les zygomycètes : un embranchement<br>polyphylétique de champignons<br>filamenteux         | 288 |
| Les gloméromycètes : embranchement<br>des Glomeromycota                                    | 290 |
| Les ascomycètes : embranchement des<br>Ascomycota                                          | 291 |
| Les basidiomycètes : embranchement<br>des Basidiomycota                                    | 295 |
| <i>Champignons prédateurs</i>                                                              | 303 |
| Relations symbiotiques<br>des champignons                                                  | 306 |
| <i>Du pathogène au symbionte :<br/>les endophytes fongiques</i>                            | 307 |

### 15 Les protistes : algues et protistes hétérotrophes 317

|                                                       |     |
|-------------------------------------------------------|-----|
| Écologie des algues                                   | 320 |
| <i>Les algues et les hommes</i>                       | 321 |
| <i>Marées rouges/fleurs toxiques</i>                  | 323 |
| Les euglénoïdes                                       | 324 |
| Les cryptomonades : embranchement<br>des cryptophytes | 324 |
| Les haptophytes                                       | 326 |
| Les dinoflagellates                                   | 327 |
| <i>Récifs coralliens et réchauffement global</i>      | 329 |
| Les straménopiles photosynthétiques                   | 330 |
| Les algues rouges : embranchement des<br>rhodophytes  | 340 |
| Les algues vertes : embranchement des<br>chlorophytes | 345 |
| Les protistes hétérotrophes                           | 358 |

|    |                                                                                                 |     |
|----|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 16 | Les bryophytes                                                                                  | 366 |
|    | Relations entre les bryophytes et les autres groupes                                            | 367 |
|    | Structure et reproduction comparées des bryophytes                                              | 368 |
|    | Les hépatiques : embranchement des Marchantiophyta                                              | 373 |
|    | Les mousses : embranchement des bryophytes                                                      | 378 |
|    | Les anthocérotes : embranchement des Anthocerotophyta                                           | 388 |
| 17 | Les cryptogames vasculaires                                                                     | 391 |
|    | L'évolution des plantes vasculaires                                                             | 391 |
|    | Organisation de la plante vasculaire                                                            | 392 |
|    | Les systèmes de reproduction                                                                    | 397 |
|    | Les embranchements de cryptogames vasculaires                                                   | 398 |
|    | <i>Les plantes de l'âge du charbon</i>                                                          | 400 |
|    | Embranchement des rhyniophytes                                                                  | 402 |
|    | Embranchement des zostérophyllophytes                                                           | 403 |
|    | Embranchement des trimérophytophytes                                                            | 403 |
|    | Embranchement des lycopodiophytes                                                               | 403 |
|    | Embranchement des monilophytes                                                                  | 409 |
| 18 | Les gymnospermes                                                                                | 430 |
|    | L'évolution de la graine                                                                        | 430 |
|    | Les progymnospermes                                                                             | 432 |
|    | Les gymnospermes éteintes                                                                       | 433 |
|    | Les gymnospermes actuelles                                                                      | 435 |
|    | L'embranchement des coniférophytes                                                              | 437 |
|    | Les autres embranchements de gymnospermes actuelles : cycadophytes, ginkgophytes et gnétophytes | 448 |
| 19 | Introduction aux angiospermes                                                                   | 457 |
|    | La diversité dans l'embranchement des anthophytes                                               | 457 |
|    | La fleur                                                                                        | 460 |
|    | Cycle de développement des angiospermes                                                         | 465 |
|    | <i>Le rhume des foin</i>                                                                        | 475 |
| 20 | L'évolution des angiospermes                                                                    | 477 |
|    | Les ancêtres des angiospermes                                                                   | 477 |
|    | Époque de l'apparition et de la diversification des angiospermes                                | 478 |

|                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------|-----|
| Relations phylogénétiques des angiospermes                           | 478 |
| L'évolution de la fleur                                              | 482 |
| Évolution des fruits                                                 | 492 |
| La coévolution biochimique                                           | 497 |
| 21 Les plantes et les hommes                                         | 501 |
| Origine de l'agriculture                                             | 502 |
| <i>L'origine du maïs</i>                                             | 510 |
| L'explosion démographique                                            | 514 |
| <i>Les biocarburants : solution partielle, ou nouveau problème ?</i> | 515 |
| L'agriculture du futur                                               | 515 |



## SECTION 5 LES ANGIOSPERMES : STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE 525

|                                                      |     |
|------------------------------------------------------|-----|
| 22 Développement initial de la plante                | 526 |
| Développement de l'embryon                           | 526 |
| L'embryon mature                                     | 530 |
| Maturation de la graine                              | 532 |
| Conditions nécessaires à la germination de la graine | 532 |
| <i>Le blé : pain et son</i>                          | 533 |
| De l'embryon à la plante adulte                      | 534 |
| 23 Les cellules et les tissus de la plante           | 538 |
| Les méristèmes apicaux et leurs dérivés              | 538 |
| Croissance, morphogenèse et différenciation          | 539 |
| Organisation interne de la plante                    | 541 |

|                                                                               |            |
|-------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Les tissus fondamentaux                                                       | 541        |
| Les tissus conducteurs                                                        | 544        |
| Les tissus de protection                                                      | 553        |
| <b>24 La racine : structure et développement</b>                              | <b>558</b> |
| Les systèmes racinaires                                                       | 559        |
| Origine et croissance des tissus primaires                                    | 560        |
| La structure primaire                                                         | 564        |
| Influence de la croissance secondaire sur la structure primaire de la racine  | 569        |
| Origine des racines latérales                                                 | 571        |
| Racines aériennes et pneumatophores                                           | 572        |
| Adaptations au stockage des réserves : les racines tubéreuses                 | 573        |
| <i>À la recherche de l'origine du développement des organes</i>               | 574        |
| <b>25 La tige feuillée : structure primaire et développement</b>              | <b>579</b> |
| Origine et croissance des tissus primaires de la tige                         | 580        |
| Structure primaire de la tige                                                 | 583        |
| Relations entre les tissus conducteurs de la tige et de la feuille            | 588        |
| Morphologie et structure de la feuille                                        | 592        |
| <i>Le dimorphisme foliaire chez les plantes aquatiques</i>                    | 596        |
| Les feuilles des graminées                                                    | 598        |
| Développement de la feuille                                                   | 599        |
| <i>Le bambou : matériau à usages multiples, résistant, renouvelable</i>       | 603        |
| L'abscission de la feuille                                                    | 604        |
| Transition entre les systèmes conducteurs de la racine et de la tige          | 604        |
| Développement de la fleur                                                     | 604        |
| Modifications des tiges et des feuilles                                       | 607        |
| <b>26 La croissance secondaire dans les tiges</b>                             | <b>614</b> |
| Plantes annuelles, bisannuelles et vivaces                                    | 614        |
| Le cambium                                                                    | 615        |
| Conséquences de la croissance secondaire sur la structure primaire de la tige | 617        |
| Le bois, ou xylème secondaire                                                 | 626        |
| <i>La vérité sur les nœuds</i>                                                | 627        |



## SECTION 6

PHYSIOLOGIE DES  
SPERMATOPHYTES

637

|                                                                                               |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>27 Régulation de la croissance et du développement : les hormones végétales</b>            | <b>638</b> |
| Les auxines                                                                                   | 639        |
| Les cytokinines                                                                               | 645        |
| L'éthylène                                                                                    | 647        |
| L'acide abscissique                                                                           | 649        |
| Les gibbérellines                                                                             | 650        |
| Les brassinostéroïdes                                                                         | 652        |
| Les bases moléculaires de l'action des hormones                                               | 653        |
| <b>28 Facteurs externes et croissance des plantes</b>                                         | <b>660</b> |
| Les tropismes                                                                                 | 660        |
| Les rythmes circadiens                                                                        | 665        |
| Le photopériodisme                                                                            | 668        |
| Le stimulus floral                                                                            | 674        |
| La vernalisation : le froid et le contrôle de la floraison                                    | 674        |
| La dormance                                                                                   | 674        |
| <i>Le souterrain du jugement dernier : conservation de la diversité des plantes cultivées</i> | 677        |
| Mouvements nastiques et héliotropisme                                                         | 678        |
| <b>29 La nutrition des plantes et les sols</b>                                                | <b>683</b> |
| Les éléments essentiels                                                                       | 684        |
| Fonctions des éléments essentiels                                                             | 685        |
| Le sol                                                                                        | 686        |

|                                                                                 |            |                                                                  |             |
|---------------------------------------------------------------------------------|------------|------------------------------------------------------------------|-------------|
| Les cycles des nutriments                                                       | 691        | Cycle des éléments nutritifs et des matériaux                    | 736         |
| L'azote et le cycle de l'azote                                                  | 692        | Interactions entre organismes – au-delà des relations trophiques | 738         |
| <i>Les plantes carnivores</i>                                                   | 694        | Développement des communautés et des écosystèmes                 | 744         |
| Le phosphore et le cycle du phosphore                                           | 700        | <b>32 L'écologie du globe</b>                                    | <b>753</b>  |
| Impact de l'homme sur les cycles des nutriments et conséquences de la pollution | 701        | La vie sur la terre ferme                                        | 755         |
| Les sols et l'agriculture                                                       | 702        | Les forêts ombrophiles                                           | 759         |
| <i>Les halophytes : une ressource pour l'avenir ?</i>                           | 703        | Les forêts décidues tropicales                                   | 762         |
| <i>Le compost</i>                                                               | 704        | Les savanes                                                      | 763         |
| La recherche en nutrition des plantes                                           | 704        | Les déserts                                                      | 765         |
| <i>Le cycle de l'eau</i>                                                        | 705        | Les prairies                                                     | 767         |
| <b>30 Le mouvement de l'eau et des solutés dans les plantes</b>                 | <b>708</b> | <i>Comment fonctionne un cactus ?</i>                            | 769         |
| Mouvement de l'eau et des nutriments minéraux dans la plante                    | 709        | Les forêts décidues tempérées                                    | 770         |
| <i>Les toits verts : une alternative pour le refroidissement</i>                | 714        | Les forêts tempérées mixtes et de conifères                      | 772         |
| Absorption de l'eau et des ions par les racines                                 | 717        | Le maquis méditerranéen                                          | 773         |
| Transport de la sève élaborée : déplacement des substances par le phloème       | 722        | Les forêts septentrionales – taïga et forêt boréale              | 775         |
| <b>31 Dynamique des communautés et des écosystèmes</b>                          | <b>730</b> | La toundra arctique                                              | 777         |
| Énergétique des écosystèmes – les niveaux trophiques                            | 731        | Un mot de conclusion                                             | 778         |
|                                                                                 |            | <b>Appendice</b>                                                 | <b>A-1</b>  |
|                                                                                 |            | <b>Suggestions de lecture</b>                                    | <b>SL-1</b> |
|                                                                                 |            | <b>Glossaire</b>                                                 | <b>G-1</b>  |
|                                                                                 |            | <b>Crédits photographiques</b>                                   | <b>CP-1</b> |
|                                                                                 |            | <b>Index</b>                                                     | <b>I-1</b>  |

En entamant cette révision de la *Biologie des plantes*, nous avons constaté qu'un travail approfondi était nécessaire pour répondre aux progrès réalisés dans tous les domaines de la biologie végétale. Des nouveaux détails moléculaires de la photosynthèse aux grandes différences taxonomiques mises en évidence par la comparaison des séquences d'ADN et d'ARN, aux progrès de la génomique et de l'ingénierie génétique, à une meilleure connaissance de l'anatomie et de la physiologie des plantes, des développements passionnants sont apparus dans ce domaine. La présente édition de la *Biologie des plantes* a subi la plus importante révision de son histoire, tous les sujets ont été analysés et, si nécessaire, revus et mis à jour.

Tout en tenant compte de ces progrès, nous avons renforcé l'exposé par des descriptions élargie et plus claires, une définition soignée des nouveaux termes, l'addition de nouveaux schémas photos, et photomicrographies électroniques. Chaque chapitre débute maintenant par une photographie attrayante et une légende en rapport avec le contenu du chapitre, en approchant souvent un sujet environnemental.

Dans toutes les révisions, nous avons continué à mettre spécialement l'accent sur les thèmes traditionnels de cet ouvrage : (1) le fonctionnement de la plante comme conséquence dynamique de processus dépendant d'interactions biochimiques ; (2) l'importance des relations évolutives pour comprendre la forme et le fonctionnement des organismes ; (3) l'écologie comme thème présent à la base de cet ouvrage, montrant combien nous dépendons des plantes pour la pérennité de la vie sur terre et (4) le rôle essentiel de la recherche moléculaire pour préciser la génétique des plantes, le fonctionnement des cellules et les relations taxonomiques.

## Modifications traduisant des progrès récents importants dans la biologie des plantes

Tous les chapitres ont été soigneusement revus et mis à jour, plus précisément ;

- Le **chapitre 7** (Photosynthèse, lumière et vie) décrit les réactions lumineuses, avec un nouveau schéma du transfert des électrons et protons pendant la photosynthèse ; il comprend aussi un nouvel encadré sur « Le réchauffement global : c'est maintenant »
- Le **chapitre 9** (Chimie de l'hérédité et de l'expression des gènes) traite de l'acétylation des histones, de l'épigenèse et des ARN non codant.
- Le **chapitre 10** (Technologie de l'ADN recombinant) comprend une mise à jour de la matière concernant l'impact des nouvelles méthodes moléculaires pour l'étude des plantes, qui ont conduit au riz doré, aux plantes résistantes aux herbicides, aux pesticides et aux maladies.
- Le **chapitre 11** (Mécanismes évolutifs) couvre la spéciation, la recombinaison (spéciation sans polyploïdie), ainsi que

deux nouveaux textes sur les plantes invasives et le rayonnement adaptatif chez les lobéliacées hawaïennes ?

- Le **chapitre 12** (La systématique : science de la diversité biologique) propose un long exposé sur le chloroplaste comme principale source de données sur les séquences d'ADN végétal et introduit les codes-barres d'ADN et les grands groupes, enfin un nouvel encadré sur « Google Earth : un outil pour l'étude et la protection de la biodiversité ».
- Le **chapitre 14** (Les champignons) comporte une réorganisation et une mise à jour des dernières classifications, avec les nucléariides et les embranchements des microsporidies et des glomérophytes, ainsi qu'un nouvel arbre généalogique des champignons.
- Le **chapitre 15** (Les protistes : algues et protistes hétérotrophes) tient compte des classifications les plus récentes, avec un arbre généalogique montrant les relations entre les algues, un nouveau texte sur l'utilisation des cultures d'algues pour la production de biocombustible et un nouvel encadré : « récifs coralliens et réchauffement global ».
- Le **chapitre 18** (Les gymnospermes) comporte un long exposé sur la double fécondation des gnétophytes, ainsi qu'un cladogramme des relations phylogénétiques entre les principaux groupes d'embryophytes et une nouvelle figure décrivant les hypothèses possibles concernant les relations entre les cinq principales lignées de spermatophytes.



Cette rouille est un champignon qui vit en alternance sur deux hôtes, un genévrier et un pommier, et réduit la production de pommes (page 278)

- Le **chapitre 19** (Introduction aux angiospermes) suit la classification recommandée par le groupe pour la phylogénie des angiospermes et présente un long texte sur les types de sacs embryonnaires.
- Le **chapitre 20** (Évolution des angiospermes) comprend une discussion plus longue sur les ancêtres des angiospermes et de nouveaux cladogrammes décrivant les relations phylogénétiques des angiospermes.
- Le **chapitre 21** (Les plantes et les hommes) est mis à jour et revu, avec une nouvelle figure représentant les centres indépendants de domestication des plantes, il décrit les efforts destinés à créer des formes pérennes des graminées annuelles importantes ; on a ajouté un texte sur « Les biocarburants : solution partielle ou nouveau problème ? »
- **Chapitre 22** (Développement initial de la plante) : le texte concernant la maturation de la graine et la dormance a été revu et beaucoup de perfectionnements et mises à jour ont été apportés à ce chapitre et aux autres chapitres sur l'anatomie, pour mettre en évidence les rapports entre structure et fonction.



Cette fougère (*Pteris vittata*) élimine l'arsenic des sols contaminés (page 391)

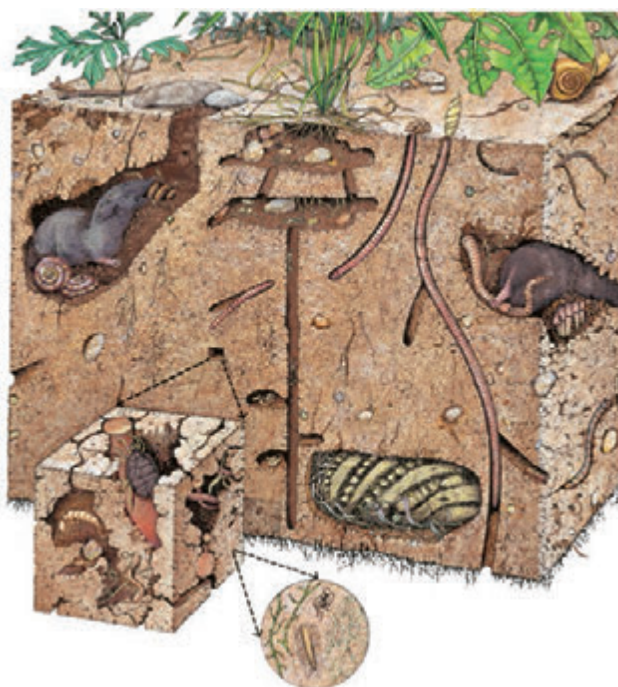


On pense qu'*Austrobaileya scandens* a évolué indépendamment de la lignée principale des angiospermes (page 480)

- **Chapitre 23** (Les cellules et les tissus de la plante) : on a ajouté la présence des fortisomes dans les éléments des tubes criblés de certaines légumineuses.
- **Chapitre 24** (La racine : structure et développement) : on a ajouté un point concernant les cellules marginales et leurs fonctions.
- Le **chapitre 25** (La tige feuillée : structure primaire et développement) comporte un nouveau texte avec photomicrographies sur le développement de la nervure et le modèle ABCDE du développement floral, ainsi qu'un texte sur « Un bambou résistant, versatile et durable ».
- **Chapitre 26** (La croissance secondaire dans les tiges) : on a ajouté un nouveau schéma montrant les relations entre le cambium vasculaire et les xylème et phloème secondaires.
- Le **chapitre 27** (Régulation de la croissance et du développement : les hormones végétales) comporte des exposés plus développés sur le rôle de l'auxine dans la différenciation vasculaire et les récepteurs d'hormones et sur les voies de signalisation pour les hormones végétales, ainsi qu'un nouveau texte sur les brassinostéroïdes, importante catégorie d'hormones végétales, et sur les strigolactones, qui interagissent avec l'auxine dans la régulation de la dominance apicale.
- **Chapitre 28** (Facteurs externes et croissance des plantes) : révision notable du gravitropisme, des rythmes circadiens, de la stimulation florale et des mouvements thigmonastiques ; nouvel exposé sur les gènes et la vernalisation, ainsi que sur

l'hydrotropisme, les facteurs d'interaction du phytochrome (FIP) et le syndrome d'évitement de l'ombrage ; nouvel encadré sur « La Doomstay Seed Vault : préservation de la diversité des plantes cultivées ».

- Le **chapitre 29** (La nutrition des plantes et le sol) décrit les stratégies en relation avec l'absorption de l'azote par les plantes, ainsi que de nouveaux sujets sur les éléments utiles, les nodules déterminés et indéterminés et les stratégies des plantes pour se procurer le phosphate ; texte nouveau sur « Le cycle de l'eau ».



Organismes vivants de l'horizon A, ou « sol de surface »  
(page 690)

- Chapitre 30** (Le déplacement de l'eau et des solutés dans les plantes) : développement du texte sur la redistribution hydraulique et les mécanismes de chargement du phloème, y compris le mécanisme de la capture des polymères ; nouvel encadré sur « Les toits verts : une alternative au refroidissement ».
- Les **chapitres 31** (Dynamique des communautés et écosystèmes) et **32** (L'écologie du globe) ont été totalement revus par Paul Zedler, de l'Université du Wisconsin à Madison.

## Remerciements

Merci aux lecteurs des éditions précédentes de cet ouvrage pour leur réponse enthousiaste, en anglais ou dans l'une des six langues étrangères dans lesquelles il a été publié. Comme toujours, nous avons apprécié le soutien et les recommandations venant des enseignants qui ont utilisé la dernière édition pour leurs cours. Nous souhaitons aussi remercier les personnes suivantes, auxquelles nous sommes redevables de critiques utiles sur des chapitres ou parties de chapitres de cette édition :

Richard Amasino, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Paul Berry, *Université du Michigan*  
 James Birchler, *Université du Missouri*  
 Wayne Becker, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Clyde Calvin, *Portland State University*  
 Kenneth Cameron, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Nancy Dengler, *Université de Toronto*  
 John Doebley, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Eve Emshwiller, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Thomas German, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Thomas Givnish, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Linda Graham, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Christopher H. Haufler, *Université du Kansas*  
 David Hobbett, *Clark University*  
 Robin Kurtz, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Ben Pierce, *Southwestern University*  
 Scott D. Russell, *Université de l'Oklahoma, Norman*  
 Dennis Stevenson, *New York Botanical Garden*  
 Joseph Williams, *Université du Tennessee, Knoxville*  
 Paul H. Zedler, *Université du Wisconsin, Madison*

Nous avons été aidés par les personnes suivantes pendant la préparation de cette édition :

Richard Carter, *Valdosta State University*  
 Sara Cohen Christopherson, *Université du Wisconsin, Madison*  
 Les C. Cwynar, *Université du Nouveau Brunswick*  
 Brian Eisenback, *Bryan College*  
 Karl H. Hasensstein, *Université de Louisiane à Lafayette*  
 Bernard A. Hauser, *Université de Floride*  
 George Johnson, *Arkansas Tech University*  
 Carolyn Howes Keiffer, *Université de Miami*  
 Jeffrey M. Klopatek, *Arizona State University*  
 Rebecca S. Lamb, *Ohio State University*  
 Monica Macklin, *Northeastern State University*  
 Carol C. Mapes, *Kutztown University de Pennsylvanie*  
 Shawna Martinez, *Sierra College*  
 Austin R. Mast, *Florida State University*  
 Wilf Nicholls, *Memorial University of Newfoundland*  
 Karen Renzaglia, *Southern Illinois University*  
 Frances M. Wren Rundlett, *Georgia State University*  
 A.L. Samuels, *Université de Colombie Britannique*  
 S.E. Strelkov, *Université d'Alberta*  
 Alexandru M.F. Tomescu, *Humboldt State University*  
 M. Lucia Vasquez, *Université de l'Illinois à Springfield*  
 Justin K. Williams, *Sam Houston University*  
 Michael J. Zanits, *Université Purdue*

Nous remercions vivement notre artiste Rhonda Nass pour ses magnifiques illustrations qui ouvrent chaque section et pour ses

dessins artistiques. Elle a travaillé en étroite collaboration avec nous pour de nombreuses éditions et nous apprécions sa faculté d'interpréter nos esquisses et d'en faire des schémas didactiques et corrects, et en même temps agréables à l'œil. Nous remercions Rick Nass, qui a participé à plusieurs graphiques très réussis. Nous remercions aussi Sarah Friedrich et Kandis Elliot, spécialistes des médias au département de botanique de l'Université du Wisconsin, à Madison, pour la préparation d'images digitales de photomicrographies et de spécimens d'herbier. Mark Allen Wetter et Theodore S. Cochrane, conservateurs de l'Herbier de l'État du Wisconsin, département de botanique de l'Université du Wisconsin à Madison, nous ont été très utiles dans le choix et le scanning des spécimens d'herbier.

Nous voudrions spécialement remercier Sally Anderson, notre talentueuse éditrice, qui a déjà collaboré avec nous pour cinq éditions. Nous la remercions pour ses nombreuses contributions à tous les stades de l'entreprise, depuis la planification initiale de la nouvelle édition et à tous les stades, depuis le manuscrit jusqu'à la finition du livre. Nous avons bien travaillé ensemble pendant des années et nous la remercions pour son implication très diverse afin que cette édition soit aussi correcte et accessible à tous que possible.

Nous voudrions aussi remercier Richard Robinson, qui a rédigé les textes orientés vers l'écologie ajoutés à cette édition. Ces textes sont soulignés dans le texte par une feuille verte, et ils couvrent des sujets comme les toits verts, les plantes invasives, le blanchissement des coraux, le développement des biocarburants et l'utilisation de Google Earth pour la cartographie et l'étude de la biodiversité.

La préparation de la huitième édition a impliqué la participation de nombreuses personnes talentueuses de W.H. Freeman

and Company. Nous remercions en particulier Peter Marshall, éditeur pour les sciences de la vie, dont la vision et l'appui ont rendu possible cette édition ; Vivien Weiss, qui a dirigé la production avec doigté ; Elyse Rierder et Bianca Moscatelli, qui ont sélectionné les photos ; et Blake Logan, qui a usé de ses talents pour donner un air nouveau à cette édition. Nous voudrions spécialement remercier Sheridan Sellers pour le travail remarquable qu'elle a fait dans la mise en page de cet ouvrage – grâce à ses talents esthétiques et pédagogiques, elle a réussi le miracle de placer de façon cohérente les nombreuses illustrations de grande taille et compliquées. Nous sommes reconnaissants à Linda Strange, depuis longtemps notre éditrice, qui, avec bonne humeur et assurance, s'arrange pour nous garder à un haut niveau de consistance et de précision. Nous remercions également Marni Rolfes, éditeur associé, qui s'est chargé avec compétence du travail quotidien et nous a gardé sur la piste, et Bill Page, qui a coordonné le programme complexe d'illustration. Notre gratitude va aussi à Debbie Clare, directrice associée du service commercial, qui a dirigé sans relâche le service de vente pour cette édition, ainsi qu'à Susan Wein, coordinatrice de production, pour ses contributions nombreuses au cours des étapes complexes de la production.

Beaucoup de personnes, qui ne sont pas toutes citées ici, ont joué un rôle essentiel dans cette révision, et notre reconnaissance s'adresse à eux aussi.

*Ray F. Evert*

*Susan E. Eichhorn*







---

# INTRODUCTION

---

◀ *Podophyllum peltatum*, qui vit dans les bois clairs et les pâtures des États-Unis et du Canada, fleurit début mai. Grâce à l'énergie solaire, la plante produit rapidement des tiges, des feuilles et des fleurs. Le fruit, jaunâtre à maturité, est en fait une baie. Il est comestible et peut servir à la conservation des boissons, mais les feuilles et les racines sont toxiques.



## CHAPITRE

# 1

# Botanique : Introduction

◀ **Un nouvel habitat** Alors que les plantes sont principalement adaptées à la vie terrestre, certaines, comme ce nénuphar (*Nymphaea fabioli*) a retrouvé une vie aquatique. Le séjour de ses ancêtres sur la terre ferme est prouvé par une assise cireuse externe résistante à l'eau, ou cuticule, ainsi que de stomates par lesquels les gaz sont échangés et un système de transport interne très développé.

### PLAN DU CHAPITRE

Évolution des plantes

Évolution des communautés

Apparition de l'homme

« **C**e qui porte la vie, c'est ... un faible courant entretenu par le soleil, » écrivait le lauréat Nobel Albert Szent-Györgyi. Par cette simple phrase, il résumait une des plus grandes merveilles de l'évolution – la photosynthèse. Au cours de la photosynthèse, l'énergie rayonnée par le soleil est captée et utilisée pour produire les sucres dont dépend toute vie, y compris la nôtre. L'oxygène, tout aussi essentiel pour notre existence, est libéré comme sous-produit. Le « faible courant » se met en route lorsqu'une particule de lumière frappe une molécule d'un pigment vert, la chlorophylle, et porte un des électrons de la chlorophylle à un niveau énergétique supérieur. À son tour, l'électron « excité » met en route un flux d'électrons qui transforme finalement l'énergie solaire en énergie chimique contenue dans des molécules de sucre. Par exemple, la lumière solaire frappant les feuilles et les fleurs du nénuphar représenté ci-dessus est la première étape d'un processus aboutissant à la production des molécules qui constituent la fleur et le pollen, aussi bien que les feuilles et la tige, ainsi que toutes les molécules qui permettent la croissance et le développement de la plante.

Quelques types d'organismes seulement – les plantes, les algues et certaines bactéries – possèdent la chlorophylle, molécule indispensable pour qu'une cellule puisse effectuer la photosynthèse. Dès que la lumière est captée sous une forme chimique, elle devient une source d'énergie disponible pour tous les autres organismes, y compris les hommes. Nous dépendons totalement de la photosynthèse, mécanisme auquel les plantes sont parfaitement adaptées.

Le terme « botanique » vient du grec *botanê*, qui signifie « plante », dérivé du verbe *boskein*, « nourrir ». Cependant, les plantes ne sont pas seulement une source de nourriture, mais elles interviennent dans notre vie de bien d'autres façons. Elles nous

procurent des fibres pour les vêtements, du bois pour les meubles, l'abri et le combustible, du papier pour les livres (comme la page que vous êtes en train de lire), des épices pour la saveur, des médicaments pour les soins et l'oxygène que nous respirons. Nous dépendons totalement des plantes. Les plantes interpellent en outre intensément nos sens, et notre vie profite de la beauté des jardins, des parcs et des zones naturelles dont nous disposons. L'étude des plantes nous a donné une meilleure perception de la nature de toute vie et elle continuera dans cette voie au cours des années à venir. Grâce à l'ingénierie génétique et à d'autres formes de la technologie moderne, nous venons d'entrer dans la période la plus passionnante de l'histoire de la botanique, avec la possibilité de transformer les plantes, par exemple pour la résistance aux maladies, l'élimination des parasites, la production de vaccins, la fabrication de plastiques biodégradables, la tolérance aux sols fortement salins, la résistance au gel et l'enrichissement en vitamines et minéraux de denrées alimentaires comme le maïs et le riz.

### POINTS DE REPÈRE

Quand vous aurez lu ce chapitre, vous devriez pouvoir répondre aux questions suivantes :

1. Pourquoi les biologistes pensent-ils que tous les êtres vivants aujourd'hui sur terre ont un ancêtre commun ?
2. Quelle est la principale différence entre un hétérotrophe et un autotrophe et quel rôle chacun a-t-il joué sur la terre primitive ?
3. Pourquoi l'évolution de la photosynthèse est-elle considérée comme tellement importante pour l'évolution de la vie en général ?
4. Citez quelques problèmes auxquels ont été confrontées les plantes quand elles sont passées de la mer à la terre ferme et quelles structures ont apparemment permis aux plantes terrestres de résoudre ces problèmes ?
5. Que sont les biomes, et quels sont les principaux rôles des plantes dans un écosystème ?

## L'évolution des plantes

### La vie est apparue très tôt dans l'histoire géologique de la Terre

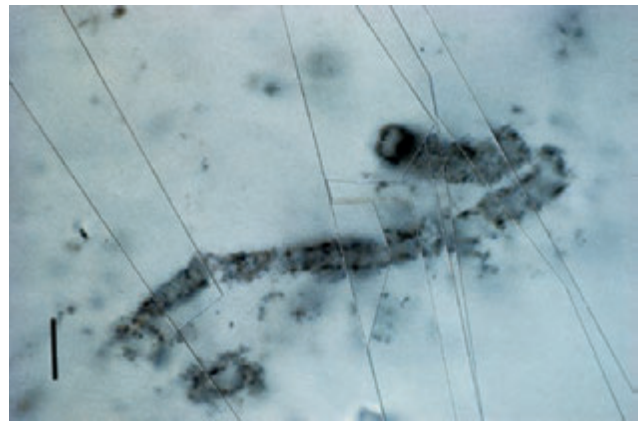
Comme tous les autres êtres vivants, les plantes ont une longue histoire, au cours de laquelle elles ont **évolué**, c'est-à-dire qu'elles se sont modifiées au cours du temps. La planète Terre elle-même – une accumulation de poussières et de gaz qui orbite autour de l'étoile qu'est notre soleil – est âgée de quelque 4,6 milliards d'années (figure 1-1). On pense que les météorites ont soumis la Terre à un bombardement mortel qui s'est terminé il y a 3,8 à 3,9 milliards d'années. De gros fragments de roches ont violemment frappé la planète, participant à son échauffement. Lorsque la terre en fusion a commencé à se refroidir, de violentes tempêtes ont fait rage, accompagnées d'éclairs et d'une libération d'énergie électrique, et le volcanisme universel a répandu des roches en fusion et de l'eau bouillante d'origine souterraine.

Les premiers fossiles connus ont été découverts dans des roches d'Australie occidentale âgées d'environ 3,5 milliards d'années (figure 1-2). Ces microfossiles représentent plusieurs types de petits micro-organismes filamenteux relativement simples ressemblant à des bactéries. Les **stromatolites** ont à peu près le même âge que ces microfossiles ; ce sont des coussins microbiens fossilisés formés de couches de micro-organismes filamenteux et autres, incluant des sédiments. Des stromatolites continuent à se former à l'heure actuelle dans quelques régions, par exemple dans les eaux chaudes et peu profondes de l'océan au large de l'Australie et des Bahamas (voir chapitre 13). En comparant les stromatolites anciens aux modernes, qui sont composés de cyanobactéries (bactéries filamenteuses photosynthétiques), les scientifiques sont arrivés à la conclusion que les stromatolites anciens ont été produits par les mêmes bactéries filamenteuses.

Que la vie soit apparue sur la Terre ou qu'elle y soit arrivée depuis l'espace sous la forme de spores – cellules reproductrices résistantes – ou d'une autre façon, reste un problème. La vie peut,

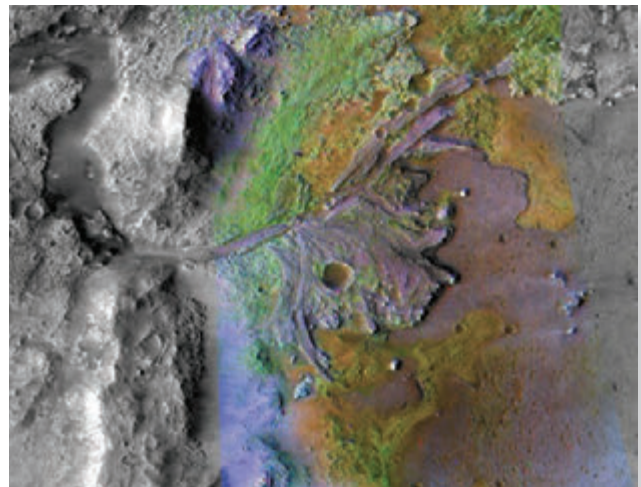


**1-1 La vie sur Terre** Des neuf planètes de notre système solaire, une seule, à notre connaissance, porte la vie. Cette planète, la Terre, est visiblement différente des autres. À distance, elle paraît bleue et verte et elle brille un peu. Le bleu est l'eau, le vert est la chlorophylle, et l'éclat provient de la lumière solaire réfléchi par la couche gazeuse qui entoure la surface de la planète. La vie, du moins pour ce que nous en savons, repose sur ces caractères visibles propres à la terre.



**1-2 Les premiers fossiles connus** Trouvés dans des roches anciennes du nord-ouest de l'Australie occidentale, ces procaryotes fossilisés ont un âge estimé à 3,5 milliards d'années. Ils sont environ un milliard d'années plus récents que la terre elle-même, mais il existe peu de roches plus vieilles où l'on pourrait chercher des signes plus anciens de la vie. Les organismes plus complexes – ceux qui possèdent une organisation cellulaire eucaryote – ne sont apparus qu'il y a environ 2,1 milliards d'années. Pendant quelque 1,5 milliard d'années, les procaryotes furent donc les seules formes de vie sur terre. Les « microfossiles » de cette figure, comme on les appelle, ont été agrandis 1000 fois.

par exemple, être apparue sur Mars, dont l'histoire initiale est parallèle à celle de la terre. Les données sérieuses obtenues par le véhicule Opportunity en 2004 montrent que de l'eau a un jour coulé sur cette planète, et que la vie a donc pu exister sur Mars (figure 1-3). En 2008, le module Phoenix Mars a découvert de l'eau gelée en abondance à proximité de la surface. Ses instruments ont aussi décelé un cycle diurne de l'eau : la vapeur provenant de la glace superficielle et de l'eau adhérent aux granules du



**1-3 La vie sur Mars ?** Cette image colorisée montre une portion du cratère Jezero, cratère de 40 km de large provoqué par un impact au nord de Mars, qui a jadis contenu un lac. Des minéraux argileux (en vert) ont été charriés par d'anciennes rivières vers le lac, en formant un delta. Les argiles pouvant emprisonner et conserver de la matière organique, les deltas et le lit des lacs sont des zones où l'on a des chances de trouver des signes d'une vie ancienne sur Mars.

sol se libère dans l'atmosphère martienne pendant la journée et se condense et tombe au sol par gravité pendant la nuit. La majorité des cristaux de glace s'évaporent en traversant l'atmosphère, mais on a observé des chutes de neige sur Mars.

On n'a pas observé de molécules organiques ni de traces d'activité biologique passée ou présente au site d'atterrissage de Phoenix. On devrait cependant s'attendre à la présence de molécules organiques dans le sol martien, en raison de l'impact continu de certains types de météorites contenant des quantités considérables de matière organique. Les météorites qui atteignent la terre contiennent des acides aminés et des molécules carbonées comme le formaldéhyde. Nous pensons cependant encore que la vie terrestre est apparue sur terre.

En 2011, le satellite de la NASA Mars Reconnaissance Orbiter a montré que de l'eau liquide s'écoulait sur les pentes et les parois d'un cratère pendant la saison chaude sur Mars. On pense que ce liquide est très salé et se trouve immédiatement sous la surface, où il est protégé de la congélation aux températures glaciales qui règnent sur Mars et de l'évaporation aux basses pressions de l'air sur la planète. Ces découvertes renforcent la possibilité de trouver la vie sur Mars.

### Il est très probable que les précurseurs des premières cellules étaient de simples agrégats de molécules

Selon les théories actuelles, des molécules organiques, formées par l'action des éclairs, de la pluie et de l'énergie solaire sur les gaz de l'environnement ou vomies par les sources hydrothermales, se sont accumulées dans les océans. Certaines molécules organiques ont tendance à se réunir en groupes. Dans les océans primitifs, ces groupes ont probablement pris la forme de gouttelettes semblables à celles que l'huile forme dans l'eau. Ces assemblages de molécules organiques semblent avoir été les ancêtres des cellules primitives. Sidney W. Fox et ses collaborateurs de l'Université de Miami ont produit des protéines qui s'assemblent dans l'eau en corpuscules de type cellulaire. Dénommées « microsphères de protéinoïdes », ces corpuscules croissent lentement en accumulant du matériel protéique et bourgeonnent finalement en microsphères plus petites (figure 1-5). Bien que Fox compare ce processus à une sorte de reproduction, les microsphères ne sont pas des cellules vivantes. On a également supposé que des particules, ou même des bulles d'argile, ont pu participer à l'apparition de la vie sur Terre en collectant les composés chimiques et en les concentrant pour synthétiser des molécules complexes.

Selon les théories actuelles, ces molécules organiques auraient aussi servi de source d'énergie pour les premières formes de vie. Les cellules primitives ou structures de type cellulaire étaient capables d'utiliser ces composés abondants pour répondre à leurs besoins énergétiques. En évoluant et en devenant plus complexes, ces cellules devinrent progressivement capables de contrôler leur propre destinée. Grâce à cette complexité croissante, elles purent *croître, se reproduire et transmettre leurs caractéristiques aux générations ultérieures (hérédité)*. Avec l'organisation cellulaire, ces trois propriétés caractérisent tous les êtres vivants sur terre.

Aujourd'hui, tous les organismes utilisent un code génétique identique pour traduire l'ADN en protéines (voir chapitre 9), que ce soient des champignons, des plantes ou des animaux. Il semble donc bien clair que la vie que nous connaissons est apparue sur terre une seule fois et que tous les êtres vivants partagent un ancêtre commun : un microbe fondé sur l'ADN qui vivait il y a plus de 3,5 milliards d'années. À la fin de « Sur l'origine des espèces », Charles Darwin écrivait : « Tous les êtres organiques qui ont vécu

sur cette terre proviennent probablement d'une seule forme primitive dans laquelle la vie a commencé à respirer. »

### Les organismes autotrophes fabriquent leur propre nourriture, tandis que les organismes hétérotrophes doivent trouver leur alimentation dans des sources extérieures

Les cellules qui satisfont leurs besoins énergétiques par la consommation de matériaux organiques provenant de sources externes sont des **hétérotrophes** (du grec *heteros*, « autre » et *trophos*, « nourriture »). Un organisme hétérotrophe a besoin d'une source extérieure de molécules organiques pour obtenir son énergie. Les animaux, les champignons (figure 1-4) et beaucoup d'organismes unicellulaires, comme certains protistes et bactéries, sont hétérotrophes.

Lorsque les hétérotrophes primitifs sont devenus plus nombreux, ils ont commencé à épuiser les molécules complexes dont dépendait leur existence – et dont l'accumulation avait pris des millions d'années. Les molécules organiques en solution (non incluses dans une cellule) sont devenues de plus en plus rares et la compétition a débuté. Sous la pression de cette compétition,



**1-4 Un hétérotrophe actuel** Ce champignon, un bolet à chapeau orange (*Leccinum* sp.) se développe sur un sol forestier dans le Colorado. Comme les autres champignons, l'amanite absorbe sa nourriture (souvent à partir d'autres organismes).



### 1-5 Un autotrophe

**photosynthétique** Trillium à grandes fleurs (*Trillium grandiflorum*), une des premières plantes en fleur au printemps dans les bois décidus de l'Amérique du Nord orientale et centrale, ici au pied de bouleaux. Comme la plupart des plantes vasculaires, les trilliums sont enracinés dans le sol ; la photosynthèse se fait principalement dans les feuilles. Les fleurs se forment quand la lumière est suffisante, avant l'apparition des feuilles sur les arbres du voisinage. Les parties souterraines (rhizomes) de la plante vivent pendant de nombreuses années et s'étendent pour produire végétativement de nouvelles plantes sous la couverture dense de matière en décomposition du sol forestier. Les trilliums se reproduisent également par des graines qui sont dispersées par les fourmis.

les cellules capables d'utiliser efficacement les sources d'énergie limitées encore disponibles ont eu plus de chance de survivre que les cellules qui ne l'étaient pas. Au cours du temps, par un long et lent processus d'élimination des moins bien adaptées, des cellules capables de fabriquer leurs propres molécules riches en énergie à partir de matières inorganiques simples ont évolué. Ces organismes sont appelés **autotrophes**, « autoalimentés ». Sans l'évolution des premiers autotrophes, la vie terrestre aurait rapidement abouti à une impasse.

Les autotrophes les mieux réussis furent ceux qui avaient acquis un système permettant l'utilisation directe de l'énergie solaire – le processus de photosynthèse (figure 1-5). Les premiers organismes photosynthétiques, malgré leur simplicité par comparaison aux plantes, étaient beaucoup plus complexes que les hétérotrophes primitifs. L'utilisation de l'énergie solaire exigeait un système complexe de pigments capables de capter l'énergie lumineuse et, lié à ce système, un moyen permettant de stocker l'énergie dans une molécule organique.

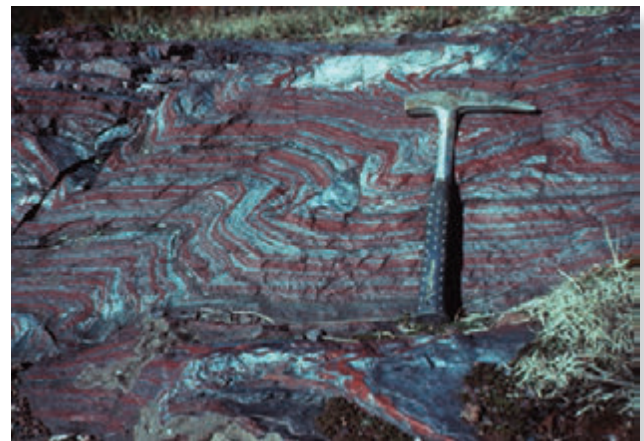
On a trouvé des preuves de l'activité d'organismes photosynthétiques dans des roches vieilles de 3,4 milliards d'années, soit environ 100 millions d'années plus récentes que les premières traces fossiles de vie terrestre. Nous pouvons cependant être presque certains que la vie et les organismes photosynthétiques ont évolué bien plus tôt que ne le suggèrent ces témoignages. En outre, il ne semble pas faire de doute que les hétérotrophes ont évolué avant les autotrophes. Avec l'arrivée des autotrophes, le flux d'énergie dans la **biosphère** (le monde vivant et son environnement) a commencé à adopter sa forme moderne : l'énergie émise par le soleil est canalisée par les autotrophes photosynthétiques vers toutes les autres formes de vie.

### La photosynthèse a modifié l'atmosphère terrestre qui, de son côté, a influencé l'évolution de la vie

Avec l'augmentation de leur nombre, les organismes photosynthétiques ont modifié la face de la planète. Cette révolution biologique est due au fait qu'une des stratégies les plus efficaces de la photosynthèse – celle qui est appliquée par presque tous les autotrophes vivants – implique typiquement la rupture de la molécule d'eau ( $H_2O$ ) et la libération de son oxygène sous la forme

de molécules d'oxygène libres ( $O_2$ ). À une époque remontant à plus de 2,2 milliards d'années, l'oxygène libéré dans les océans et les lacs réagissait avec le fer en solution et précipitait sous forme d'oxydes de fer (figure 1-6). Il y a environ 2,7 à 2,2 milliards d'années, l'oxygène a commencé à s'accumuler dans l'atmosphère. Il y a quelque 700 millions d'années, la teneur de l'atmosphère en oxygène a notablement augmenté et elle s'est rapprochée des teneurs actuelles au cours du cambrien (il y a 570 à 510 millions d'années).

Cette augmentation de la teneur en oxygène a eu deux conséquences importantes. En premier lieu, les molécules d'oxygène de la couche supérieure de l'atmosphère se sont transformées en molécules d'ozone ( $O_3$ ). Dès que la quantité d'ozone dans l'atmosphère est suffisante, il absorbe les rayons ultraviolets – très nuisibles pour les organismes vivants – présents dans la lumière solaire arrivant à la terre. Il y a environ 450 millions d'années, la couche d'ozone semble avoir suffisamment protégé les organismes pour permettre leur survie dans les couches superficielles de l'eau et sur la terre, et la vie a pu, pour la première fois, arriver sur la terre ferme.



**1-6 Formations rubanées de fer** Ces bandes rouges d'oxyde de fer (rouille), vieilles de 2 milliards d'années, sont la preuve d'une accumulation d'oxygène. On trouve ces formations à Jasper Knob, dans le Michigan.

En second lieu, l'accroissement de l'oxygène libre a ouvert la voie à une utilisation beaucoup plus efficace des molécules organiques riches en énergie produites par la photosynthèse. Il a permis aux organismes de décomposer ces molécules par un mécanisme utilisant l'oxygène, la **respiration**. Comme on le verra au chapitre 6, la respiration produit, et de loin, beaucoup plus d'énergie que tous les mécanismes **anaérobies**, qui se déroulent en l'absence d'oxygène.

Avant que l'atmosphère n'accumule l'oxygène et ne devienne **aérobie**, toutes les cellules présentes étaient des **procaryotes** – cellules simples, dépourvues d'enveloppe nucléaire et sans organisation de leur matériel génétique en chromosomes complexes. Il est très vraisemblable que les premiers procaryotes étaient des organismes thermophiles, appelés archées (bactéries anciennes), dont les descendants actuels sont très répandus et prospèrent souvent à des températures extrêmement élevées, habituellement hostiles à la vie. Les bactéries sont aussi des procaryotes. Certaines archées et bactéries sont hétérotrophes, les autres sont autotrophes.

D'après les données fossiles, l'accroissement de la teneur en oxygène libre relativement abondant a été de pair avec la première apparition des cellules **eucaryotes** – cellules possédant des enveloppes nucléaires, des chromosomes complexes et des organites tels que les mitochondries (sites de la respiration) et les chloroplastes (sites de la photosynthèse), entourés de membranes. Les organismes eucaryotes, dont les cellules sont généralement beaucoup plus grandes que celles des bactéries, sont apparues il y environ 2,1 milliards d'années et ils étaient bien installés et diversifiés il y a 1,2 milliard d'années. En dehors des archées et des bactéries, tous les organismes – des amibes au pissenlit, au chêne et à l'homme – sont formés d'une ou plusieurs cellules eucaryotes.

## Le milieu côtier était important pour l'évolution des organismes photosynthétiques

Au début de l'histoire de l'évolution, les principaux organismes photosynthétiques étaient des cellules microscopiques flottant sous la surface des eaux éclairées par le soleil. L'énergie était abondante, de même que le carbone, l'hydrogène et l'oxygène mais, en se multipliant, les colonies cellulaires ont rapidement épuisé les ressources minérales de l'océan (cet épuisement des minéraux essentiels est le facteur limitant de tout projet moderne de production dans les mers.) En conséquence, la vie a commencé à se développer plus abondamment près des côtes, là où les eaux étaient riches en nitrates et minéraux amenés des montagnes par les rivières et les fleuves et lessivés à partir des côtes par le mouvement incessant des vagues.

Les côtes rocheuses représentent un milieu beaucoup plus complexe que la pleine mer et, en réponse à ces pressions évolutives, les organismes vivants se sont de plus en plus diversifiés et leur structure est devenue plus complexe. Il y a 650 millions d'années déjà, existaient des organismes dans lesquels des cellules nombreuses étaient unies entre elles, formant un corps intégré, pluricellulaire. Chez ces organismes primitifs, nous voyons les premiers stades de l'évolution des plantes, des champignons et des animaux. Les fossiles d'organismes pluricellulaires sont beaucoup plus faciles à observer que ceux d'organismes plus simples. L'histoire de la vie terrestre est donc beaucoup mieux documentée depuis leur apparition.

Dans la zone littorale agitée, les organismes photosynthétiques pluricellulaires pouvaient plus facilement se fixer, malgré l'action des vagues et, pour répondre au défi posé par la côte rocheuse, de nouvelles formes se sont développées. Typiquement,



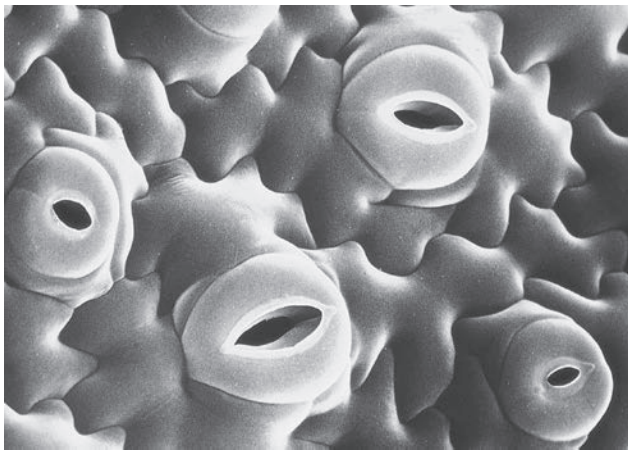
**1-7 Évolution des organismes pluricellulaires** Au début de leur évolution, les organismes photosynthétiques pluricellulaires se sont ancrés spontanément aux côtes rocheuses. Cette algue (*Durvillaea potatorum*), observée à marée basse sur les rochers de la côte de l'État de Victoria et en Tasmanie (Australie), est une algue brune (phéophyte), groupe dont les organismes sont devenus pluricellulaires indépendamment des autres groupes.

ces nouvelles formes ont produit des parois cellulaires relativement résistantes servant de support, ainsi que des structures spécialisées servant à leur ancrage aux surfaces rocheuses (figure 1-7). Leur taille augmentant, ces organismes ont été confrontés au problème de l'accès des aliments aux portions de leur corps plus profondément immergées et peu éclairées où la photosynthèse n'existe pas. Finalement, l'évolution a produit des tissus spécialisés pour le transfert des nutriments, tissus qui se sont étendus tout le long de l'organisme et ont relié les portions supérieures, photosynthétiques, aux structures inférieures, non photosynthétiques.

## La colonisation de la terre ferme a été liée à l'évolution de structures permettant la collecte de l'eau et la réduction des pertes d'eau

On comprend mieux l'organisme végétal quand on tient compte de sa longue histoire et, en particulier, des pressions évolutives qu'implique le passage à la terre ferme. Les besoins d'un organisme photosynthétique sont relativement simples : lumière, eau, dioxyde de carbone pour la photosynthèse, oxygène pour la respiration et quelques minéraux. Sur la terre ferme, la lumière est abondante, ainsi que l'oxygène et le dioxyde de carbone, tous deux circulant plus librement dans l'air que dans l'eau. Le sol, quant à lui, est généralement riche en minéraux. Le facteur critique, pour le passage à la terre – ou, comme préfère dire un chercheur, « à l'air » – est donc l'eau.

Les animaux terrestres sont généralement mobiles et capables de rechercher l'eau exactement comme ils recherchent la nourriture. Bien qu'immobiles, les champignons restent en grande partie sous la surface du sol ou à l'intérieur de l'une ou l'autre matière organique dont ils se nourrissent. Les plantes utilisent une autre stratégie évolutive. Les **racines** ancrent la plante au sol et récoltent



20 µm

**1-8 Stomates** Stomates ouverts à la surface d'une feuille de tabac (*Nicotiana tabacum*). Sur les parties aériennes de la plante, chaque stomate est contrôlé par deux cellules de garde.

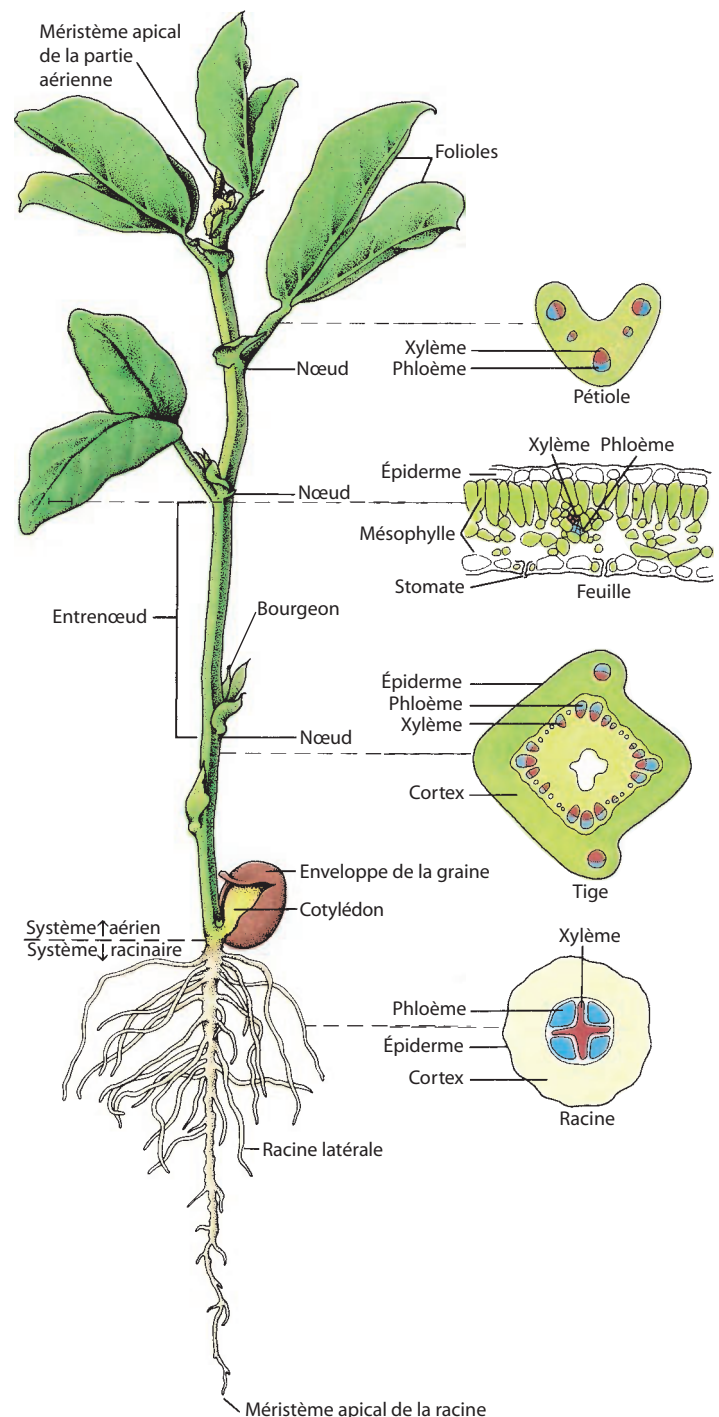
L'eau nécessaire à la subsistance de l'organisme végétal et à la photosynthèse, tandis que les **tiges** servent de support aux principaux organes photosynthétiques, les **feuilles**. Un flux continu d'eau monte par les racines et les tiges, puis s'échappe des feuilles. L'assise cellulaire externe, l'**épiderme**, de toutes les parties aériennes de la plante qui interviennent finalement dans la photosynthèse est couverte d'une **cuticule** cireuse qui ralentit les pertes d'eau. Cependant, la cuticule a également tendance à empêcher les échanges de gaz entre la plante et l'air ambiant, échanges nécessaires à la photosynthèse comme à la respiration. La solution de ce dilemme repose sur les **stomates**, qui comprennent chacun une paire de cellules épidermiques spécialisées (les cellules de garde), séparées par une petite ouverture. Les stomates s'ouvrent et se ferment en réponse à des signaux environnementaux et physiologiques, permettant à la plante de maintenir un équilibre entre ses pertes d'eau et ses besoins en oxygène et dioxyde de carbone (figure 1-8).

Dans les jeunes plantes et chez les **annuelles** – plantes dont la vie se déroule sur une seule année – la tige est également un organe photosynthétique. Chez les plantes à longue durée de vie – les **vivaces** – la tige peut devenir épaisse et ligneuse et se couvrir

**1-9 Plante vasculaire actuelle** Schéma d'une jeune plante de fève (*Vicia faba*) montrant les principaux organes et tissus d'une plante vasculaire actuelle. Les organes – racines, tige et feuilles – sont formés de tissus, groupes de cellules dont les structures et fonctions sont distinctes. L'ensemble des racines constitue le système racinaire, les tiges et les feuilles forment le système aérien de la plante. Contrairement aux racines, les tiges sont divisées en nœuds et entrenœuds. Le nœud est la partie de la tige à laquelle sont attachées une ou plusieurs feuilles et l'entrenœud est la partie de la tige située entre deux nœuds successifs. Chez la fève, les premières feuilles véritables sont divisées en deux folioles. Les bourgeons, ou pousses embryonnaires, se forment généralement aux aisselles des feuilles – à l'angle supérieur formés par la feuille et la tige. Les racines latérales dérivent des tissus internes de la racine. Les tissus conducteurs – xylème et phloème – sont réunis et forment un système conducteur continu dans tout l'organisme végétal. Ils se trouvent juste sous le cortex dans la racine et la tige. Le tissu du mésophylle des feuilles est spécialisé en vue de la photosynthèse. Dans ce schéma, on peut voir un cotylédon, ou feuille séminale, par une déchirure de l'enveloppe de la graine.

d'une **écorce** qui, comme l'épiderme recouvre d'une cuticule, ralentit les pertes d'eau. Chez les annuelles, comme chez les vivaces, le **système conducteur** de la tige sert à conduire diverses substances entre les parties photosynthétiques et non photosynthétiques de l'organisme végétal. Le système conducteur comporte deux parties : le **xylème**, par lequel l'eau monte à travers la plante, et le **phloème**, par lequel les aliments fabriqués dans les feuilles et les autres parties photosynthétiques de la plante sont transportés dans l'organisme. C'est ce système conducteur efficace qui a donné son nom au principal groupe de plantes – les **plantes vasculaires** (figure 1-9).

Contrairement aux animaux, les plantes poursuivent leur croissance pendant toute leur vie. Dans la plante, toute croissance





(a)



(b)



(c)



(d)

### 1-10 Exemples de l'énorme diversité des biomes terrestres

(a) La forêt décidue tempérée, qui couvre la plus grande partie de l'est des États-Unis et du sud-est du Canada est dominée par des arbres qui perdent leurs feuilles pendant les hivers froids. Ici, des bouleaux et un érable rouge ont été photographiés au début de l'automne dans les monts Adirondack de l'État de New York. (b) Surmontant le permafrost, la toundra arctique est un biome sans arbres, caractérisé par une courte période de croissance. On voit ici les plantes de la toundra avec leurs couleurs d'automne, photographiées dans la vallée de Tombstone, dans le Yukon, Canada.

(c) En Afrique, les savanes sont habitées par d'énormes troupeaux d'herbivores, comme ces zèbres et ces gnous. L'arbre à l'avant-plan est un acacia. (d) La forêt tropicale humide, ici au Costa Rica, est le biome le plus riche et le plus diversifié au monde : au moins les deux tiers de tous les organismes terrestres y sont représentés (e) Les déserts reçoivent normalement moins de 25 centimètres de pluie par an. Ici, dans le désert de Sonora, en Arizona, la plante dominante est le cactus géant saguaro. Adaptés à vivre sous un climat sec, ces cactus possèdent des racines peu profondes, très étalées, et des tiges épaisses pour le stockage de l'eau. (f) Les climats méditerranéens sont rares à l'échelle mondiale. Aux hivers frais et humides, durant lesquels les plantes poussent, succèdent des étés chauds et secs pendant lesquels les plantes entrent en dormance. On voit ici un chaparral, peuplé de pins et de chênes verts, photographié sur le mont Diablo en Californie.



(e)



(f)

début dans les **méristèmes**, régions formées de tissus méristématiques capables d'ajouter indéfiniment des cellules à l'organisme végétal. Les méristèmes localisés aux extrémités de toutes les racines et tiges – les **méristèmes apicaux** – interviennent dans l'allongement de l'organisme. Les racines parviennent donc continuellement à de nouvelles sources d'eau et de minéraux, et les régions photosynthétiques s'allongent continuellement en direction de la lumière. On parle de **croissance primaire** pour désigner le mode de croissance qui dépend des méristèmes apicaux. D'autre part, le type de croissance responsable de l'épaississement des tiges et des racines – la **croissance secondaire** – provient de deux **méristèmes latéraux** – le cambium vasculaire et le phellogène.

Au cours du passage « à l'air libre », les plantes ont acquis d'autres adaptations qui leur permettent de se reproduire sur terre. La première de ces adaptations a été la production de spores résistantes à la sécheresse. Elle a été suivie par l'évolution de structures pluricellulaires complexes dans lesquelles les gamètes, ou cellules reproductrices, sont enfermés et protégés de la dessiccation par une assise de cellules stériles. Chez les **spermatophytes** (plantes à graines), où l'on trouve la plupart des plantes qui nous sont familières, à l'exception des fougères, des mousses et des hépatiques, la jeune plante, ou embryon, est enfermée dans une enveloppe spécialisée provenant de la plante mère. L'embryon y est protégé contre la sécheresse et les prédateurs et pourvu de réserves alimentaires. L'embryon, les réserves alimentaires et le spermodermes sont les différentes parties de la **graine**.

En résumé donc, la plante vasculaire (figure 1-9) se caractérise par un système racinaire qui sert à l'ancrage de la plante dans la terre et à la collecte de l'eau et des minéraux du sol, d'une tige qui élève les parties photosynthétiques de la plante en direction de sa source d'énergie, le Soleil, et des feuilles, organes photosynthétiques très spécialisés. Racine, tiges et feuilles sont reliées par un système conducteur complexe et efficace pour le transport des nutriments et de l'eau. Les cellules reproductrices des plantes sont enfermées dans des structures protectrices pluricellulaires et, chez les spermatophytes, les embryons sont protégés par des enveloppes résistantes. Toutes ces caractéristiques sont des adaptations à la vie photosynthétique sur la terre ferme.

## Évolution des communautés

L'invasion de la terre ferme par les plantes a modifié la face des continents. Quand on voit d'avion une grande étendue désertique ou une chaîne de montagnes, on peut déjà imaginer à quoi ressemblerait le monde avant l'apparition des plantes. Cependant, même dans ces régions, le voyageur terrestre trouvera des plantes étonnamment diverses, disséminées dans les étendues de roches et de sable. Dans certaines parties du monde où le climat est plus tempéré et les pluies sont plus fréquentes, des communautés végétales dominent le paysage et déterminent son caractère. En fait, dans une large mesure, elles *sont* le paysage. Les forêts pluviales, savanes, bois, déserts, toundras – chacun de ces termes suggère le portrait d'un paysage (figure 1-10). Les principales caractéristiques de chaque paysage sont ses plantes, qui nous enferment dans la cathédrale vert foncé de notre forêt pluviale imaginaire, couvrent le sol sous nos pieds de fleurs sauvages dans une pelouse, ondulent en grandes vagues dorées aussi loin que nos yeux peuvent porter dans notre prairie imaginaire. C'est seulement lorsque nous aurons esquissé ces **biomes** – vastes communautés naturelles, caractérisées par des groupements végétaux et animaux distincts, contrôlés par le climat – en termes d'arbres, arbustes et herbes, que nous pourrions les compléter par d'autres caractéristiques, comme les cerfs, antilopes, lapins ou renards.

Comment se sont formées les vastes communautés végétales, comme celles qui s'observent à l'échelle d'un continent ? Dans une certaine mesure, nous pouvons suivre à la trace l'évolution des différents types de plantes et d'animaux peuplant ces communautés. Cependant, malgré l'accumulation des connaissances, nous n'avons encore qu'un faible aperçu du mode de développement beaucoup plus complexe de tous les ensembles d'organismes qui ont composé ces diverses communautés au cours du temps.

### Les écosystèmes sont des unités relativement stables et intégrées qui reposent sur des organismes photosynthétiques

Ces communautés, avec l'environnement non vivant dont elles font partie, sont des systèmes écologiques, ou **écosystèmes**. Un

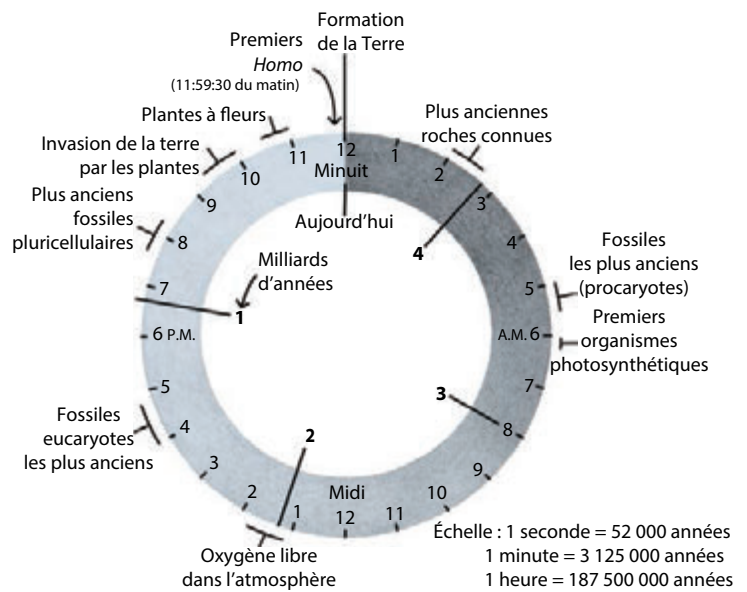
écosystème est une sorte d'entité organisée faite d'individus transitoires. Certains de ces individus, les grands arbres, vivent jusqu'à plusieurs milliers d'années ; d'autres, les micro-organismes, ne vivent que quelques heures ou même quelques minutes. Pourtant, l'écosystème, dans son ensemble, a tendance à rester remarquablement stable (bien qu'il ne soit pas statique) ; une fois son équilibre atteint, il ne se modifie pas pendant des siècles. Nos petits-enfants pourront un jour suivre un sentier forestier qu'ont parcouru nos arrière-grands-parents : là où ceux-ci ont vu un pin, une touffe de mûriers, une souris des champs, des myrtilles sauvages ou un rouge-gorge, ces enfants verront à peu près les mêmes sortes de plantes et d'animaux et en même quantité, pour autant que ce bois existe encore.

Un écosystème fonctionne comme une unité intégrée, bien que beaucoup d'organismes soient en compétition pour les ressources. Pratiquement tout être vivant, même la plus petite cellule bactérienne ou une spore de champignon, représente une source de nourriture pour un autre organisme vivant. De cette façon, l'énergie captée par les plantes vertes est transférée d'une manière très organisée à travers un certain nombre d'organismes différents avant de se dissiper. En outre, les interactions entre les organismes eux-mêmes, et entre les organismes et l'environnement non vivant, sont à la base d'un cycle bien organisé d'éléments tels que l'azote et le phosphore. De l'énergie doit constamment s'ajouter à l'écosystème, mais les éléments suivent un circuit parmi les organismes, reviennent au sol, sont décomposés par les bactéries et les champignons et sont recyclés. Ces transferts d'énergie et les cycles suivis par les éléments supposent des séquences d'événements compliqués et, dans ces séquences, chaque groupe d'organismes joue un rôle très spécifique. Par conséquent, il est impossible de changer un seul élément d'un écosystème sans courir le risque de détruire l'équilibre dont dépend sa stabilité.

À la base de la productivité de pratiquement tous les écosystèmes se trouvent des plantes, les algues et les bactéries photosynthétiques. Seuls ces organismes ont la capacité de capter l'énergie solaire et de fabriquer les molécules organiques nécessaires à leur propre vie et à celle de tous les autres types d'organismes. Il y a approximativement un demi-million de sortes d'organismes capables de réaliser la photosynthèse et au moins 20 fois plus d'organismes hétérotrophes, qui dépendent entièrement des photosynthétiques. Les animaux, y compris les hommes, ne peuvent trouver de nombreux types de molécules – comme les acides aminés essentiels, les vitamines et les minéraux – que chez les plantes et autres organismes photosynthétiques. En outre, l'oxygène libéré dans l'atmosphère par les organismes photosynthétiques rend la vie possible sur la terre et dans les couches superficielles de l'océan. L'oxygène est nécessaire aux activités métaboliques qui sont source d'énergie chez la plupart des organismes, même les photosynthétiques.

## Apparition des hommes

Les hommes sont relativement des nouveaux venus dans le monde des êtres vivants (figure 1-11). Si l'on mesurait toute l'histoire de la terre sur une échelle de 24 heures débutant à minuit, les cellules seraient apparues dans les océans chauds avant l'aube. Les premiers organismes pluricellulaires n'existeraient pas avant le coucher du soleil et la première apparition de l'homme (il y a environ 2 millions d'années) se situerait une demi-minute environ avant la fin du jour. Cependant, l'homme, plus que tout autre animal – et presque autant que les plantes qui ont envahi la Terre – a modifié



**1-11 Horloge représentant les époques biologiques** La vie apparaît relativement tôt dans l'histoire de la terre, aux environs de 6.00 h sur une échelle de 24 heures. Les premiers organismes pluricellulaires n'apparaissent pas avant le crépuscule et l'arrivée du genre *Homo* est très tardive : moins d'une minute avant minuit.

la surface de la planète, façonnant la biosphère en fonction de ses propres besoins, ambitions ou folies.

Avec la culture des plantes, qui a débuté il y a environ 10 500 ans, il est devenu possible de conserver des populations croissantes qui ont finalement construit des villes. Ce développement (détaillé au chapitre 21), a permis la spécialisation et la diversification de la culture humaine. Une caractéristique de cette culture est qu'elle s'étudie elle-même, et elle étudie aussi la nature des autres organismes vivants, comme les plantes. Finalement, la domestication des plantes a permis le développement scientifique de la biologie dans les communautés humaines. La partie de la biologie qui traite des plantes et, par tradition, des procaryotes, des champignons et des algues, est la **botanique**, ou **biologie végétale**.

## La biologie végétale englobe de nombreux domaines d'études

L'étude des plantes s'est poursuivie pendant des milliers d'années mais, comme toutes les branches de la science, elle ne s'est diversifiée et spécialisée que pendant le vingtième siècle. Jusqu'à la fin des années 1800, la botanique était une branche de la médecine, réservée principalement aux médecins qui se servaient des plantes dans des buts médicaux et qui s'intéressaient, dans le même but, à la découverte de ressemblances et de différences entre plantes et animaux. Aujourd'hui, cependant, c'est une discipline scientifique importante avec de nombreuses subdivisions : la **physiologie végétale** étudie le fonctionnement des plantes, c'est-à-dire comment elles captent et transforment l'énergie et comment elles croissent et se développent ; la **morphologie végétale** étudie la forme des plantes ; l'**anatomie végétale** étudie leur structure interne ; la **taxonomie** et la **systématique** des plantes interviennent pour leur donner un nom et les classer, ainsi que pour étudier les relations entre elles ; la **cytologie** étudie la structure et le fonctionnement

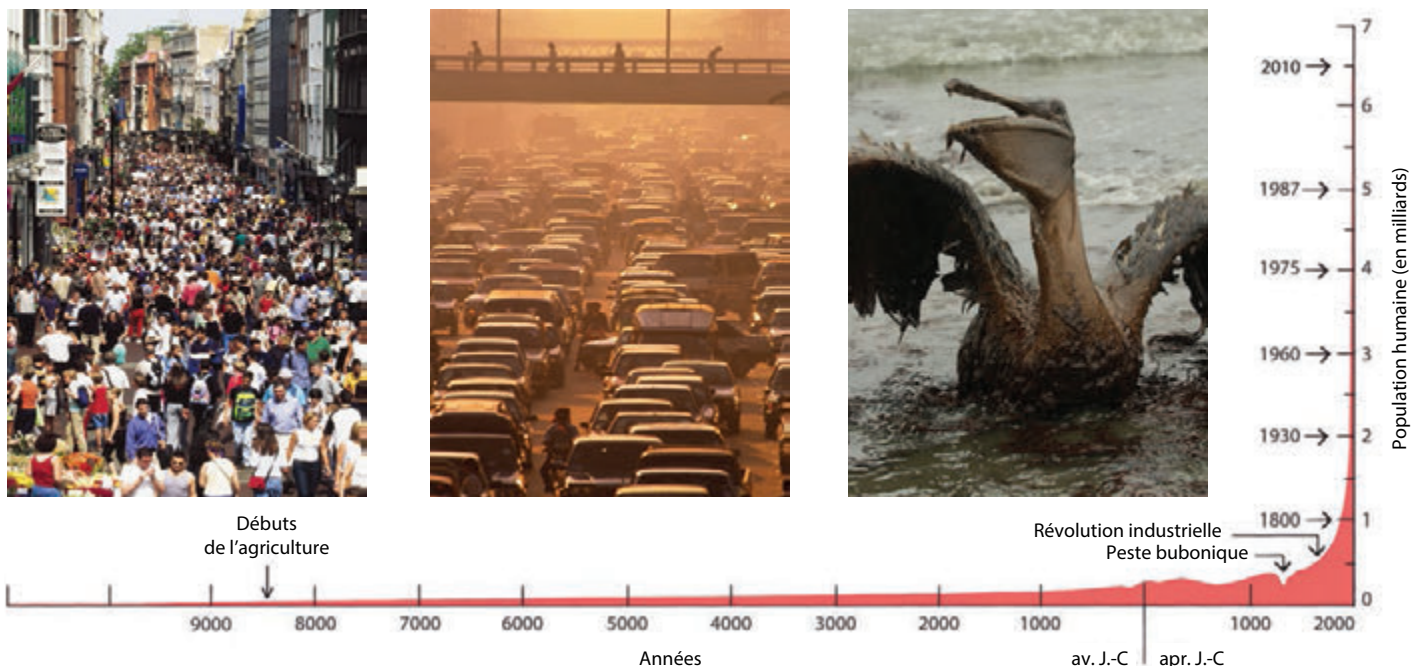
des cellules et les cycles de développement ; la **génétique** est l'étude de l'hérédité et de la variation ; la **génomique** est l'étude du contenu de génomes entiers ; la **biologie moléculaire** étudie la structure et la fonction des molécules biologiques ; la **botanique économique** est l'étude de l'utilisation des plantes par l'homme dans le passé, le présent et l'avenir ; l'**ethnobotanique** étudie l'utilisation des plantes dans des buts médicaux et autres par les peuplades indigènes ; l'**écologie** étudie les relations entre les organismes et leur environnement ; la **paléobotanique** étudie la biologie et l'évolution des plantes fossiles.

Cet ouvrage s'intéresse à tous les organismes qui ont traditionnellement été étudiés par les botanistes : non seulement les plantes, mais aussi les procaryotes, virus, champignons et protistes autotrophes (algues). Par tradition, les eucaryotes et les protistes non photosynthétiques ont été le domaine des zoologistes. Bien que nous ne considérons pas les algues, les champignons ni les virus comme des plantes, et nous ne dirons pas dans cet ouvrage que ce sont des plantes, ces organismes sont étudiés ici parce que c'est la tradition et parce qu'ils sont normalement considérés comme faisant partie de la botanique dans les programmes, de même que la botanique elle-même était d'habitude considérée comme faisant partie de la médecine. En outre, beaucoup de

procaryotes (comme les bactéries fixatrices d'azote) et de champignons (les champignons des mycorhizes) ont des relations symbiotiques bénéfiques avec leurs plantes hôtes. La virologie, la bactériologie, la phycologie (étude des algues) et la mycologie (étude des champignons) sont de plein droit des champs d'investigation propres bien définis, mais on les rassemble encore vaguement sous le chapeau de la botanique.

### La connaissance de la botanique est importante pour traiter des problèmes d'aujourd'hui – et de demain

Dans ce chapitre, nous sommes passés des débuts de la vie sur cette planète à l'évolution des plantes et des écosystèmes au développement de l'agriculture et de la civilisation. En dehors des botanistes ou biologistes des plantes, ces vastes sujets intéressent bien d'autres personnes. Les efforts constants des botanistes et des agronomes sont nécessaires pour nourrir la population humaine d'un monde en croissance rapide (figure 1-12), comme on le verra au chapitre 21. Les plantes, algues et bactéries actuelles représentent le meilleur espoir d'avoir accès à une source d'énergie renouvelable pour les activités humaines, tout comme les plantes, les algues et les bactéries disparues ont été responsables des



**1-12 Croissance de la population humaine** Au cours des 10 000 dernières années, la population humaine est passée de plusieurs millions à environ 6,5 milliards. Le taux de croissance de la population s'est accru de manière significative suite à la mise en culture des plantes ; une augmentation encore plus dramatique est survenue avec l'avènement de la révolution industrielle qui a débuté au milieu du dix-neuvième siècle et elle s'est poursuivie jusqu'à présent.

Les conséquences de la croissance rapide de la population humaine sont nombreuses et diverses. Aux États-Unis et dans d'autres parties du monde développé, il faut tenir compte non seulement de la brusque augmentation du nombre d'individus, mais aussi de la forte consommation de combustibles fossiles non renouvelables et de la pollution qui en résulte – autant par la combustion qu'à la suite d'accidents comme les fuites de pétrole sur les sites de pompage et pendant le transport. Dans les parties moins développées du monde, les conséquences sont, entre autres, la malnutrition et, trop souvent, la famine, associées à une vulnérabilité permanente aux maladies infectieuses. Pour les autres organismes, les conséquences sont non seulement les effets directs de la pollution mais aussi – et c'est le plus important, la disparition des habitats.

accumulations massives de gaz, pétrole et charbon dont dépend notre civilisation industrielle moderne. Le rôle des plantes, avec les algues et les bactéries photosynthétiques, doit retenir notre attention dans un sens qui est même encore plus fondamental. En tant que producteurs de molécules riches en énergie dans l'ensemble de l'écosystème, ces organismes permettent à tous les autres êtres vivants, nous-mêmes y compris, de trouver l'énergie, l'oxygène et de nombreux autres matériaux qui permettent notre survie. En étudiant la botanique, vous serez mieux placés pour apprécier les publications actuelles sur l'écologie et l'environnement et, grâce à leur connaissance, pour participer à la construction d'un monde plus sain.

En cette seconde décennie du vingt-et-unième siècle, il est clair que les hommes, avec une population de 6,5 milliards en 2010 et une estimation de 9 milliards en 2050, agissent sur le monde avec une force que l'on ne pouvait imaginer il y a quelques décennies. Toutes les heures, des produits chimiques de synthèse tombent sur chaque centimètre carré de la surface de la planète.

La couche d'ozone protectrice de la stratosphère, formée il y a 450 millions d'années, a été sérieusement appauvrie par l'utilisation des produits chlorofluorocarbonés (CFC) et les rayons ultraviolets dangereux qui pénètrent dans la couche appauvrie ont augmenté l'incidence du cancer de la peau chez l'homme dans le monde entier. On a en outre estimé que, au milieu du siècle prochain, la température moyenne aura augmenté de 1,5 à 4,5 °C à cause de l'**effet de serre**. Ce phénomène de **réchauffement global** – capture de la chaleur irradiée par la surface de la terre en direction de l'espace – s'est intensifié avec l'accroissement des quantités de dioxyde de carbone, d'oxydes d'azote, de CFC et de méthane dans l'atmosphère, à cause des activités humaines. Et le plus grave est la disparition, au cours d'une période correspondant à la durée de notre vie, d'une grande partie de l'ensemble des espèces de plantes, animaux, champignons et micro-organismes – victimes de l'exploitation de la terre par l'homme – disparition qui se traduit par une réduction de la biodiversité. Toutes ces tendances sont alarmantes et demandent notre plus grande attention.



(a)



(b)



(c)

**1-13 La phytoremédiation** (a) Tournesols se développant sur un lac contaminé par le césium et le strontium radioactifs après l'accident nucléaire de Tchernobyl de 1986 en Ukraine (alors en URSS). Suspensives à des radeaux en polystyrène, les racines de tournesol peuvent extraire jusqu'à 90 % des contaminants en 10 jours. (b) Peupliers (*Populus* sp.) et saules (*Salix* sp.) plantés sur un site contaminé par le pétrole à Elisabeth, en Caroline du Nord. Ces arbres à enracinement profond pompent les contaminants par leurs tiges et leurs feuilles et réduisent la nécessité d'un pompage mécanique et d'un traitement de l'eau du sol contaminée. (c) Le sélénium d'origine naturelle s'accumule dans les fossés d'écoulement des champs irrigués, créant des étendues d'eau dormante toxique pour les animaux sauvages, en particulier pour les oiseaux migrateurs. En outre, les plantes vivant dans les sols riches en sélénium après l'évaporation de l'eau sont toxiques. La salicorne (*Salicornia bigelovii*), plante des marais salés, élimine très efficacement le sélénium, qui est absorbé par la plante, puis libéré dans l'atmosphère et dispersé par le vent. La souris des marais salés, que l'on voit ici, est une espèce en danger ; elle utilise la salicorne comme aliment de base.

Au cours de ces quelques dernières années, de nouvelles perspectives optimistes ont vu le jour et devraient aboutir à une meilleure utilisation des plantes par l'homme, et nous parlerons de ces développements tout au long de cet ouvrage. Il est actuellement possible, par exemple, de nettoyer des sites pollués par **phytoremédiation** (figure 1-13), de stimuler la croissance des plantes, d'éviter leurs ennemis, de contrôler les mauvaises herbes dans les cultures et d'obtenir des hybrides entre plantes avec plus de précision qu'auparavant.

Les perspectives de progrès étonnants en biologie végétale s'élargissent d'année en année, en fonction des nouvelles découvertes et du développement de nouvelles applications. Les techniques de l'**ingénierie génétique**, traitées au chapitre 10, permettent de réaliser cet exploit extraordinaire, le transfert de gènes d'un virus, d'une bactérie, d'un animal ou d'une plante particulière à une espèce végétale totalement différente, de manière à apporter certaines caractéristiques à la plante réceptrice. On peut élaborer des **plantes dites transgéniques**, qui possèdent des gènes provenant d'espèces totalement différentes et expriment des propriétés nouvelles et extraordinaires. Par l'insertion de gènes de maïs et de bactéries dans le noyau du riz, par exemple, on peut obtenir un riz plus nourrissant, à teneur plus élevée en  $\beta$ -carotène (voir figure 10-1). Un autre domaine de recherche vise à augmenter la teneur en fer du riz. Ces deux applications promettent d'améliorer la santé de la multitude de personnes mal nourries dont l'alimentation est basée sur le riz. En outre, on a produit des variétés de maïs et de coton résistantes aux parasites par le transfert de gènes provenant d'une bactérie du sol qui s'attaque aux chenilles responsables de pertes importantes. Grâce à leur faculté d'exprimer les gènes bactériens, le maïs et le coton transformés tuent les chenilles susceptibles de les attaquer, permettant aux cultivateurs de réduire l'utilisation des pesticides.

L'industrie de la papaye aux Hawaï a été sauvée par la mise au point de papayers capables de résister au virus des taches annulaires du papayer (voir figure 10-13). D'autres améliorations concernent les sojas transgéniques tolérant le Roundup, herbicide qui tue les adventices à larges feuilles et les sojas non transformés. En outre, des plantes de citrus ont été transformées pour fleurir après 6 mois au lieu des 6 à 20 ans habituels, réduisant ainsi le temps nécessaire à la fructification (figure 1-14). On a tenté d'augmenter l'efficacité de la photosynthèse, et donc d'accroître le rendement des cultures, et d'améliorer la « brillance » des cultures par la sélection de plantes à feuilles cireuses afin de réduire les pertes d'eau, ce qui, en augmentant la réflectance des surfaces cultivées, pourrait entraîner un léger rafraîchissement des températures estivales dans le centre de l'Amérique du Nord et en Eurasie.

Parmi les nombreuses perspectives, on envisage, pour le futur, des plastiques biodégradables, des arbres à teneur plus élevée en fibres pour la fabrication du papier, des plantes plus riches en huiles favorables à la santé et en protéines anti-cancéreuses, et des vaccins susceptibles d'être produits par les plantes, ce qui permettrait un jour de produire, par exemple, le vaccin de l'hépatite B dans les bananes. Ces méthodes, appliquées pour la première fois en 1973, ont déjà entraîné des investissements de plusieurs milliards de dollars et soulevé un regain d'espoir pour l'avenir. Les découvertes encore à venir dépasseront sans doute de beaucoup nos rêves les plus fous et iront bien au-delà des connaissances auxquelles nous avons accès aujourd'hui.

En outre, nous en sommes venus à apprécier encore plus l'importance des espaces verts dans notre vie de plus en plus complexe. Dans les villes, des sites industriels sont habilement transformés en divers types de parcs. À New York, une voie ferrée



**1-14 Plantes transgéniques** (a) Il existe une compétition pour les ressources entre les plantes adventices et les plantes cultivées, comme le soja que l'on voit ici. (b) Le soja « Roundup-ready » contient un gène bactérien modifié résistant au glyphosate, élément actif de l'herbicide roundup. Le soja transgénique peut donc tolérer une exposition au roundup utilisé pour le contrôle des mauvaises herbes. Par conséquent, la production est accrue. (c) Des plantules de citrus ont été transformées par insertion de gènes d'initiation florale d'*Arabidopsis*, petite crucifère fréquemment utilisée dans les recherches génétiques. La plantule transgénique de 6 mois, à droite, a produit des fleurs, alors que le témoin de gauche n'en a pas et qu'il lui faudra encore des années avant de fleurir et fructifier.

surélevée abandonnée qui devait être détruite a été conservée et elle joue maintenant un rôle urbain populaire : c'est la Voie Haute (figure 1-15a). Sur un mile environ, le parc est planté principalement de fleurs sauvages, arbustes et arbres qui poussaient le long de la voie pendant des décennies alors qu'elle n'était plus en service. Un sentier sinueux suit le trajet de la voie d'origine et le site, avec ses vues sur l'Hudson et sur la ville en contrebas, attire chaque année des millions de visiteurs. Un autre exemple de récupération d'un site industriel est la base aérienne militaire désaffectée de Magnuson Park à Seattle (figure 1-15b). Débarrassée de l'asphalte et transformée en une belle zone humide, cette surface a attiré une population sauvage diversifiée. Des sentiers sinueux invitent les visiteurs à profiter d'un site paisible tout en prenant conscience du rôle essentiel des zones humides.

En arrivant aux chapitres 2 et 3, où notre attention va se focaliser sur une cellule tellement petite que l'on ne peut la voir à l'oeil nu, il est important de garder à l'esprit ces concepts plus étendus. L'étude fondamentale de la biologie végétale est utile par elle-même et elle est essentielle dans de nombreux domaines. Sa place est de plus en plus méritée quand on considère les problèmes



(a)



(b)

**1–15 Restauration de sites industriels abandonnés** (a) La Voie Haute de New York a été créée sur une voie ferrée surélevée abandonnée surplombant un environnement récemment réaménagé de restaurants, galeries et magasins. On peut voir des restes de la voie originelle entre les arbustes, plantes vivaces, herbes et arbres plantés le long d'une promenade populaire. (b) Des terrains humides récemment créés sur une ancienne base aérienne à Magnuson Park à Seattle (Washington) offrent un riche habitat aux plantes indigènes et à diverses espèces d'animaux sauvages, comme les libellules, les grenouilles, les canards, les hiboux, les faucons, les oiseaux aquatiques et chanteurs.

de société les plus cruciaux et les décisions difficiles auxquelles nous serons confrontés lorsqu'il faudra faire un choix parmi les solutions possibles pour les réduire. Selon un éditorial du numéro du 19 novembre 2010 de Science : « Les plantes sont essentielles pour la survie de notre planète – pour son écologie, sa biodiversité et son climat. » Notre propre avenir, l'avenir du monde et l'avenir de tous les types de plantes – que l'on considère les espèces individuelles ou leur participation à des systèmes dont dépend la vie et dans lesquels nous avons tous évolué – repose sur nos connaissances. Cet ouvrage s'adresse donc non seulement aux futurs botanistes, qu'ils soient enseignants ou chercheurs, mais aussi aux citoyens cultivés, aux scientifiques comme aux profanes, entre les mains desquels reposent ces décisions.

## RÉSUMÉ

**La photosynthèse est le mécanisme qui permet la capture de l'énergie solaire pour la production de molécules organiques**

Il existe seulement quelques types d'organismes – les plantes, les algues et certaines bactéries – capables de capter l'énergie solaire et de la fixer dans des molécules organiques par la photosynthèse. Pratiquement toute vie sur la Terre dépend, directement ou indirectement, des produits de ce processus.

**Les matériaux de construction chimique de la vie se sont accumulés dans les océans primitifs**

La planète Terre est âgée de quelque 4,6 milliards d'années. Les fossiles connus les plus anciens datent de 3,5 milliards d'années et ressemblent aux bactéries filamenteuses actuelles. Le mécanisme à l'origine des organismes vivants est sujet à discussion, mais il est généralement admis que la vie que nous connaissons est probablement apparue une seule fois sur la terre – et que tous les êtres vivants ont donc un ancêtre commun.

**Les organismes hétérotrophes sont apparus avant les autotrophes, les procaryotes avant les eucaryotes et les organismes unicellulaires avant les pluricellulaires**

Les hétérotrophes, organismes qui se nourrissent de molécules organiques ou d'autres organismes, furent les premières formes de vie qui sont apparues sur la Terre. Les organismes autotrophes, capables de produire leurs propres aliments par photosynthèse, sont apparus il y a au moins 3,4 milliards d'années. Jusqu'à il y a environ 2,1 milliards d'années, les procaryotes – archées et bactéries – étaient les seuls organismes existants. Les eucaryotes, avec leurs cellules plus grosses et plus complexes, sont apparus à cette époque. Les eucaryotes pluricellulaires ont commencé à évoluer il y a au moins 650 millions d'années et ils ont commencé à envahir la terre ferme il y a environ 450 millions d'années.

Avec l'arrivée de la photosynthèse libérant l'oxygène, où les molécules d'eau sont scindées et l'oxygène est libéré, cet oxygène a commencé à s'accumuler dans l'atmosphère. La présence de l'oxygène libre a permis aux organismes de dégrader les produits de la photosynthèse riches en énergie par la respiration aérobie.

**La colonisation de la terre ferme a été liée à l'évolution de structures permettant la collecte de l'eau et la réduction des pertes d'eau**

La plupart des plantes sont terrestres, elles ont développé un certain nombre de caractéristiques spécialisées qui les ont adaptées à la vie sur la terre ferme. Ces caractéristiques sont surtout visibles dans le groupe dominant, celui des plantes vasculaires. Il s'agit entre autres d'une cuticule cireuse, percée d'ouvertures spécialisées, les stomates, permettant les échanges gazeux, et d'un système conducteur efficace. Ce système comprend le xylème, par lequel l'eau et les minéraux passent des racines aux tiges et aux feuilles, et le phloème, qui transporte les produits de la photosynthèse dans toutes les parties de la plante. Les plantes s'allongent par croissance primaire et leur diamètre augmente par croissance

secondaire, grâce à l'activité des méristèmes, tissus perpétuellement jeunes capables d'ajouter indéfiniment des cellules à l'organisme végétal.

### **Les écosystèmes sont des unités relativement stables et intégrées dépendant des organismes photosynthétiques**

Quand les plantes ont évolué, elle en sont venues à constituer des biomes, vastes assemblages de plantes et d'animaux. Les systèmes interactifs composés de biomes et de leur environnement non vivant sont des écosystèmes. Les hommes, apparus il y a environ 2 millions d'années, ont développé l'agriculture il y a environ 10 500 ans, permettant une croissance énorme de leurs populations. Ils sont ensuite devenus la force écologique dominante sur terre. Ils ont appliqué leur connaissance des plantes pour entretenir leur propre développement et ils continueront en ce sens dans l'avenir d'une façon de plus en plus importante.

### **L'ingénierie génétique permet aux scientifiques de transférer des gènes entre organismes totalement différents**

Grâce à l'ingénierie génétique, les biologistes sont devenus capables de transférer des gènes d'une espèce à une autre totalement différente. L'ingénierie génétique a déjà abouti à la mise au point de plantes transgéniques possédant des caractéristiques utiles comme une meilleure valeur nutritive et la résistance à certains parasites et maladies.

## **QUESTIONS**

1. Quelle est la source probable de matière première incorporée dans les premières formes de vie ?
2. Quels critères utiliseriez-vous pour savoir si une entité est une forme de vie ?
3. Quel rôle l'oxygène a-t-il joué dans l'évolution de la vie sur terre ?
4. De quels avantages les plantes terrestres jouissent-elles par rapport à leurs ancêtres aquatiques ? Pouvez-vous trouver des inconvénients au fait d'être une plante terrestre ?
5. Les plantes ne sont pas seulement une source de nourriture ; elles interviennent en outre dans nos vies par des voies innombrables. Combien de ces voies pouvez-vous citer ? Avez-vous remercié une plante verte aujourd'hui ?
6. La connaissance de la botanique – des plantes, champignons, algues et bactéries – est essentielle si nous voulons comprendre comment fonctionne le monde. Comment cette connaissance est-elle importante pour s'attaquer aux problèmes d'aujourd'hui et de demain ?





## SECTION 1

---

# BIOLOGIE DE LA CELLULE VÉGÉTALE

---

◀ Les plantes captent l'énergie solaire et l'utilisent pour synthétiser les molécules organiques essentielles à la vie. Ce mécanisme – la photosynthèse – a besoin d'un pigment vert, la chlorophylle, présent dans les feuilles de cette plante de prunier de Virginie (*Prunus virginiana*). Les molécules organiques produites par la photosynthèse fournissent à la fois l'énergie et les macromolécules de structure nécessaires à la plante, y compris les pigments (anthocyanes) quand les baies mûrissent et deviennent pourpre foncé.



# CHAPITRE 2

## Composition moléculaire des cellules végétales

◀ **Chimie des piments** Pendant la maturation des fruits du piment, leurs caroténoïdes sont synthétisés et leur couleur passe du vert au jaune et au rouge. La capsaïcine, molécule responsable de la sensation de brûlure lorsque nous mangeons du piment, écarte les mammifères herbivores, mais pas les oiseaux, qui consomment le fruit et disséminent les graines dans leurs déjections.

### PLAN DU CHAPITRE

Les molécules organiques

Les glucides

Les lipides

Les protéines

Les acides nucléiques

Les métabolites secondaires

Tout ce qui existe sur la Terre – y compris tout ce que vous pouvez voir en ce moment, ainsi que l'air qui l'entoure – est fait d'éléments chimiques combinés de diverses façons. Les **éléments** sont des substances qui ne peuvent être décomposées en d'autres substances par des moyens ordinaires. Le carbone est un élément, comme l'hydrogène et l'oxygène. Parmi les 92 éléments naturellement présents sur terre, six seulement ont été sélectionnés au cours de l'évolution pour former la matière complexe, très organisée, des organismes vivants. Ces six éléments – carbone, hydrogène, azote, oxygène, phosphore et soufre (CHNOPS) – représentent 99 % du poids de toute matière vivante. Les propriétés spécifiques de chaque élément dépendent de la structure de ses atomes et de la façon dont ceux-ci peuvent interagir et s'unir à d'autres atomes pour former des **molécules**.

L'eau, molécule composée de deux atomes d'hydrogène et d'un atome d'oxygène ( $H_2O$ ) représente plus de la moitié de toute la matière vivante et plus de 90 % du poids de la plupart des tissus végétaux. En comparaison, les ions chargés électriquement, comme le potassium ( $K^+$ ), le magnésium ( $Mg^{2+}$ ) et le calcium ( $Ca^{2+}$ ) n'en représentent qu'environ 1 %. D'un point de vue chimique, presque tout le reste de l'organisme vivant est composé de **molécules organiques** – c'est-à-dire de molécules qui contiennent du carbone.

Dans ce chapitre, nous décrivons quelques types de molécules organiques que l'on rencontre dans les êtres vivants. Le

drame moléculaire est une vaste comédie avec, littéralement, des milliers d'acteurs. Une seule cellule bactérienne contient quelque 5 000 types différents de molécules organiques et une cellule animale ou végétale en a au moins deux fois plus. Cependant, comme nous l'avons déjà vu, ces milliers de molécules ne sont composées que d'un nombre relativement faible d'éléments. De même, un nombre relativement faible de types moléculaires ont une importance majeure dans les systèmes vivants. Il faut considérer ce chapitre comme une introduction aux principaux acteurs du drame. L'action commence à se dérouler dans le chapitre suivant.

### POINTS DE REPÈRE

Quand vous aurez lu ce chapitre, vous devriez pouvoir répondre aux questions suivantes :

1. Quels sont les quatre types principaux de molécules organiques trouvés dans les cellules végétales et quelles sont, pour chacun, les sous-unités structurales de base et leurs principales fonctions ?
2. Quel est le mécanisme responsable de la scission des quatre types de molécules organiques en leurs sous-unités et quel mécanisme est capable de les unir ?
3. Quelles sont les différences entre les polysaccharides qui servent de réserve d'énergie et les polysaccharides de structure ? Donnez quelques exemples de chacun.
4. Qu'est-ce qu'une enzyme et pourquoi les enzymes sont-elles importantes pour les cellules ?
5. Quelle est la différence entre l'ATP et l'ADP et pourquoi l'ATP est-il important pour les cellules ?
6. Quelle est la différence entre les métabolites primaires et les métabolites secondaires ?
7. Quels sont les principaux types de métabolites secondaires ? Donnez des exemples de chacun.

## Les molécules organiques

Le carbone possède des propriétés particulières de liaison qui permettent la formation d'une grande diversité de molécules organiques. Parmi les milliers de molécules organiques différentes se trouvant dans les cellules, quatre types principaux seulement constituent l'essentiel du poids sec des organismes vivants. Ce sont les **glucides** (composés de sucres et de chaînes de sucres), les **lipides** (qui contiennent le plus souvent des acides gras), les **protéines** (composés d'acides aminés) et les **acides nucléiques** (les ADN et les ARN, formés de molécules complexes, les nucléotides). Toutes ces molécules – glucides, lipides, protéines et acides nucléiques – consistent principalement en carbone et hydrogène, et la plupart contiennent en outre de l'oxygène. De plus, les protéines contiennent de l'azote et du soufre. Les acides nucléiques, de même que certains lipides, contiennent de l'azote et du phosphore.

## Les glucides

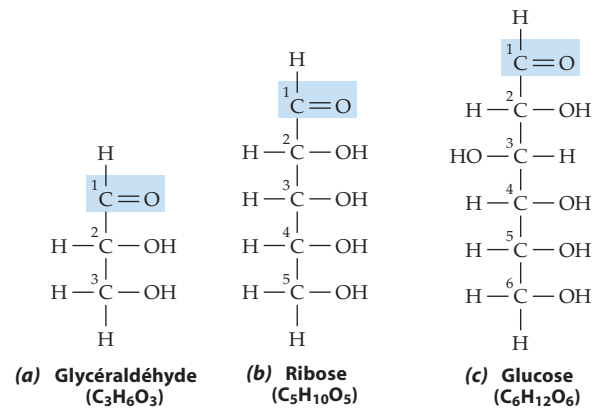
Les glucides sont les molécules organiques les plus abondantes dans la nature et ce sont les principales molécules de réserve d'énergie chez la plupart des organismes vivants. Ils sont aussi à la base de divers constituants structuraux des cellules vivantes. Les parois des cellules des jeunes plantes, par exemple, sont faites de cellulose (un polysaccharide) enrobée dans une matrice d'autres polysaccharides et de protéines.

Les glucides les plus simples sont de petites molécules appelées **sucres** ; les plus longs sont formés de sucres liés entre eux. Il existe trois types principaux de glucides, classés en fonction du nombre de sous-unités qu'ils contiennent. Les **monosaccharides** (« sucres simples »), comme le ribose, le glucose et le fructose, comportent une seule molécule de sucre. Les **disaccharides** (« deux sucres ») contiennent deux sous-unités unies par covalence. Les exemples familiers sont le saccharose (sucre de table), le maltose (sucre de malt) et le lactose (sucre du lait). La cellulose et l'amidon sont des **polysaccharides** (« nombreux sucres ») contenant de nombreuses sous-unités de sucre unies entre elles.

Les **macromolécules** (grosses molécules) telles que les polysaccharides, constituées de petites sous-unités semblables ou identiques, sont des **polymères** (« nombreuses parties »). Les sous-unités individuelles des polymères sont des **monomères** (« parties simples ») ; la **polymérisation** est la réunion progressive des monomères en polymères.

### Les monosaccharides fonctionnent comme matériaux de construction et comme sources d'énergie

Les monosaccharides, ou sucres simples, sont les glucides les plus simples. Ils sont formés d'une chaîne de carbones auxquels sont attachés des atomes d'hydrogène et d'oxygène dans la proportion d'un atome de carbone pour deux atomes d'hydrogène et un d'oxygène. On peut représenter les monosaccharides par la formule  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ , où  $n$  peut aller de 3 (comme dans  $\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$ ) à 7 (dans  $\text{C}_7\text{H}_{14}\text{O}_7$ ). Ces proportions sont à l'origine du terme *hydrate de carbone* (signifiant « carbone hydraté ») utilisé parfois pour désigner les sucres et les molécules plus grosses formées de sucres. La figure 2-1 donne des exemples de plusieurs monosaccharides communs. Remarquez que chaque monosaccharide possède une chaîne de carbones (le « squelette » carboné) avec un groupement hydroxyle ( $-\text{OH}$ ) attaché à chaque carbone sauf un. Le dernier atome de carbone est représenté par un groupement carbonyle ( $-\text{C}=\text{O}$ ). Ces groupements sont tous deux **hydrophiles**



### 2-1 Quelques monosaccharides biologiquement importants

(a) La glycéraldéhyde, sucre à trois carbones, est une source importante d'énergie et constitue le squelette carboné de base de nombreuses molécules organiques. (b) Le ribose, sucre à cinq carbones, se retrouve dans les acides nucléiques, ADN et ARN, et dans la molécule qui transporte l'énergie, l'ATP. (c) Le glucose, sucre à six carbones, a des fonctions importantes dans la cellule, pour la structure et le transport. Le carbone terminal le plus proche de la double liaison est le carbone 1.

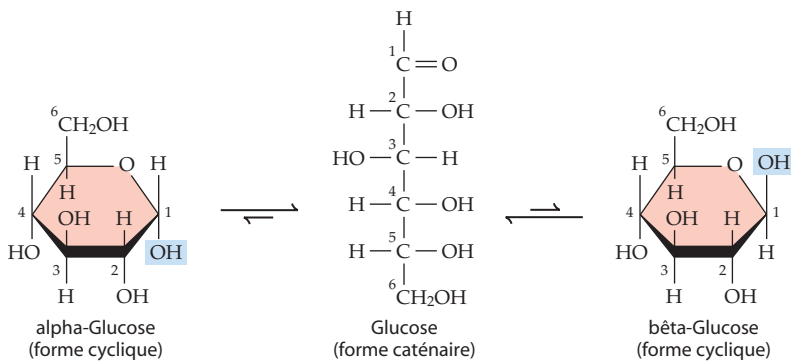
(« aimant l'eau ») et les monosaccharides, de même que beaucoup d'autres glucides, se dissolvent facilement dans l'eau. Les sucres à cinq (pentoses) et six (hexoses) carbones sont les monosaccharides les plus communs dans la nature. On les rencontre sous la forme d'une chaîne ouverte ou d'un cycle fermé, cette dernière forme étant en fait normalement présente en solution (figure 2-2). Quand le cycle se forme, le groupement carbonyle se transforme en groupement hydroxyle. Le groupement carbonyle est donc une caractéristique des monosaccharides en forme de chaîne, mais il est absent dans leur forme cyclique.

Les monosaccharides sont les matériaux de construction – les monomères – à partir desquels les cellules vivantes construisent les disaccharides, polysaccharides et autres glucides essentiels. En outre, le monosaccharide **glucose** est la forme sous laquelle le sucre est transporté dans le système circulatoire des hommes et des autres vertébrés. Nous verrons au chapitre 6 que le glucose et d'autres monosaccharides sont les principales sources d'énergie chimique pour les plantes comme pour les animaux.

### Le saccharose (disaccharide) est une forme de transport du sucre chez les plantes

Alors que, chez beaucoup d'animaux, ils sont habituellement transportés sous forme de glucose, les sucres sont souvent transportés sous forme de disaccharides chez les plantes et d'autres organismes. Le **saccharose**, disaccharide composé de glucose et fructose, est la forme utilisée pour le transport des sucres dans la plupart des végétaux, depuis les cellules photosynthétiques (principalement dans les feuilles) où il est produit, vers les autres parties de la plante. Le saccharose que nous consommons comme sucre de table est produit industriellement à partir de betteraves sucrières (racines hypertrophiées) et de canne à sucre (tiges), où il s'accumule après son transport au départ des portions photosynthétiques de la plante.

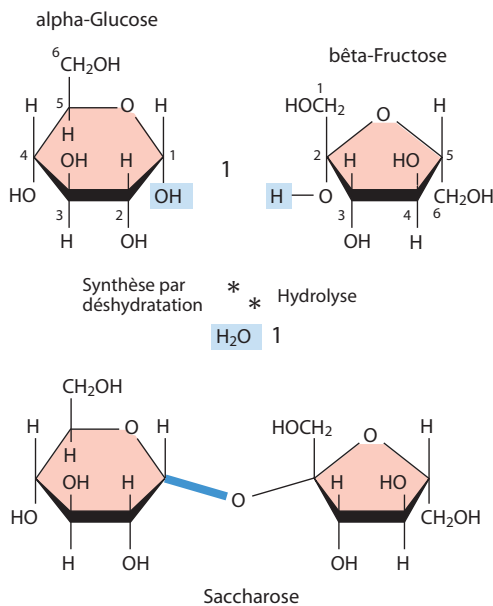
Lors de la synthèse d'un disaccharide à partir de deux monosaccharides, une molécule d'eau est enlevée et une liaison se forme entre les deux monosaccharides. Ce type de réaction



**2-2 Formes cyclique et caténaire du glucose** En solution aqueuse, le glucose, sucre à six carbones, est représenté par deux structures cycliques différentes en équilibre, alpha ( $\alpha$ ) et bêta ( $\beta$ ). Les molécules passent par la forme caténaire quand elles vont de l'une à l'autre de ces structures. La seule différence entre les deux structures cycliques est la position du groupement hydroxyle ( $\text{—OH}$ ) attaché au carbone 1 ; il se trouve sous le plan de l'anneau dans la forme alpha et au-dessus dans la forme bêta.

chimique, qui se produit lors de la formation du saccharose à partir de glucose et de fructose, est une **réaction de condensation** (avec perte d'une molécule d'eau) (figure 2-3). En fait, la production de la plupart des polymères organiques à partir de leurs sous-unités passe par une synthèse de déshydratation.

Lors de la réaction inverse – par exemple, lorsqu'un disaccharide est scindé en ses deux monosaccharides – une molécule d'eau s'ajoute. Cette scission, qui se produit quand un disaccharide est utilisé comme source d'énergie, est une **hydrolyse**, de *hydro*, « eau » et *lysis*, « rupture ». Les réactions d'hydrolyse libèrent de l'énergie : ce sont des mécanismes importants dans les transferts d'énergie dans les cellules. Au contraire, la réaction de condensation – l'inverse de l'hydrolyse – exige un apport d'énergie.



**2-3 Synthèse et dégradation du saccharose** Le sucre est généralement transporté dans les plantes sous la forme d'un disaccharide, le saccharose. Le saccharose est formé de deux monosaccharides unitaires, un alpha-glucose et un bêta-fructose unis par une liaison 1,2 (le carbone 1 du glucose est uni au carbone 2 du fructose). La synthèse du saccharose implique l'élimination d'une molécule d'eau (réaction de condensation). La nouvelle liaison chimique formée au cours de cette réaction est représentée en bleu. La réaction inverse – la scission du saccharose en ses monosaccharides – nécessite l'addition d'une molécule d'eau (hydrolyse). La synthèse de saccharose à partir de glucose et de fructose demande un apport énergétique de 5,5 kcal par mole. L'hydrolyse libère la même quantité d'énergie.

## Les polysaccharides interviennent dans le stockage de l'énergie ou comme matériaux de structure

Les polysaccharides sont des polymères constitués de monosaccharides unis en longues chaînes. Certains interviennent dans le stockage des sucres et d'autres ont un rôle structural.

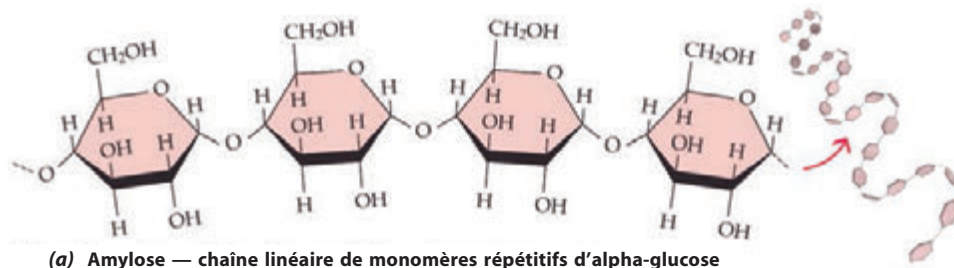
L'**amidon**, principal polysaccharide de réserve des plantes, est constitué de chaînes de molécules de glucose. Il y a deux formes d'amidon : l'**amylose** est une molécule non ramifiée et l'**amylopectine** est ramifiée (figure 2-4). L'amylose et l'amylopectine s'accumulent sous forme de grains d'amidon dans les cellules végétales. Le **glycogène**, polysaccharide de réserve habituel des procaryotes, des champignons et des animaux, est également composé de chaînes de molécules de glucose. Il ressemble à l'amylopectine, mais il est plus ramifié. Chez certaines plantes – particulièrement chez les céréales, comme le blé, le seigle et l'orge – les principaux polysaccharides de réserve dans les feuilles et les tiges sont des polymères de fructose appelés **fructanes**. Ces polymères sont solubles dans l'eau et peuvent être stockés à des concentrations beaucoup plus élevées que l'amidon.

Les polysaccharides doivent être hydrolysés en monosaccharides et disaccharides pour pouvoir être utilisés comme sources d'énergie ou transportés dans les systèmes vivants. La plante décompose ses réserves amylacées lorsque des monosaccharides et disaccharides sont nécessaires à la croissance et au développement. Nous hydrolysons ces polysaccharides lorsque notre système digestif décompose l'amidon stocké par les plantes dans des aliments comme le maïs (une céréale) et les pommes de terre (tubercules) : le glucose devient ainsi disponible pour l'alimentation de nos cellules.

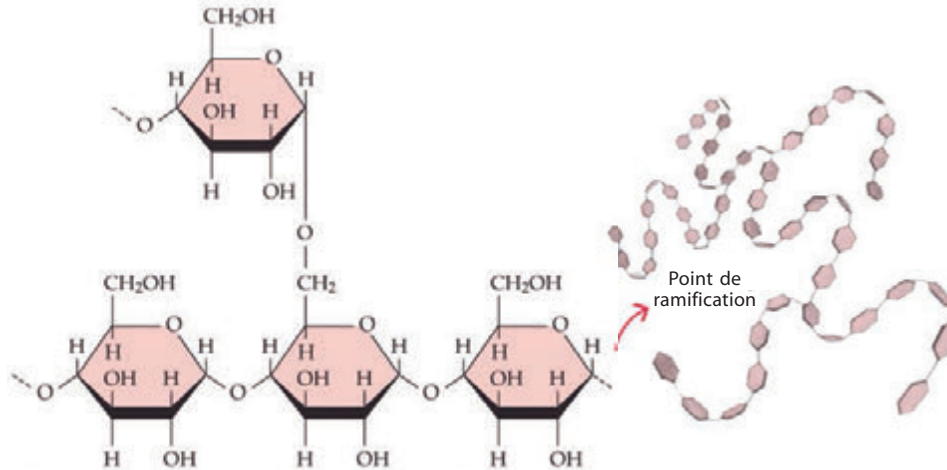
Les polysaccharides sont également des éléments structuraux importants. Dans les plantes, le composant principal de la paroi cellulaire est un polysaccharide, la **cellulose** (figure 2-5). En fait, la moitié de tout le carbone organique de la biosphère est contenue dans la cellulose, ce qui en fait la molécule organique connue la plus abondante. Le bois se compose d'environ 50 % de cellulose et les fibres de coton sont de la cellulose presque pure.

La cellulose est un polymère composé de monomères de glucose, comme le sont l'amidon et le glycogène, mais il y a des différences importantes. Presque tous les types de systèmes vivants peuvent facilement utiliser l'amidon et le glycogène comme combustible, mais quelques micro-organismes seulement certains procaryotes, protozoaires et champignons – et de très rares animaux – comme le lépisme (petit poisson d'argent) – peuvent hydrolyser la cellulose. Si les bovins, les termites et les blattes peuvent utiliser la cellulose comme source d'énergie, c'est parce qu'elle est dégradée par des micro-organismes vivant dans leur système digestif.

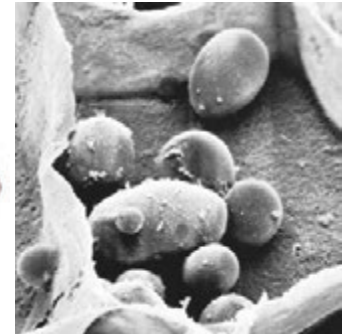
Pour comprendre les différences entre les polysaccharides de structure, comme la cellulose, et les polysaccharides de réserve,



(a) Amylose — chaîne linéaire de monomères répétitifs d'alpha-glucose



(b) Amylopectine — chaîne ramifiée de monomères répétitifs d'alpha-glucose



(c)

20 μm

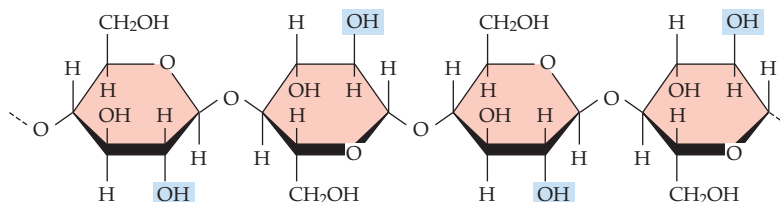
**2-4 L'amidon** Dans la plupart des plantes, les sucres de réserve sont stockés sous forme d'amidon. L'amidon est présent sous deux formes : l'une n'est pas ramifiée (amylose) et l'autre est ramifiée (amylopectine). (a) Une seule molécule d'amylose peut contenir au moins 1000 monomères d'alpha-glucose ; le carbone 1 d'un cycle glucose est uni au carbone 4 du suivant (on parle d'une liaison 1,4), formant une longue chaîne non ramifiée qui s'enroule en une spirale uniforme. (b) Une molécule d'amylopectine peut comporter au moins

1 000 à 6 000 monomères d'alpha-glucose ; de courtes chaînes d'environ 8 à 12 monomères d'alpha-glucose forment des ramifications à partir de la chaîne principale à des intervalles de 12 à 25 monomères. (c) Les molécules d'amidon ont tendance à s'agglomérer en grains, peut-être à cause de leur spiralisation. Dans cette photomicrographie électronique à balayage d'une cellule d'un tubercule de pomme de terre (*Solanum tuberosum*), les structures sphériques sont des grains d'amidon.

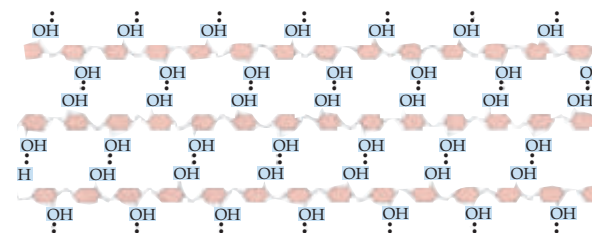
comme l'amidon et le glycogène, nous devons revenir à la molécule de glucose. Vous vous souviendrez que cette molécule est fondamentalement une chaîne de six atomes de carbone ; si, comme c'est le cas dans la cellulose, elle est en solution, elle prend une forme cyclique. L'anneau peut se fermer de deux façons différentes (figure 2-2) : les formes cycliques sont l'alpha-glucose et le bêta-glucose. Les formes alpha ( $\alpha$ ) et bêta ( $\beta$ ) sont en équilibre, un certain nombre de molécules passant sans cesse d'une forme à l'autre ; la forme en chaîne se situe entre les deux. L'amidon et le glycogène sont entièrement formés de sous-unités d'alpha-glucose (figure 2-4), alors que la cellulose ne comporte que des

sous-unités de bêta glucose (figure 2-5). Cette différence en apparence minime a une conséquence profonde sur la structure tridimensionnelle des molécules de cellulose, qui sont longues et non ramifiées. Il en résulte que la cellulose est inaccessible aux enzymes qui dégradent facilement les polysaccharides de réserve. Dès que les molécules de glucose sont incorporées à la paroi cellulaire végétale sous forme de cellulose, elles ne peuvent plus servir de source d'énergie pour la plante.

Les molécules de cellulose forment la partie fibreuse de la paroi cellulaire des plantes. Ces longues molécules rigides se combinent pour former des microfibrilles composées chacune



(a)



(b)

**2-5 La cellulose** (a) La cellulose ressemble à l'amidon, puisqu'elle est formée de monomères de glucose avec des liaisons 1,4. Cependant, ses monomères sont du bêta-glucose, alors que l'amidon est composé d'alpha-glucose. (b) Les molécules de cellulose, groupées en microfibrilles, sont des composants structuraux importants des parois des cellules

végétales. Les groupements -OH (en bleu), qui sortent des deux côtés de la chaîne de cellulose, forment des liaisons hydrogène (pointillés) avec les groupements -OH des chaînes voisines, donnant ainsi des microfibrilles de molécules parallèles de cellulose unies par des liaisons croisées. Comparez la structure de la cellulose à celle de l'amidon de la figure 2-4.

de centaines de chaînes de cellulose. Dans les parois cellulaires, les microfibrilles de cellulose sont enrobées dans une matrice qui contient deux autres polysaccharides ramifiés complexes, les hémicelluloses et les pectines (voir figure 3-27, page 54). Les hémicelluloses stabilisent la paroi cellulaire en formant des liaisons hydrogène avec les microfibrilles de cellulose. Les pectines constituent la majeure partie de la lamelle mitoyenne, une assise de matière intercellulaire qui cimente les parois des cellules végétales contiguës. Les pectines, particulièrement abondantes dans certains fruits, comme les pommes et les canneberges, sont responsables de la gélification des confitures et des gelées.

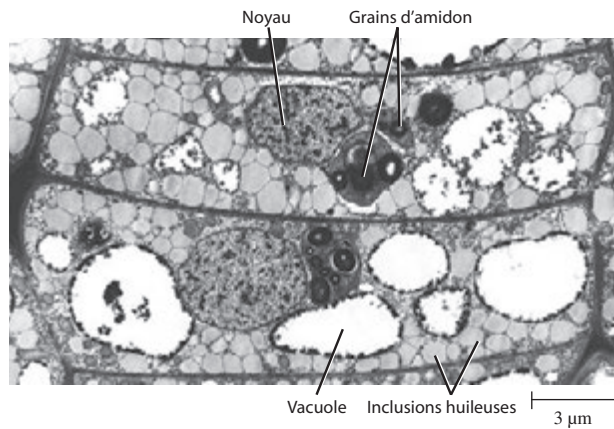
La **chitine** est un autre polymère structural important (figure 14-5). C'est le principal composant des parois cellulaires des champignons, ainsi que de l'enveloppe externe relativement dure, ou exosquelette, des insectes et des crustacés, comme les crabes et les homards. Le monomère de la chitine est la N-acétylglucosamine, formée d'une molécule de glucose à laquelle est ajouté un groupement azoté.

## Les lipides

Les lipides sont les graisses et les substances apparentées. Ils sont généralement **hydrophobes** (« craignant l'eau ») et sont donc insolubles dans l'eau. Les molécules de lipide sont utilisées pour le stockage de l'énergie – d'habitude sous forme de graisses et d'huiles – et pour la structure : c'est le cas des phospholipides et des cires. Les phospholipides sont des composants importants de toutes les membranes biologiques. Bien que certaines molécules lipidiques soient très volumineuses, ce ne sont pas, au sens strict, des macromolécules, parce qu'elles ne proviennent pas d'une polymérisation de monomères.

### Les graisses et les huiles sont des triglycérides qui stockent l'énergie

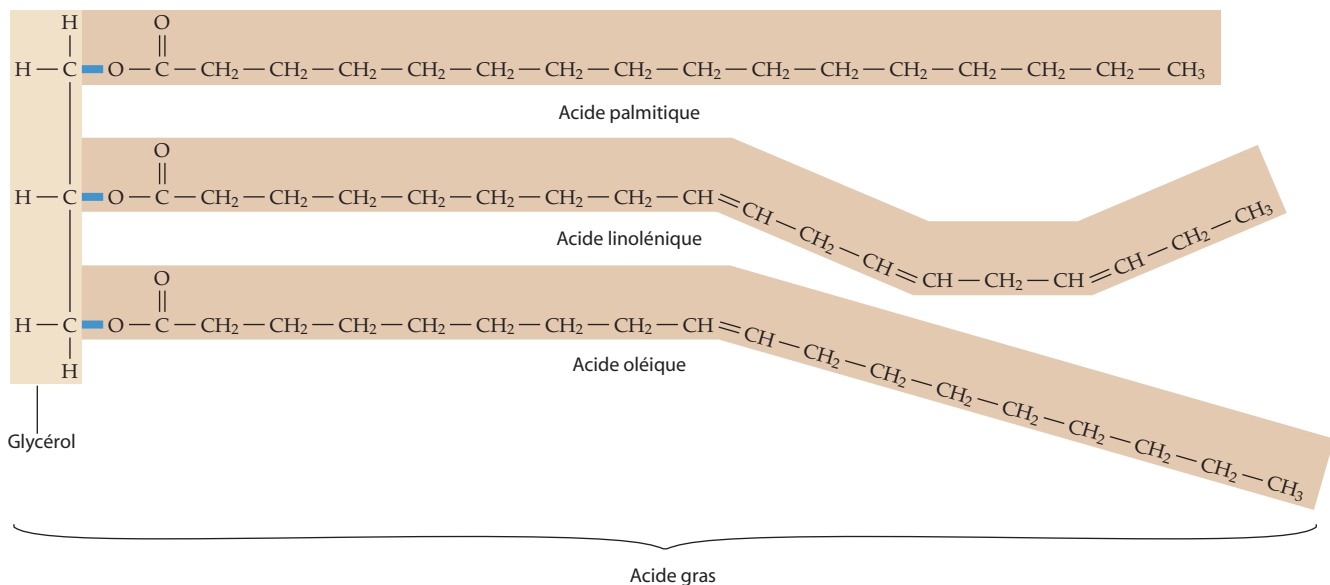
Les plantes, par exemple la pomme de terre, emmagasinent généralement des glucides sous forme d'amidon. Cependant, certaines plantes stockent également l'énergie alimentaire sous forme



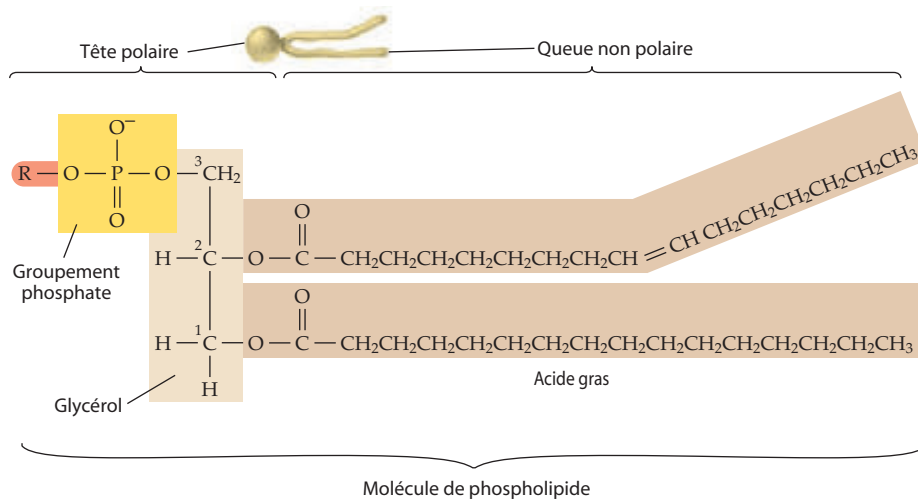
**2-6 Réserves d'huile et d'amidon** Deux cellules de la tige souterraine charnue (corme) d'*Isoetes muricata*. Pendant l'hiver, ces cellules contiennent de grandes quantités d'huile sous forme d'inclusions huileuses. En outre, des glucides, représentés par des grains d'amidon, se forment et sont stockés dans des structures cellulaires, les amyloplastes. On peut voir plusieurs vacuoles (cavités remplies de liquide) dans chacune de ces cellules.

d'huile (figure 2-6), particulièrement dans les graines et les fruits, comme dans les olives produites par les oliviers. Ne disposant que d'une capacité limitée de stockage des glucides (conservés sous forme de glycogène), les animaux transforment facilement en graisse les sucres en excès. Les graisses et les huiles possèdent une proportion de liaisons carbone-hydrogène à haute énergie supérieure à celle des glucides. Elles contiennent donc une énergie chimique supérieure. En moyenne, les graisses libèrent environ 9,1 kilocalories (kcal) par gramme, à comparer aux 3,8 kcal par gramme de glucide et 3,1 par gramme de protéine.

Les **graisses** et les **huiles** ont la même structure chimique (figure 2-7). Toutes sont formées de trois molécules d'acides gras unies à une molécule de glycérol. Comme pour la formation des disaccharides et polysaccharides à partir de leurs sous-unités, chacune de ces liaisons provient d'une **estérification** impliquant



**2-7 Un triglycéride** Les molécules de graisse et d'huile possèdent trois molécules d'acides gras liés (en bleu) à une molécule de glycérol (d'où le terme « triglycéride »). On voit ici trois acides gras différents. L'acide palmitique est saturé, les acides linoléique et oléique sont insaturés, ainsi que vous pouvez le voir aux doubles liaisons des chaînes hydrocarbonées.



## 2-8 Un phospholipide

Une molécule de phospholipide est constituée de deux molécules d'acides gras unis à une molécule de glycérol, comme dans un triglycéride, mais le troisième carbone du glycérol est lié au groupement phosphate qui fait partie d'une autre molécule. La lettre « R » représente l'atome ou le groupe d'atomes composant le reste de cette molécule. La queue du phospholipide est non polaire et ne possède pas de charge : elle est donc hydrophobe (insoluble dans l'eau) ; la tête polaire qui contient les groupements phosphate et R est hydrophile (soluble dans l'eau).

la libération d'une molécule d'eau. Les molécules de graisse et d'huile, appelées aussi **triglycérides** (ou triglycérols), ne renferment pas de groupements polaires (hydrophiles). Ces molécules non polaires ont tendance à s'agglutiner dans l'eau, de la même façon que les gouttelettes de graisse ont tendance à se rassembler, par exemple à la surface d'un bouillon. Les molécules non polaires sont donc hydrophobes, insolubles dans l'eau.

Vous avez sans doute entendu parler souvent de graisses « saturées » et « insaturées ». D'un acide gras dépourvu de doubles liaisons entre les atomes de carbone, on dit qu'il est **saturé**. Chaque atome de carbone de la chaîne a formé des liaisons covalentes avec quatre autres atomes et toutes ses possibilités de liaison sont donc comblées. Par contre, un acide gras est **insaturé** quand certains de ses atomes de carbone sont unis par des doubles liaisons. Les atomes de carbone unis par des doubles liaisons sont capables de former des liaisons supplémentaires avec d'autres atomes.

La nature physique d'une graisse est déterminée par la longueur des chaînes de carbone des acides gras et par le degré de saturation ou d'insaturation de ces acides. La présence de doubles liaisons dans les graisses insaturées provoque, dans les chaînes d'acides gras, la formation de replis qui empêchent un empaquement dense des molécules. Il en résulte une tendance à l'abaissement du point de fusion de la graisse et les graisses insaturées sont donc plutôt liquides (huileuses) à température ordinaire. Chez les plantes, on en trouve des exemples dans les huiles de carthame, d'arachide et de maïs, qui proviennent toutes de graines riches en huile. Des exceptions importantes sont l'huile de coco, l'huile de palme et l'huile de palmiste qui sont des huiles d'origine végétale presque entièrement saturées. Les graisses animales et leurs dérivés, comme le beurre et le lard, contiennent des acides gras fortement saturés et sont habituellement solides à la température ordinaire. Les termes *graisse* et *huile* font donc généralement référence à l'état physique du triglycéride. Les graisses sont des triglycérides habituellement solides à température ordinaire, alors que les huiles sont normalement liquides.

**Les phospholipides sont des triglycérides modifiés qui font partie des membranes cellulaires**

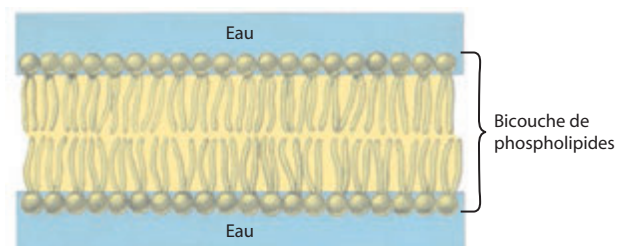
Les lipides, particulièrement les phospholipides, ont des rôles structuraux très importants, spécialement dans les membranes cellulaires. Comme les triglycérides, les **phospholipides** sont composés de molécules d'acides gras fixées à un glycérol. Dans les phospholipides, cependant, le troisième carbone de la molécule de glycérol est occupé non par un acide gras, mais par un groupement phosphate auquel est généralement attaché un autre groupement polaire

(figure 2-8). Par conséquent, la molécule de phospholipide possède une extrémité polaire hydrophile, et donc soluble dans l'eau, alors que l'extrémité acide gras est hydrophobe et insoluble. En solution aqueuse, les phospholipides ont tendance à former un film superficiel, leurs « têtes » hydrophiles étant sous l'eau et leurs « queues » hydrophobes émergeant en surface. Si les phospholipides sont entourés d'eau, comme c'est le cas au sein de la cellule, qui est un milieu aqueux, ils ont tendance à s'aligner en une double couche – une **bicouche phospholipidique** – avec leurs têtes phosphate dirigées vers l'extérieur et leurs queues acide gras orientées les unes vers les autres (figure 2-9). Nous verrons plus loin, au chapitre 4, que ces configurations sont importantes non seulement pour la structure des membranes cellulaires, mais aussi pour leurs fonctions.

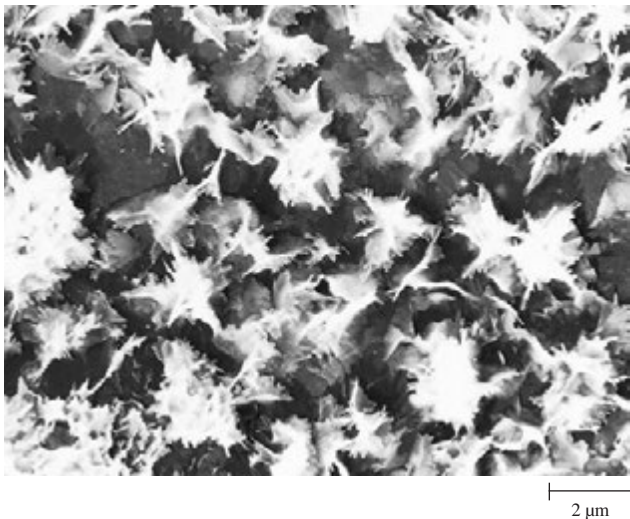
**La cutine, la subérine et les cires sont des lipides qui forment des barrières et limitent les pertes d'eau**

La **cutine** et la **subérine** sont des lipides particuliers ; ce sont des composants structuraux importants de beaucoup de parois cellulaires végétales. La principale fonction de ces lipides est de former une matrice dans laquelle sont enrobées des **cires** – composés lipidiques à longues chaînes. Combinées à la cutine ou à la subérine, les cires forment des assises empêchant les pertes d'eau et d'autres molécules à la surface des plantes.

Les parois externes des cellules épidermiques (les cellules superficielles) des feuilles et des tiges sont recouvertes d'une **cuticule** de protection caractéristique des surfaces végétales exposées à l'air. La cuticule est composée de cire enrobée dans la cutine (**cire cuticulaire**) ; elle est souvent recouverte d'une couche de **cire épicuticulaire** (figure 2-10). Lorsque vous frottez sur votre



**2-9 Bicouche de phospholipides** Entourés d'eau, les phospholipides se disposent spontanément en deux couches, leurs têtes hydrophiles orientées vers l'extérieur (dans l'eau) et leurs queues hydrophobes en dehors (à l'écart de l'eau). Cette disposition – une bicouche phospholipidique – est la structure de base des membranes cellulaires.



**2-10 Cire épicuticulaire** Photomicrographie électronique à balayage de la face supérieure d'une feuille d'eucalyptus (*Eucalyptus cloeziana*) montrant des dépôts de cire épicuticulaire. Sous ces dépôts se trouve la cuticule, constituée d'une ou plusieurs couches cireuses recouvrant les parois externes des cellules épidermiques. Les cires protègent les surfaces de la plante contre les pertes d'eau.

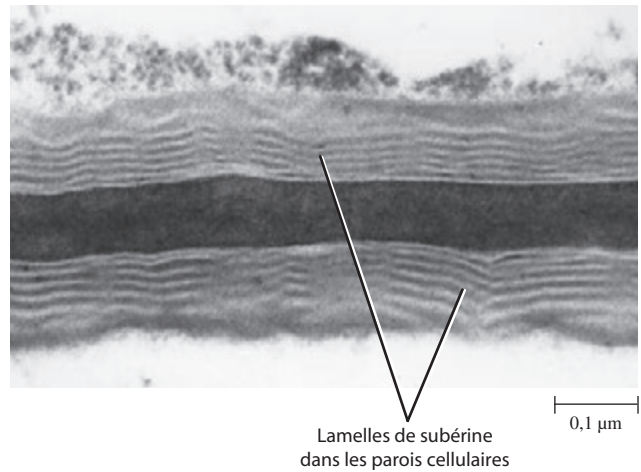
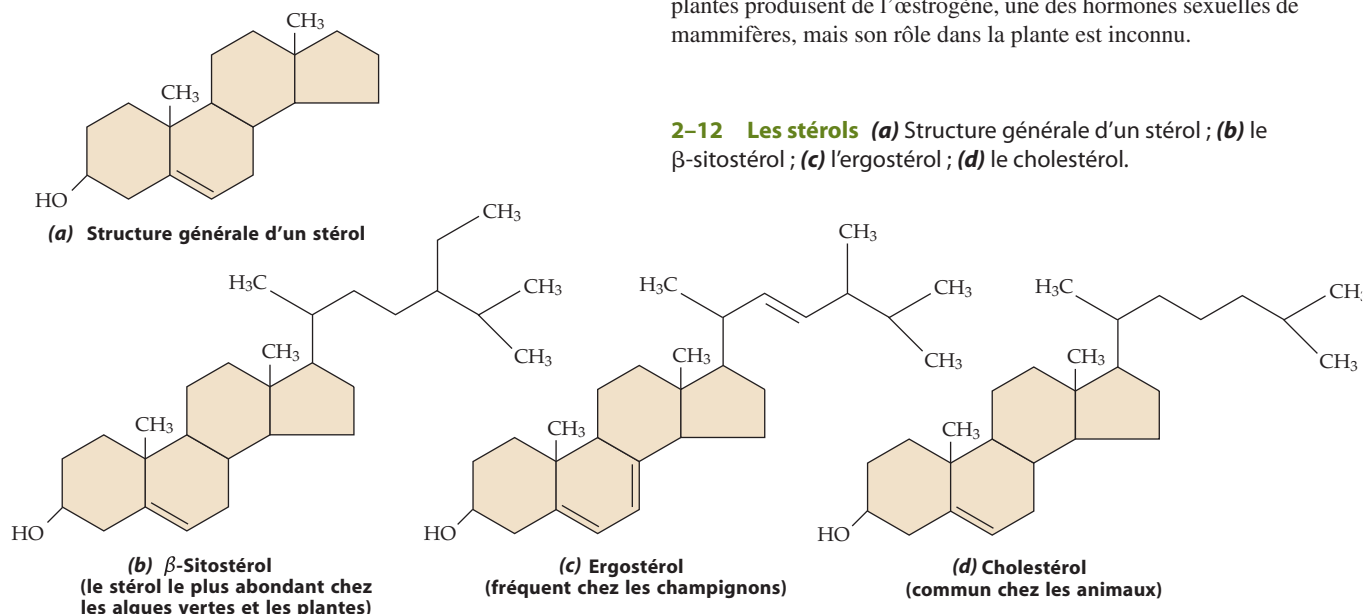
manche une pomme fraîchement cueillie, vous astiquez cette couche de cire épicuticulaire.

La subérine est un composant essentiel de la paroi des cellules de liège qui forment la partie externe de l'écorce. Au microscope électronique, les parois cellulaires contenant de la subérine (subérisées) ont un aspect lamellaire, montrant des bandes alternativement claires et foncées (figure 2-11).

Les cires sont les lipides les plus hydrofuges. La cire de carnauba, utilisée pour polir les voitures et les parquets, est récoltée à partir des feuilles du palmier à cire de carnauba (*Copernicia cerifera*) du Brésil.

### Les stéroïdes stabilisent les membranes cellulaires et fonctionnent aussi comme hormones

On peut facilement distinguer les stéroïdes des autres catégories de lipides par la présence de quatre cycles hydrocarbonés



**2-11 Lamelles de subérine** Photomicrographie électronique montrant les lamelles de subérine dans les parois qui séparent deux cellules corticales d'un tubercule de pomme de terre. Notez l'alternance des bandes claires et foncées. Les cellules corticales forment une couche protectrice superficielle pour des organes végétaux comme les tubercules de pomme de terre, ainsi que les tiges et racines ligneuses.

interconnectés. Dans les êtres vivants, des chaînes hydrocarbonées de longueurs diverses, ainsi que des groupements hydroxyle et/ou carbonyle peuvent être attachés à ce squelette : des molécules très diverses peuvent en dériver. Si un groupement hydroxyle est attaché au carbone 3, le stéroïde est un **stérol** (figure 2-12). Le sitostérol est le stérol le plus abondant dans les algues vertes et les plantes et l'ergostérol est fréquent dans les champignons. Le cholestérol, si commun dans les cellules animales, n'existe qu'à l'état de traces chez les plantes. Chez tous les organismes, à l'exception de la plupart des procaryotes, les stéroïdes sont des composants importants des membranes, où ils stabilisent les extrémités des phospholipides.

Les stéroïdes peuvent aussi fonctionner comme hormones. Par exemple, l'anthéridiol est un stérol fonctionnant comme attractif sexuel chez le champignon aquatique *Achlya bisexualis*, et un groupe de dérivés des stéroïdes appelé brassines favorise la croissance de certaines tiges. Il semble également que certaines plantes produisent de l'œstrogène, une des hormones sexuelles de mammifères, mais son rôle dans la plante est inconnu.

**2-12 Les stéroïdes** (a) Structure générale d'un stéroïde ; (b) le β-sitostérol ; (c) l'ergostérol ; (d) le cholestérol.

## Les protéines

Les protéines sont parmi les molécules organiques les plus abondantes. Dans la plupart des organismes vivants, elles représentent jusqu'à 50 % au moins du poids sec. Seules les plantes, avec leur forte teneur en cellulose, contiennent moins de 50 % de protéine. Les protéines ont des fonctions incroyablement diverses dans les systèmes vivants. Par leur structure, cependant, toutes les protéines obéissent au même schéma de base : ce sont toujours des polymères de molécules contenant de l'azote, les **acides aminés**, disposées en une séquence linéaire. Une vingtaine de types d'acides aminés sont utilisés par les systèmes vivants pour former les protéines. (Voir «Végétariens, acides aminés et azote», ci-dessous.)

Les molécules protéiques sont volumineuses et complexes, elles contiennent souvent au moins plusieurs centaines de monomères d'acides aminés. Le nombre possible de séquences différentes d'acides aminés, et donc la diversité potentielle des molécules protéiques, est énorme – presque aussi énorme que le nombre de mots différents que l'on peut écrire avec notre alphabet de 26 lettres. Les organismes ne synthétisent cependant qu'une

très faible partie des protéines théoriquement possibles. Une seule cellule de la bactérie *Escherichia coli*, par exemple, contient de 600 à 800 types différents de protéines à un moment donné, et une cellule animale ou végétale en a plusieurs fois autant. Un organisme complexe possède au moins plusieurs milliers de sortes différentes de protéines, chacune avec une fonction particulière, et chacune, grâce à sa nature chimique propre, spécifiquement adaptée à cette fonction.

Dans les plantes, les protéines sont surtout concentrées dans certaines graines (par exemple les graines des céréales et des légumineuses) : elles peuvent y atteindre 40% du poids sec. Ces protéines spécialisées fonctionnent comme réserves d'acides aminés qui seront utilisés par l'embryon, lorsque sa croissance reprendra à la germination de la graine.

### Les acides aminés sont les matériaux de construction des protéines

Chaque protéine est constituée d'acides aminés disposés avec précision. Tous les acides aminés ont la même structure de base ;

## VÉGÉTARIENS, ACIDES AMINÉS ET AZOTE

Comme les graisses, les acides aminés sont synthétisés dans les cellules vivantes à partir de sucres. Alors que les graisses ne contiennent que des atomes de carbone, d'hydrogène et d'oxygène – tous présents dans le sucre et l'eau de la cellule – les acides aminés contiennent également de l'azote. La plus grande partie de l'azote disponible à la surface du globe se trouve dans l'atmosphère sous une forme gazeuse. Quelques êtres vivants seulement, tous des micro-organismes, sont capables d'incorporer l'azote de l'air dans des composés – ammoniac, nitrites et nitrates – utilisables. C'est pourquoi une faible proportion seulement de la quantité d'azote existant sur la terre est disponible pour le monde vivant.

Les plantes incorporent l'azote de l'ammoniac, des nitrites et des nitrates dans des composés de carbone et d'hydrogène pour produire les acides aminés. Les animaux sont capables de synthétiser une partie de leurs propres acides aminés en utilisant, comme source d'azote, l'ammoniac provenant de leur régime alimentaire. Les acides aminés qu'ils ne peuvent synthétiser, appelés acides aminés essentiels, doivent provenir de leur alimentation, à partir soit de plantes, soit d'autres animaux qui ont consommé des plantes. Dans l'espèce humaine, les acides aminés essentiels pour l'adulte sont la lysine, le tryptophane, la thréonine, la méthionine, l'histidine, la phénylalanine, la leucine, la valine et l'isoleucine.

Pour profiter pleinement de ces acides aminés comme matériel de base des protéines, il est important qu'ils soient représentés à la bonne proportion dans l'alimentation.

Pendant de nombreuses années, les agronomes qui s'intéressaient aux peuples du monde souffrant de la faim ont porté leur attention sur le développement de plantes à haute production calorifique. On a cependant reconnu le rôle des plantes comme principale source d'acides aminés pour les populations humaines et, de ce fait, on a mis l'accent sur le développement de lignées de plantes alimentaires à haute teneur en protéines. Le développement de plantes telles que le maïs « à haute teneur en lysine », à fortes concentrations d'un ou de plusieurs acides aminés essentiels a été particulièrement important.

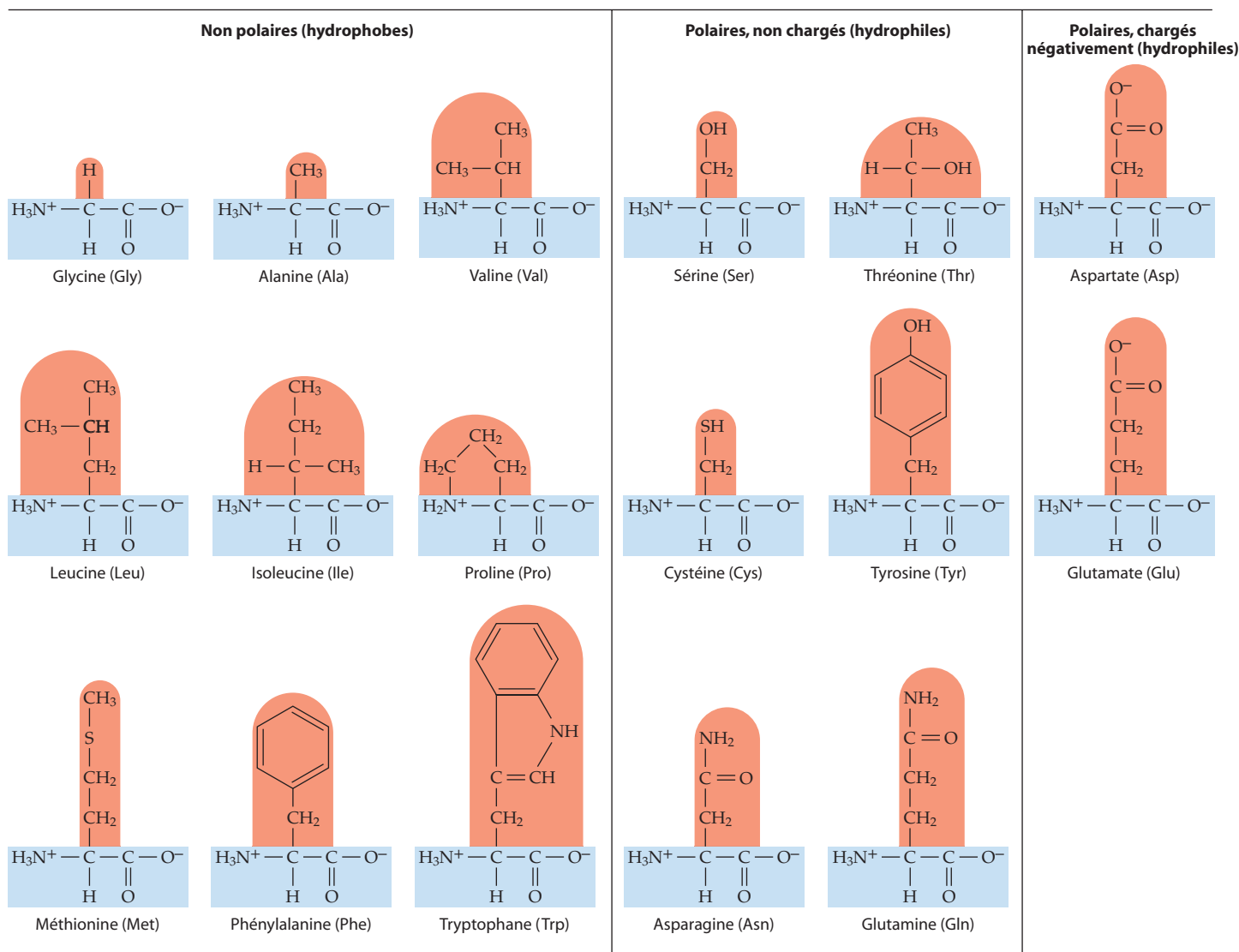
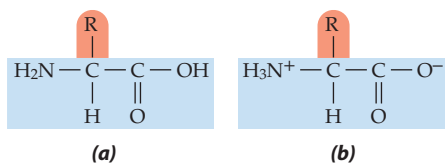
Les protéines requises représentent rarement un problème pour les végétariens qui consomment du lait, des œufs et d'autres produits laitiers. Ces aliments contiennent des quantités relativement élevées de protéines, avec un bon équilibre des acides aminés essentiels. Les végétariens, ou végétariens qui ne mangent aucun aliment d'origine animale, doivent être très attentifs à trouver assez de protéines exclusivement d'origine végétale. Les fèves, les noix et les grains complets sont des aliments végétaux riches en protéines. Un régime varié avec suffisamment de calories peut suffire à assurer une consommation adéquate de protéines. Les végétariens devraient aussi

être sûrs de trouver suffisamment de calcium (les légumes vert foncé sont une bonne source), de fer (fèves, graines et fruits secs) et particulièrement de vitamine B12 (à partir de levure alimentaire ou de suppléments vitaminés).

Une bonne approche permettant d'aboutir à un équilibre correct en acides aminés à partir de sources végétales est la combinaison d'aliments différents. Les haricots, par exemple, peuvent être déficients en tryptophane et en acides aminés contenant du soufre – la cystéine et la méthionine – mais ils constituent une source d'isoleucine et lysine suffisante à excellente. Le riz est déficient en isoleucine et lysine, mais il procure les autres acides aminés en quantité suffisante. Une combinaison de riz et de haricots donne donc une diète protéinique aussi adéquate que des œufs ou un steak, ce que certains végétariens semblent avoir appris depuis un certain temps.

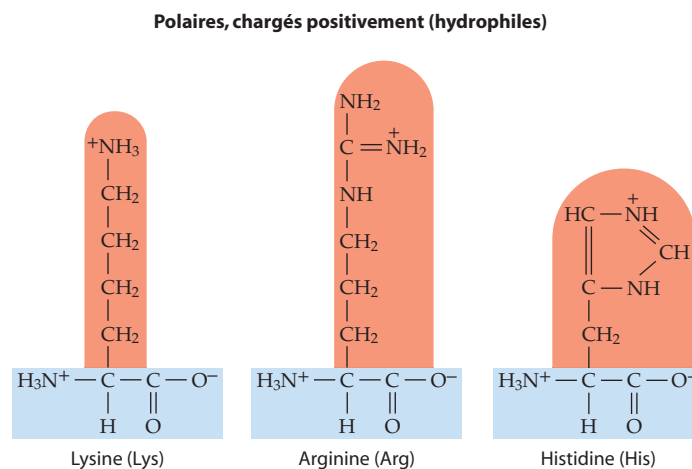


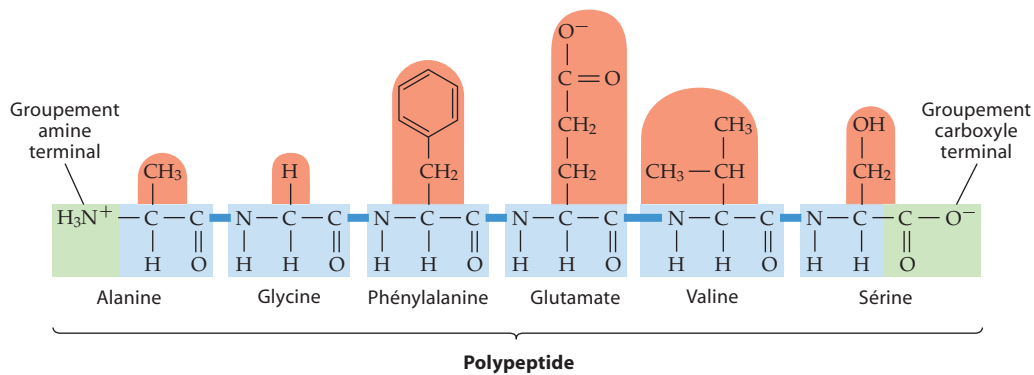
La consommation de divers légumes très colorés procure à notre organisme des fibres et des nutriments de valeur, entre autres les vitamines A, C et E, ainsi que le potassium, le zinc et le sélénium.



**2-13 Les acides aminés** **(a)** Formule générale d'un acide aminé. Chaque acide aminé possède un groupement amine ( $\text{—NH}_2$ ) et un groupement carboxyle ( $\text{—COOH}$ ) unis à un atome de carbone central. Un atome d'hydrogène et un groupement latéral (R) sont aussi unis au même atome de carbone. Cette structure de base est commune à tous les acides aminés, mais le groupement latéral R est différent dans chaque type d'acide aminé. **(b)** À pH 7, les groupements amine et carboxyle sont ionisés. **(c)** Les 20 acides aminés présents dans les protéines. Vous pouvez voir que la structure est essentiellement la même dans toutes ces molécules, mais que les groupements latéraux R diffèrent. Les acides aminés possédant des groupements R non polaires sont hydrophobes et, quand les protéines se replient sous leur forme tridimensionnelle, ces acides aminés ont tendance à se réunir à l'intérieur des protéines. Les acides aminés dont les groupements R sont polaires et non chargés sont relativement hydrophiles et habituellement situés à la surface des protéines. Les acides aminés dont les groupements R sont acides (chargés négativement) et basiques (chargés positivement) sont très polaires et donc hydrophiles ; ils se trouvent presque toujours à la surface des molécules protéiques. Tous les acides aminés sont représentés sous la forme ionisée qui prédomine à pH 7. Les lettres entre parenthèses à côté du nom de chaque acide aminé représentent l'abréviation courante de chacun.

**(c)**





**2-14 Un polypeptide** Les liaisons entre les résidus d'acides aminés sont des liaisons peptidiques (en bleu). Ces liaisons découlent de l'élimination d'une molécule d'eau (synthèse par déshydratation). Les liaisons se forment toujours entre le groupement carboxyle ( $-\text{COO}^-$ ) d'un acide aminé et le groupement amino ( $-\text{NH}_3^+$ ) du suivant. Par conséquent, la

structure de base d'un polypeptide est une longue molécule non ramifiée. La courte chaîne polypeptidique représentée ici contient six acides aminés différents, mais les protéines sont des polypeptides formés de plusieurs centaines et même jusqu'à 1 000 monomères liés. L'arrangement linéaire des acides aminés est la structure primaire de la protéine.

ils sont formés d'un groupement amine ( $-\text{NH}_2$ ), d'un groupement carboxyle ( $-\text{COOH}$ ) et d'un atome d'hydrogène, tous fixés à un atome de carbone central. Les différences découlent du fait que chaque acide aminé possède un groupement «R» – un atome ou un groupe d'atomes également uni au carbone central (figure 2-13a, b). C'est le groupement R (on peut considérer «R» comme étant le reste de la molécule) qui détermine l'identité de chaque acide aminé.

Il existe potentiellement des acides aminés très divers, mais 20 seulement interviennent dans la construction des protéines. Ces 20 acides aminés, toujours les mêmes, se retrouvent dans une cellule bactérienne, une cellule végétale ou une cellule de votre propre organisme. La figure 2-13 montre la structure complète des 20 acides aminés présents dans les protéines. Les acides

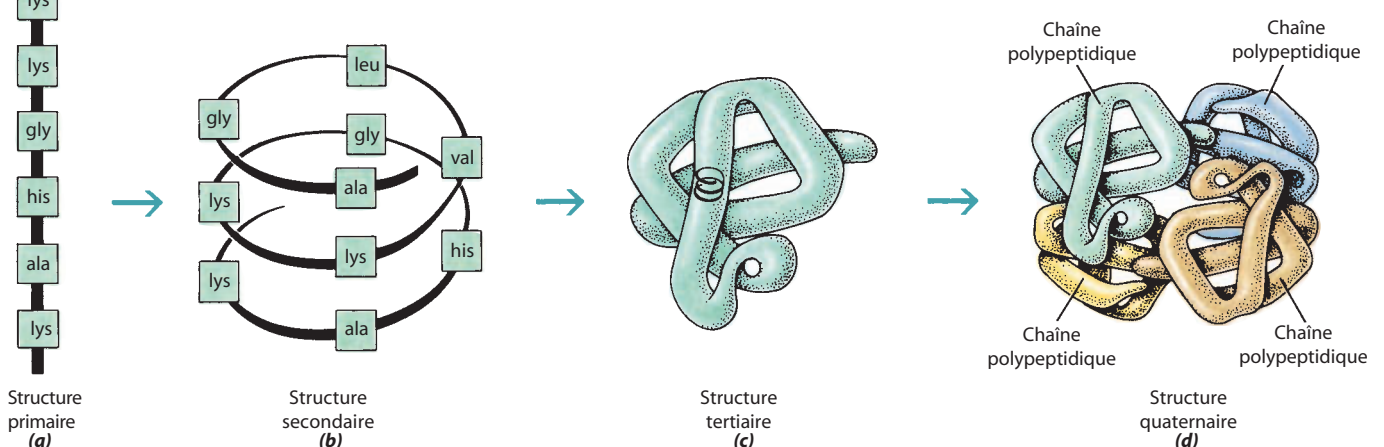
aminés sont groupés en fonction de leur polarité et de leur charge électrique, qui déterminent non seulement leurs propriétés individuelles, mais surtout celles des protéines qui en dérivent.

Un autre exemple de réaction de condensation avec perte d'une molécule d'eau se présente lorsque le groupement amine d'un acide aminé s'unit au groupement carboxyle de l'acide aminé voisin. Ce processus aussi demande de l'énergie. La liaison covalente formée est une **liaison peptidique** et la molécule qui provient de la liaison de nombreux acides aminés est un **polypeptide** (figure 2-14). Les protéines sont de gros polypeptides ; ces macromolécules peuvent avoir des poids moléculaires compris entre  $10^4$  et plus de  $10^6$ . En comparaison, l'eau a un poids moléculaire de 18 et le glucose un poids moléculaire de 180.

### On peut décrire la structure d'une protéine en se basant sur ses niveaux d'organisation

Dans une cellule vivante, une protéine s'assemble sous la forme d'une ou plusieurs longues chaînes polypeptidiques. La séquence linéaire des acides aminés est dictée par l'information contenue dans la cellule et constitue la **structure primaire** de la protéine (figures 2-14 et 2-15a). Chaque type de polypeptide possède une structure primaire différente – un seul « mot » (le polypeptide) étant formé d'une séquence unique de « lettres » (les acides aminés). La séquence des acides aminés détermine les caractéristiques structurales du polypeptide et donc les caractéristiques

**2-15 Les quatre niveaux d'organisation d'une protéine** (a) La structure primaire d'une protéine est la séquence linéaire des acides aminés unis par des liaisons peptidiques. (b) La chaîne polypeptidique peut s'enrouler en une hélice alpha, qui est une forme de structure secondaire. (c) L'hélice alpha peut se replier pour donner une structure globulaire tridimensionnelle, la structure tertiaire. (d) La combinaison de plusieurs chaînes polypeptidiques en une seule molécule fonctionnelle est la structure quaternaire. Les polypeptides peuvent être identiques ou non.

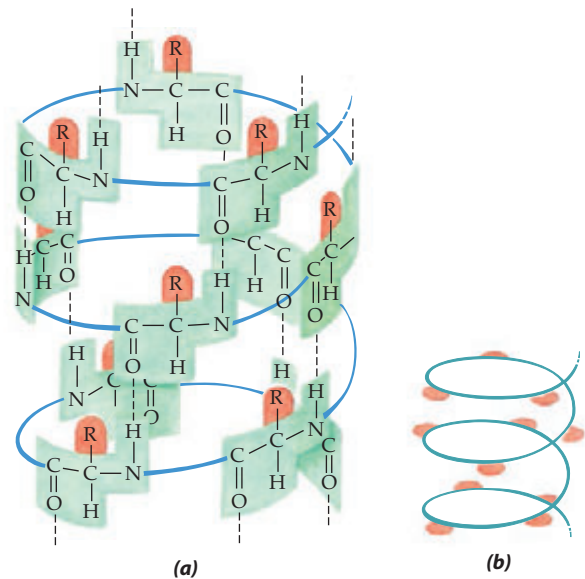


structurales et la fonction biologique de la protéine dont il fait partie. La moindre modification de la séquence peut altérer ou détruire le mode de fonctionnement de la protéine.

Quand une chaîne polypeptidique est assemblée dans la cellule, les interactions entre ses différents acides aminés font qu'elle se replie et prend une forme appelée sa **structure secondaire**. Les liaisons peptidiques étant rigides, une chaîne ne peut prendre qu'un nombre limité de formes. L'**hélice alpha** (figures 2-15b et 2-16) est l'une des deux structures secondaires les plus communes : sa forme est stabilisée par des liaisons hydrogène. Une autre structure secondaire commune est le **feuillet plissé bêta** (figure 2-17). Dans ce feuillet, les chaînes polypeptidiques sont alignées parallèlement et unies par des liaisons hydrogène, ce qui aboutit à une disposition en zigzag plutôt qu'à une hélice.

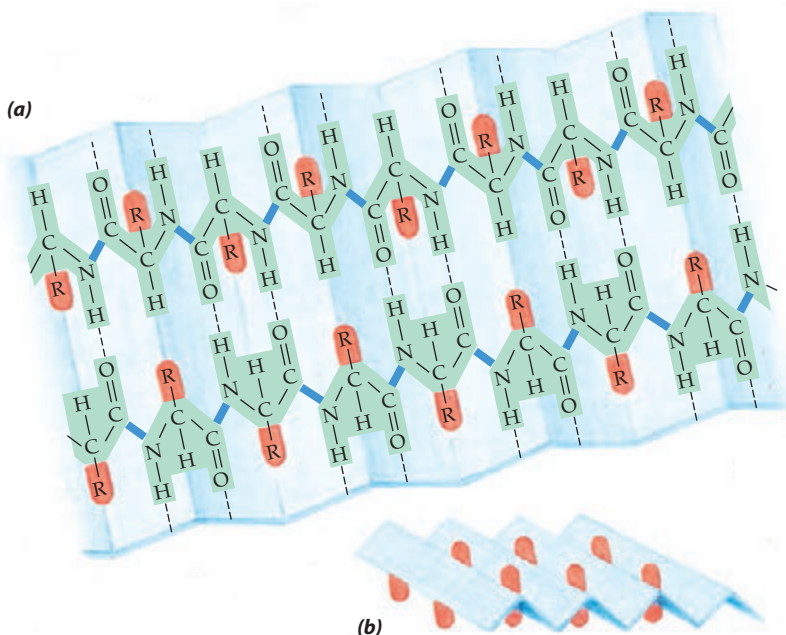
Les protéines possédant sur presque toute leur longueur une structure hélicoïdale ou un feuillet plissé sont des **protéines fibreuses**. Ces protéines fibreuses jouent des rôles divers et importants dans les structures, elles fournissent un support aux organismes et leur donnent une forme. Dans d'autres protéines, dénommées **protéines globulaires**, la structure secondaire se replie pour former une **structure tertiaire** (figure 2-15c). Pour certaines protéines, le pliage est spontané, c'est un mécanisme d'autoassemblage. Pour d'autres, des protéines, appelées **chaperons moléculaires**, facilitent le mécanisme en empêchant un pliage incorrect. Les protéines globulaires ont souvent une structure complexe, elles peuvent avoir plusieurs types de structures secondaires. La plupart des protéines actives en biologie, comme les enzymes, les protéines membranaires et les protéines de transport, sont globulaires, de même que les sous-unités d'importantes protéines de structure. Par exemple, les microtubules qui se trouvent à l'intérieur de la cellule sont formés d'un grand nombre de sous-unités sphériques : chacune est une protéine globulaire (voir figure 3-25).

La structure tertiaire résulte d'interactions complexes entre les groupements R des acides aminés individuels. Ces interactions proviennent d'attractions et de répulsions entre acides aminés possédant des groupements R polaires et de répulsions entre groupements R non polaires et les molécules d'eau du milieu.



**2-16 L'hélice alpha** (a) Des liaisons hydrogène, représentées par des traits interrompus, maintiennent la forme de l'hélice. Elles se forment entre l'atome d'oxygène à double liaison d'un acide aminé et l'atome d'hydrogène du groupement amine d'un autre acide aminé situé à une distance de quatre acides aminés le long de la chaîne. Les groupements R, qui apparaissent aplatis dans cette figure, s'étendent en réalité en dehors de l'hélice, comme on le voit en (b). Dans certaines protéines, pratiquement toute la molécule prend la forme d'une hélice alpha. Dans d'autres protéines, certaines régions seulement de la molécule possèdent cette structure secondaire.

En outre, les groupements R de deux cystéines, qui contiennent du soufre, peuvent former entre eux des liaisons covalentes. Ces liaisons, les **ponts disulfure**, bloquent des portions de molécule



**2-17 Le feuillet plissé bêta** (a) Les feuillets proviennent de l'alignement en zigzag des atomes qui constituent l'ossature des chaînes polypeptidiques. Le feuillet est stabilisé par des liaisons hydrogène entre chaînes contiguës. Les groupements R s'allongent au-dessus et en dessous des feuillets, comme on le voit en (b). Dans certaines protéines, deux ou plusieurs chaînes polypeptidiques sont alignées côte à côte et forment un feuillet plissé. Dans d'autres protéines, une seule chaîne polypeptidique se replie sur elle-même, de telle sorte que les portions voisines de la chaîne forment un feuillet plissé.

dans une position particulière et peuvent unir des polypeptides voisins.

La plupart des liaisons qui donnent à la protéine sa structure tertiaire ne sont pas covalentes et sont donc relativement faibles. Elles peuvent être rompues assez facilement par des changements physiques ou chimiques de l'environnement, comme la chaleur ou une augmentation de l'acidité. Cette dégradation de la structure est une **dénaturation**. La coagulation du blanc d'œuf à la cuisson est un exemple familier d'une dénaturation de protéine. Quand les protéines sont dénaturées, les chaînes polypeptidiques se déplient et la structure tertiaire est détruite, et l'activité biologique de la protéine disparaît. La plupart des organismes ne peuvent vivre à des températures extrêmement élevées ni en dehors d'une gamme spécifique de pH parce que leurs enzymes et les autres protéines deviennent instables et non fonctionnelles par dénaturation.

Beaucoup de protéines sont composées de plusieurs chaînes polypeptidiques. Ces chaînes peuvent être unies par des liaisons hydrogène, des ponts disulfure, des forces hydrophobes, des attractions entre charges positives et négatives ou, le plus souvent, par une combinaison de ces types d'interactions. Ce niveau d'organisation des protéines – l'interaction de deux ou plusieurs polypeptides – est appelée la **structure quaternaire** (figure 2-15d).

## Les enzymes sont des protéines qui catalysent les réactions chimiques dans les cellules

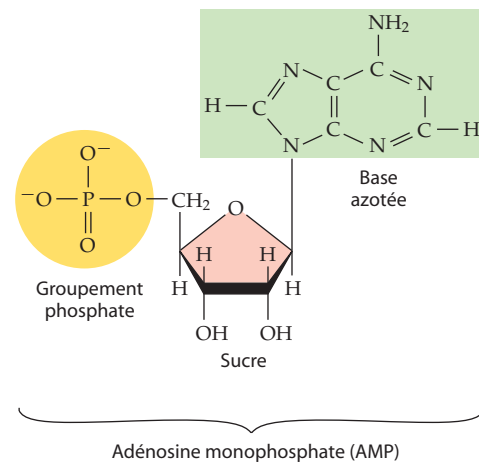
Les **enzymes** sont de grosses protéines globulaires complexes fonctionnant comme catalyseurs. Par définition, les **catalyseurs** sont des substances qui augmentent la vitesse d'une réaction chimique en abaissant l'énergie d'activation mais ne sont pas modifiées au cours du processus (voir figure 5-5). N'étant pas altérées, les molécules catalytiques peuvent servir indéfiniment et, de ce fait, elles sont généralement efficaces à de très faibles concentrations.

On désigne souvent les enzymes en ajoutant la terminaison *-ase* à la racine du nom du substrat (la ou les molécules qui interviennent dans la réaction). Ainsi, l'amylase catalyse l'hydrolyse de l'amylose (amidon) en molécules de glucose et la sucrase catalyse l'hydrolyse du saccharose (sucrose) en glucose et fructose. On connaît aujourd'hui près de 2 000 enzymes différentes, chacune capable de catalyser une réaction chimique spécifique. Le fonctionnement des enzymes dans les réactions biologiques est détaillé au chapitre 5.

## Les acides nucléiques

L'information qui contrôle la structure des protéines extrêmement diverses trouvées dans les organismes vivants est codée et traduite par des molécules appelées acides nucléiques. De même que les protéines sont constituées de longues chaînes d'acides aminés, les acides nucléiques sont composés de longues chaînes d'autres molécules, les **nucléotides**. Cependant, un nucléotide est une molécule plus complexe qu'un acide aminé.

Comme le montre la figure 2-18, un nucléotide est composé de trois parties : un groupement phosphate, un sucre à cinq carbones et une base azotée – molécule qui a les propriétés d'une base et contient de l'azote. La sous-unité sucre d'un nucléotide peut être soit le **ribose**, soit le **désoxyribose**, qui contient un atome d'oxygène de moins que le ribose (figure 2-19). Cinq bases azotées différentes peuvent se trouver dans les nucléotides qui font partie des acides nucléiques : l'adénine, la guanine, la thymine, la cytosine et l'uracile. Dans le nucléotide de la figure 2-18

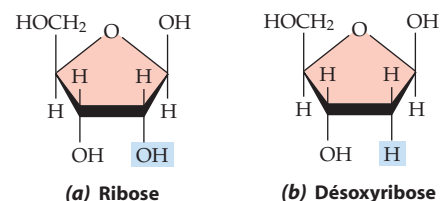


**2-18 Structure d'un nucléotide** Un nucléotide est formé de trois sous-unités différentes : un groupement phosphate, un sucre à cinq carbones et une base azotée. Dans ce nucléotide, la base azotée est l'adénine et le sucre est le ribose. Parce qu'il n'y a qu'un seul groupement phosphate, ce nucléotide est appelé adénosine monophosphate ou AMP.

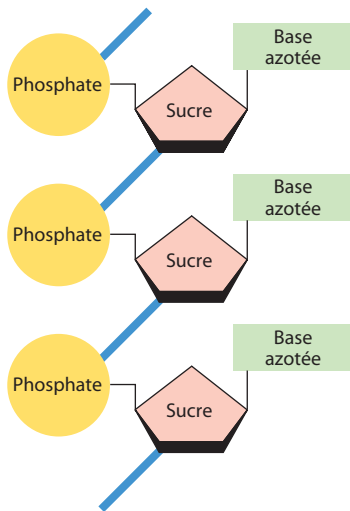
– l'adénosine monophosphate – la base azotée est l'adénine et le sucre est le ribose.

On trouve deux sortes d'acides nucléiques dans les organismes vivants. Dans l'**acide ribonucléique (ARN)**, le sucre du nucléotide est le ribose. Dans l'**acide désoxyribonucléique (ADN)**, c'est le désoxyribose. Comme les polysaccharides, les lipides et les protéines, l'ARN et l'ADN sont formés à partir de leurs sous-unités par des réactions de condensation. Il en résulte une macromolécule linéaire de nucléotides (figure 2-20). En particulier, les molécules d'ADN sont très longues : ce sont en fait les plus grosses molécules des cellules vivantes.

Bien que leurs composants chimiques soient très semblables, l'ADN et l'ARN jouent généralement des rôles biologiques différents. L'ADN est porteur des messages génétiques. Il renferme l'information, organisée en unités, les **gènes**, que nous-mêmes et les autres organismes héritons de nos parents. Les molécules d'ARN interviennent dans la synthèse des protéines en se servant de l'information fournie par l'ADN. Certaines molécules d'ARN fonctionnent comme catalyseurs de type enzymatique (les ribozymes). La découverte de la structure et des fonctions de l'ADN et de l'ARN a sans doute été la plus belle réussite de la recherche biologique dans l'étude moléculaire de la biologie. Dans la section 3, nous retracerons les événements qui ont conduit aux découvertes essentielles et nous étudierons en profondeur les



**2-19 Ribose et désoxyribose** Le sucre d'un nucléotide peut être soit (a) le ribose, soit (b) le désoxyribose. La différence structurale entre les deux sucres est surlignée en bleu. Les nucléotides de l'ARN contiennent le ribose et ceux de l'ADN contiennent le désoxyribose.



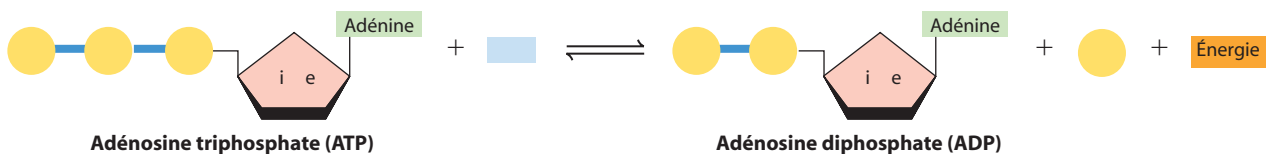
**2-20 Structure générale d'un acide nucléique** Les molécules d'acides nucléiques sont de longues chaînes de nucléotides dans lesquelles le sucre d'un nucléotide est uni au groupement phosphate du nucléotide suivant. La liaison covalente entre un nucléotide et le suivant – représentée ici en bleu – est formée par une réaction de condensation. Les molécules d'ARN consistent en une seule chaîne de nucléotides, comme on le voit ici. Par contre, les molécules d'ADN sont formées de deux chaînes de nucléotides enroulées l'une autour de l'autre en une double hélice.

merveilleux mécanismes – sur les détails desquels on continue encore à travailler – mis en oeuvre par les acides nucléiques.

### L'ATP est la monnaie énergétique de la cellule

En plus de leur rôle dans l'édification des acides nucléiques, les nucléotides ont une fonction indépendante et cruciale dans les systèmes vivants. Modifiés par l'addition de deux groupements phosphate supplémentaires, ils transportent l'énergie nécessaire à l'alimentation des nombreuses réactions chimiques qui se déroulent dans les cellules.

Dans les organismes vivants, le principal transporteur d'énergie pour la plupart des processus est la molécule d'**adénosine triphosphate**, ou **ATP**, représentée schématiquement à la figure 2-21. Remarquez les trois groupements phosphate. Les liaisons fixant ces groupements sont relativement faibles et peuvent être rompues assez facilement par hydrolyse. Les produits de la réaction la plus commune sont l'**ADP (adénosine diphosphate)**, un groupement phosphate et de l'énergie. Quand cette énergie est libérée, elle peut servir à entretenir d'autres réactions chimiques ou processus physiques dans la cellule (figure 2-21).



**2-21 Hydrolyse de l'ATP** Après l'addition d'une molécule d'eau à l'ATP, un groupement phosphate est enlevé de la molécule. Les produits de cette réaction sont l'ADP, un groupement phosphate libre et de l'énergie. Une grande quantité d'énergie est libérée pour chaque mole d'ATP hydrolysée. La réaction peut être inversée avec l'apport de 7 kcal par mole.

Au cours de la respiration, l'ADP est « rechargé » en ATP quand le glucose est oxydé en dioxyde de carbone et en eau, exactement comme votre portefeuille est « rechargé » quand vous touchez un chèque ou visitez un distributeur automatique. Au chapitre 6, nous verrons ce mécanisme plus en détail. Pour le moment, cependant, il est important de retenir que l'ATP est la molécule qui intervient directement dans la fourniture d'énergie à la cellule vivante.

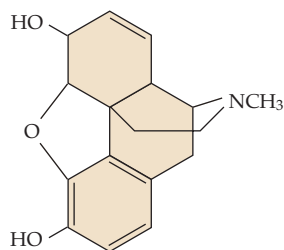
### Les métabolites secondaires

Historiquement, les composés produits par les plantes ont été séparés en métabolites primaires et secondaires. Par définition, les **métabolites primaires** sont des molécules présentes dans toutes les cellules végétales et nécessaires à la vie de la plante. Les sucres simples, les acides aminés, les protéines et les acides nucléiques sont des exemples de métabolites primaires. D'autre part, les **métabolites secondaires** ont une répartition limitée, dans la plante elle-même comme parmi les différentes espèces de végétaux. Ils ont d'abord été considérés comme des produits de rebut, mais on sait maintenant que les métabolites secondaires sont importants pour la survie et la propagation des plantes qui les produisent. Beaucoup fonctionnent comme signaux chimiques permettant à la plante de répondre aux contraintes de l'environnement. D'autres interviennent pour défendre la plante contre les herbivores, les pathogènes (organismes responsables de maladies) ou les compétiteurs. Certains assurent une protection contre les radiations solaires et d'autres encore facilitent la dispersion du pollen et des graines.

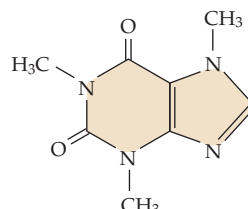
Comme on l'a signalé, les métabolites secondaires ne sont pas également répartis au sein de la plante. Ils sont typiquement produits dans un organe, tissu ou type cellulaire spécifique à des stades particuliers du développement (par exemple durant le développement de la fleur, du fruit, de la graine ou de la plantule). Certains, les **phytoalexines**, sont des substances antimicrobiennes produites uniquement après une blessure ou une attaque par des bactéries ou des champignons (voir page 57). Les métabolites secondaires sont produits à différents endroits de la cellule, mais ils sont emmagasinés surtout dans les vacuoles. En outre, leur concentration dans la plante varie souvent dans de grandes proportions au cours d'une période de 24 heures. Les trois classes principales de métabolites secondaires chez les plantes sont les alcaloïdes, les terpénoïdes et les substances phénoliques.

### Les alcaloïdes sont des composés azotés alcalins, parmi lesquels la morphine, la cocaïne, la caféine, la nicotine et l'atropine

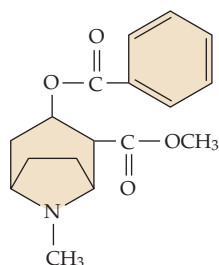
Les **alcaloïdes** figurent parmi les substances les plus importantes pour leurs propriétés pharmacologiques et médicinales. L'intérêt qu'on leur a porté reposait traditionnellement sur leur action physiologique et psychologique particulièrement violente chez l'homme.



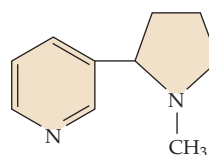
(a) Morphine



(c) Caféine



(b) Cocaïne



(d) Nicotine



**2-22 Quelques alcaloïdes physiologiquement actifs** (a) La morphine se trouve dans le latex libéré par des incisions dans les capsules de pavot (*Papaver somniferum*) ; (b) la cocaïne se trouve dans les feuilles de coca (*Erythroxylum coca*) ; (c) les fèves de café (*Coffea*) et les feuilles de thé (*Camellia*) contiennent de la caféine ; (d) les plantes du tabac cultivé (*Nicotiana tabacum*) contiennent de la nicotine.

Le premier alcaloïde identifié – en 1806 – fut la morphine, qui provient du pavot (*Papaver somniferum*). Il est actuellement utilisé en médecine comme analgésique (pour calmer la douleur) et pour contrôler la toux ; cependant, l'utilisation abusive de ce médicament peut conduire à une forte dépendance. On a maintenant isolé et identifié la structure de près de 10 000 alcaloïdes, comme la cocaïne, la caféine, la nicotine et l'atropine. La figure 2-22 montre la structure de certains alcaloïdes physiologiquement actifs.

La **cocaïne** provient du coca (*Erythroxylum coca*), arbuste ou petit arbre indigène des versants orientaux des Andes de Bolivie et du Pérou. Beaucoup de personnes vivant à haute altitude dans ces montagnes mâchent des feuilles de coca pour réduire les douleurs provoquées par la faim et la fatigue lorsqu'ils travaillent dans cet environnement rigoureux. Mâcher les feuilles, qui contiennent de faibles concentrations de cocaïne, est relativement inoffensif en comparaison du fait de fumer, de renifler ou d'injecter la cocaïne dans les veines. L'utilisation continue de la cocaïne et du « crack » qui en dérive peut avoir des effets physiques et psychologiques dévastateurs et peut conduire à la mort. La cocaïne a été utilisée comme anesthésique dans la chirurgie de l'oeil et pour les anesthésies locales par les dentistes.

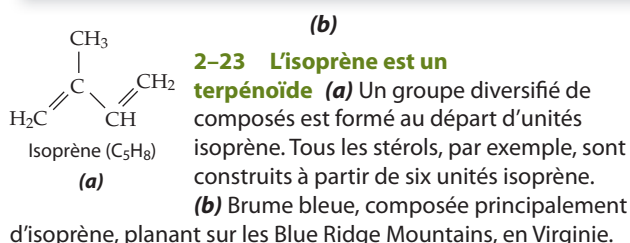
La **caféine**, que l'on trouve dans certaines plantes telles que le café (*Coffea arabica*), le thé (*Camellia sinensis*) et le cacao (*Theobroma cacao*) entre dans la préparation de boissons populaires. Elle a un effet stimulant. On a montré que les fortes concentrations de caféine présentes dans les plantules de caféier en développement sont très toxiques et létales à la fois pour les insectes et pour les champignons parasites. En outre, la caféine libérée par la plantule semble inhiber la germination d'autres graines à son voisinage et empêcher ainsi la croissance de compétiteurs. Ce mécanisme est l'**allélopathie**.

La **nicotine** est un autre stimulant, produit par les feuilles de tabac (*Nicotiana tabacum*). C'est un alcaloïde très toxique qui a beaucoup retenu l'attention en raison de l'intérêt suscité par la nocivité de la cigarette. La nicotine est synthétisée dans les racines et transportée vers les feuilles, où elle est contenue dans les vacuoles. Elle a une action répulsive efficace contre les attaques des herbivores et des insectes. La nicotine est synthétisée en réponse aux blessures et semble fonctionner comme une phytoalexine.

Les extraits contenant de l'**atropine**, provenant de la jusquiame d'Égypte (*Hyoscyamus muticus*) étaient utilisés par Cléopâtre au premier siècle avant le Christ pour dilater ses pupilles, dans l'espoir d'améliorer sa séduction. Au Moyen-Âge, les Européennes utilisaient les extraits riches en atropine de la belladone (*Atropa bella-donna*) dans le même but. L'atropine est aujourd'hui utilisée comme stimulant cardiaque, comme dilateur de la pupille pour l'examen de l'œil et comme antidote efficace en cas d'empoisonnement par certains gaz neurotoxiques.

### Les terpénoïdes sont composés d'unités isoprène et comprennent les huiles essentielles, le taxol, le caoutchouc et les glycosides cardiotoniques

Les **terpénoïdes**, appelés aussi terpènes, existent chez toutes les plantes et représentent de loin la plus vaste catégorie de métabolites secondaires, avec plus de 22 000 composés décrits. Le terpénoïde le plus simple est un hydrocarbure, l'isoprène ( $C_5H_8$ ). On peut classer tous les terpénoïdes en fonction du nombre de leurs unités isoprène (figure 2-23a). Les monoterpénoïdes, avec deux unités isoprène, les sesquiterpénoïdes (trois unités) et les diterpénoïdes (quatre unités terpène) sont des catégories usuelles. Une même plante peut synthétiser beaucoup de terpénoïdes différents



à différents endroits de l'organisme, dans des buts différents et à des stades différents de son développement.

L'**isoprène** lui-même est émis en quantités importantes par les feuilles de beaucoup d'espèces végétales ; on lui doit, pour une bonne part, la brume légère qui plane en été sur les collines et montagnes boisées (figure 2-23b). C'est aussi un composant du brouillard. L'isoprène, qui n'est émis qu'à la lumière, est synthétisé dans les chloroplastes à partir du dioxyde de carbone peu après la conversion de celui-ci en composés organiques par la photosynthèse. On peut se demander pourquoi les plantes produisent et émettent de telles quantités d'isoprène. Les recherches ont montré que les émissions d'isoprène sont plus fortes par jours chauds, et que la « couverture » d'isoprène peut aider la plante à supporter la chaleur en stabilisant les membranes photosynthétiques dans les cellules végétales.

Beaucoup de monoterpénoïdes et de sesquiterpénoïdes sont appelés **huiles essentielles** parce qu'en raison de leur volatilité, ils interviennent dans le parfum, ou essence, des plantes qui les produisent. Chez la menthe (*Mentha*), de grandes quantités de monoterpénoïdes volatils (menthol et menthone) sont synthétisées et stockées dans des poils glandulaires (trichomes), qui sont des excroissances épidermiques. Les huiles essentielles produites par les feuilles de certaines plantes éloignent les herbivores ; certaines les protègent des attaques par les champignons parasites et les bactéries ; on sait que d'autres sont allélopathiques. Les terpénoïdes des parfums floraux attirent les insectes pollinisateurs vers les fleurs.

Le **taxol** est un diterpénoïde très intéressant en raison de ses propriétés anticancéreuses. On a montré qu'il réduit les cancers de l'ovaire et du sein. Il y a un certain temps, la seule source de taxol était l'écorce de l'if du Pacifique (*Taxus brevifolia*). La récolte de toute l'écorce d'un arbre ne donnait qu'une très faible quantité de taxol (300 milligrammes seulement pour un arbre de 12 mètres et de 100 ans). En outre, le prélèvement de l'écorce tue

l'arbre. Heureusement, on a constaté que les extraits d'aiguilles de l'if d'Europe (*Taxus baccata*) et de *Taxus* arbustifs, ainsi que d'un champignon de l'if, pouvaient donner des composés du type taxol. On peut récolter les aiguilles sans détruire les ifs. On a aujourd'hui synthétisé le taxol en laboratoire, mais la technique de synthèse doit encore être affinée. Même dans ce cas, il sera peut-être plus économique de produire des formes commerciales de taxol à partir de sources naturelles.

Le plus gros terpénoïde connu est le **caoutchouc**, dont les molécules contiennent entre 400 et plus de 100 000 unités isoprène. On l'obtient commercialement à partir du **latex**, liquide laiteux produit par une plante tropicale, *Hevea brasiliensis*, appartenant à la famille des euphorbiacées (figure 2-24). Le latex est synthétisé dans des cellules ou dans une suite de cellules reliées entre elles et formant des tubes appelés laticifères. On a trouvé du caoutchouc chez quelque 1800 espèces de plantes, mais quelques-unes seulement en produisent suffisamment pour leur donner une valeur commerciale. Chez l'hévéa, le caoutchouc peut représenter de 40 à 50% du latex. On obtient le latex à partir de l'arbre à caoutchouc en pratiquant une incision en forme de V dans l'écorce. Un bec est inséré à la base de l'incision et le latex qui s'en écoule est



**2-24 Saignée de l'arbre à caoutchouc** On fait une incision dans le tronc de l'arbre à caoutchouc tropical, *Hevea brasiliensis*, pour la récolte du caoutchouc, présent dans le latex laiteux. Ces arbres cultivés sont saignés par un vieux villageois Iban dans l'île de Bornéo, en Malaisie.

récolté dans un bol fixé à l'arbre. Le latex est traité, le caoutchouc est extrait et comprimé en feuilles pour être envoyé aux usines.

Beaucoup de terpénoïdes sont des poisons, comme les **glycosides cardiotoniques**, dérivés de stérol capables de provoquer des crises cardiaques. Utilisés en médecine, les glycosides cardiotoniques peuvent ralentir ou stimuler les battements du cœur. Les digitales (*Digitalis*) sont la principale source des glycosides cardiotoniques les plus actifs, la digitoxine et la digoxine. Les glycosides cardiotoniques synthétisés par certaines espèces d'apocynacées leur procurent une défense efficace contre les herbivores. Chose intéressante, certains insectes ont appris à s'adapter à ces toxines. La chenille du papillon monarque, par exemple, se nourrit préférentiellement sur des *Asclepias* et accumule sans inconvénient les glycosides cardiotoniques dans son organisme (figure 2-25). Quand le papillon adulte quitte la plante hôte, les glycosides cardiotoniques amers le protègent contre les oiseaux prédateurs. L'ingestion de ces glycosides fait vomir les oiseaux, qui apprennent bien vite à reconnaître dès l'abord et à éviter d'autres monarques de couleur vive.

Les terpénoïdes jouent de multiples rôles chez les plantes. Certains sont des pigments photosynthétiques (les caroténoïdes) ou des hormones (les gibbérellines, l'acide abscissique), tandis que d'autres sont utilisés en tant que composants de la structure des membranes (les stérols) ou transporteurs d'électrons (l'ubiquinone, la plastoquinone). On parlera de toutes ces substances dans les chapitres suivants.

### Les flavonoïdes, les tanins, les lignines et l'acide salicylique sont des substances phénoliques

Les substances phénoliques englobent une vaste gamme de composés possédant tous un groupement hydroxyle ( $\text{—OH}$ ) attaché à un cycle aromatique (un anneau de six carbones avec trois doubles liaisons). Elles sont présentes dans presque toutes les plantes et l'on sait qu'elles s'accumulent dans toutes les parties de l'organisme (racines, tiges, feuilles, fleurs et fruits). Bien qu'il soit le groupe le plus étudié de métabolites secondaires, la fonction de beaucoup de produits phénoliques reste encore inconnue.

Les **flavonoïdes** sont des pigments solubles dans l'eau, présents dans les vacuoles ; ils constituent le plus grand groupe de composés phénoliques chez les plantes voir chapitre 20). Les flavonoïdes des vins rouges et du jus de raisin ont été bien étudiés parce qu'on a signalé qu'ils réduisent le taux de cholestérol dans le sang. On a décrit plus de 3 000 flavonoïdes différents et ce sont probablement les métabolites secondaires végétaux les mieux étudiés. Les flavonoïdes sont très répandus et répartis en plusieurs classes, comme les anthocyanes, les flavones et les flavonols. La gamme de couleur des **anthocyanes** va du rouge au pourpre et au bleu. La plupart des **flavones** et **flavonols** sont des pigments jaunâtres ou ivoire, certains sont incolores. Les flavones et les flavonols incolores peuvent modifier la couleur d'une plante en formant des complexes avec des anthocyanes et des ions métalliques. Ce phénomène, appelé **copigmentation**, est responsable de la couleur bleue intense des fleurs (figure 2-26).

Les pigments floraux agissent comme signaux visuels pour attirer les pollinisateurs, oiseaux et abeilles ; Charles Darwin et les naturalistes qui l'ont précédé et qui lui ont succédé reconnaissent déjà ce rôle. Les flavonoïdes interviennent également dans les interactions entre les plantes et d'autres organismes, comme les bactéries symbiotiques vivant dans les racines de plantes, ainsi que les bactéries pathogènes.

Par exemple, les flavonoïdes libérés par les racines des légumineuses peuvent stimuler ou inhiber les réponses spécifiques



(a)



(b)

**2-25 Asclepias et papillons monarque** (a) Une chenille du papillon monarque se nourrit sur un *Asclepias* : elle ingère et emmagasine les terpénoïdes toxiques (glycosides cardiotoniques) produits par la plante. La chenille, comme le papillon (b) deviennent ainsi immangeables et vénéreux. La coloration très visible de la chenille et du papillon est une mise en garde pour les prédateurs potentiels.



**2-26 Copigmentation** La couleur d'un bleu intense de ces fleurs de *Commelina communis* est la conséquence d'une copigmentation. Chez cette plante, l'association des molécules d'anthocyane et de flavone à un ion magnésium produit un pigment bleu, la comméline.

des différentes bactéries qui leur sont associées. Les flavonoïdes peuvent aussi assurer une protection à l'égard des radiations ultraviolettes.

Les armes dissuasives les plus importantes à l'égard des herbivores qui se nourrissent d'angiospermes (spermatophytes à fleurs) sont probablement les **tannins**, composés phénoliques présents à des concentrations relativement élevées dans les feuilles de plantes ligneuses très diverses. Leur goût amer repousse les insectes, reptiles, oiseaux et animaux supérieurs. Avant maturité, les assises externes des fruits contiennent souvent de fortes concentrations en tannins. L'homme utilise les tannins pour le tannage du cuir ; ils dénaturent les protéines du cuir et le protègent des attaques par les bactéries. Les tannins sont isolés dans les vacuoles, les autres composants de la cellule étant ainsi protégés (figure 2-27).

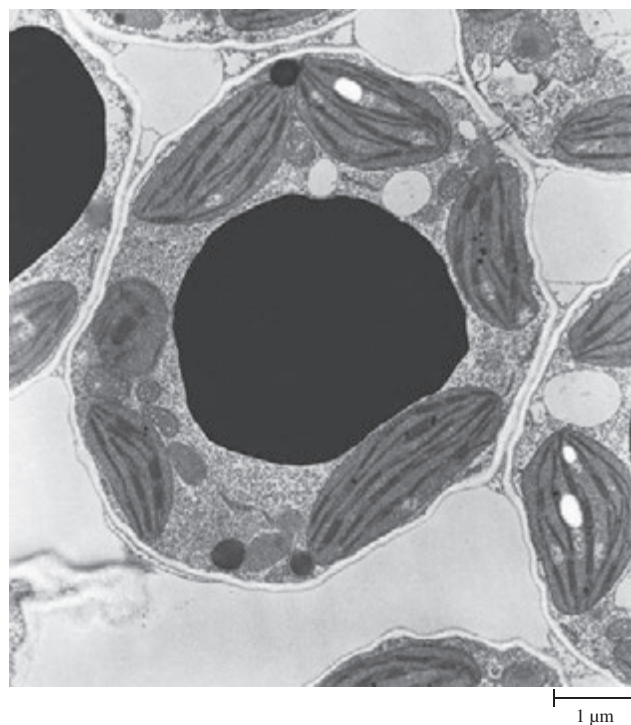
Contrairement aux autres composés phénoliques, les **lignines** se déposent dans la paroi cellulaire et non dans la vacuole. Après la cellulose, les lignines constituent le composé organique le plus abondant sur terre ; ce sont des polymères formés de trois types de monomères : le *p*-coumaryle, le coniféryle et les alcools sinapiques. La proportion de chacun des monomères diffère significativement suivant que la lignine provient de gymnospermes, d'angiospermes ligneuses ou de plantes herbacées. En outre, la composition monomérique des lignines varie beaucoup suivant les espèces, les organes, les tissus et même les fractions de paroi cellulaire.

La lignine est surtout importante pour la résistance à la compression et la rigidité qu'elle confère à la paroi cellulaire. On estime que la **lignification**, qui est le processus de dépôt de lignine, a joué un rôle primordial au cours de l'évolution des plantes terrestres. Bien que les parois cellulaires non lignifiées puissent

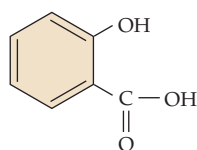
résister à de sérieuses forces de tension, elles sont très sensibles aux forces de compression dues à la gravité. Grâce à l'adjonction de lignine aux parois, il devenait possible, pour les plantes terrestres, d'augmenter leur taille et de développer un système de ramifications capable de supporter de grandes surfaces photosynthétiques.

La lignine augmente aussi l'imperméabilité de la paroi cellulaire à l'eau. Elle facilite donc le transport de l'eau vers le haut par les cellules conductrices du xylème en réduisant les fuites d'eau de ces cellules vers l'extérieur. En outre, la lignine contribue à l'ascension de l'eau dans les vaisseaux conducteurs en réduisant la tension générée par le courant ascendant (flux transpiratoire) de l'eau vers le sommet des plantes de grande taille (voir chapitre 30). Un autre rôle de la lignine se manifeste par son dépôt sur les parois cellulaires à la suite de blessures et d'attaques par les champignons. La lignine de blessure, comme on l'appelle, protège la plante contre les attaques des champignons en augmentant la résistance des parois à la pénétration mécanique, en les protégeant contre l'activité enzymatique du champignon et en réduisant la diffusion des enzymes et des toxines du champignon dans la plante. On a supposé qu'à l'origine, la lignine agissait comme agent antifongique et antibactérien et ce serait plus tard seulement, au cours de l'évolution des plantes terrestres, qu'elle serait intervenue dans le transport de l'eau et comme support mécanique.

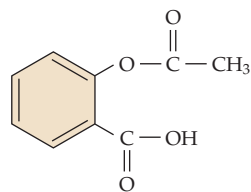
L'**acide salicylique**, principe actif de l'aspirine, s'est d'abord fait connaître par ses propriétés analgésiques. Il a été découvert par les anciens Grecs et les indigènes d'Amérique, qui calmaient la douleur en utilisant une infusion d'écorce de saule (*Salix*) (figure 2-28). Ce n'est que récemment cependant que l'on a découvert l'action de cet acide phénolique dans les tissus végétaux :



**2-27 Un tannin** Vacuole à tannin dans une cellule foliaire de la sensitive, *Mimosa pudica*. Le tannin, opaque aux électrons qui donne aux feuilles un goût désagréable, remplit complètement la vacuole centrale de cette cellule.



Acide salicylique

Acide acétylsalicylique  
(aspirine)

(a)



(b)

**2-28 L'acide salicylique** (a) Structure chimique de l'acide salicylique et de l'aspirine. (b) Saule (*Salix*) croissant sur la berge d'une rivière.

il joue un rôle essentiel dans le développement de la **résistance systémique acquise** ou **RSA**. La RSA se développe en réponse à une attaque locale par des bactéries, champignons ou virus pathogènes. Grâce à elle, d'autres parties de la plante jouissent d'une protection de longue durée à l'égard de pathogènes identiques ou non apparentés. L'acide salicylique déclenche probablement aussi la forte augmentation de température observée pendant la floraison des espèces d'aracées, notamment de *Sauromatum guttatum*.

Avec cette introduction à la composition moléculaire des cellules végétales, la scène est prête et nous pouvons porter notre attention sur la cellule vivante – sa structure et les activités, qui lui permettent de rester elle-même, comme entité distincte du monde non vivant qui l'entoure. Nous allons voir comment les molécules organiques introduites dans ce chapitre remplissent leurs fonctions. Nous ne serons pas surpris de constater que les molécules organiques fonctionnent rarement séparément, mais plutôt par des interactions entre elles. Les merveilleux mécanismes qui permettent à ces molécules de remplir leurs fonctions ne sont pas encore parfaitement compris et font encore l'objet de recherches intenses.

## RÉSUMÉ

### La matière vivante est composée de quelques éléments naturels seulement

Les organismes vivants sont principalement composés de six éléments : carbone, hydrogène, azote, oxygène, phosphore et soufre. La masse de la matière vivante est de l'eau. La plus grande partie du reste de la matière vivante est composée de molécules organiques – glucides, lipides, protéines et acides nucléiques. Les polysaccharides, les protéines et les acides nucléiques sont des exemples de macromolécules, polymères formés de monomères plus simples unis par des réactions de condensation. Le processus inverse, l'hydrolyse, peut scinder les polymères en leurs monomères constitutifs.

### Les glucides sont les sucres et leurs polymères

Les glucides représentent la principale source d'énergie chimique pour les systèmes vivants et sont des éléments importants de la structure des cellules. Les glucides les plus simples sont les monosaccharides, comme le glucose et le fructose. Les monosaccharides peuvent se combiner pour produire des disaccharides, comme le saccharose, et des polysaccharides, comme l'amidon et la cellulose. Les molécules d'amidon sont des polysaccharides de réserve formés de polymères d'alpha-glucose enroulés en spirale, tandis que la cellulose est un polymère de structure formant des microfibrilles linéaires inaccessibles aux enzymes qui dégradent l'amidon. Les glucides peuvent généralement être décomposés par addition d'une molécule d'eau à chaque liaison, autrement dit, par hydrolyse.

### Les lipides sont des molécules hydrophobes remplissant des rôles divers dans la cellule

Les lipides constituent une autre source d'énergie et de matériaux de structure pour les cellules. Les composés de ce groupe – graisses, huiles, phospholipides, cutine, subérine, cires et stéroïdes – sont généralement insolubles dans l'eau.

Les graisses et les huiles, ou triglycérides, sont des réserves énergétiques. Les phospholipides sont des triglycérides modifiés ; ce sont des composants importants des membranes cellulaires. La cutine, la subérine et les cires sont des lipides constituant une barrière qui permet d'éviter les pertes d'eau. Les cellules superficielles des tiges et des feuilles sont recouvertes par une cuticule imperméable à l'eau, composée de cire et de cutine. Les stéroïdes sont des molécules formées de quatre cycles hydrocarbonés interconnectés. On les trouve dans les membranes cellulaires, et ils remplissent également d'autres rôles dans la cellule.

### Les protéines sont des polymères d'acides aminés dotés de propriétés très diverses

Les acides aminés possèdent, attachés au même atome de carbone, un groupement amine, un groupement carboxyle, un hydrogène et un groupement R variable. Vingt sortes différentes d'acides aminés – qui diffèrent par la taille, la charge et la polarité du groupement R – interviennent dans l'édification des protéines. Une réaction de condensation unit les acides aminés par des liaisons peptidiques. Une chaîne d'acides aminés est un polypeptide et une protéine se compose d'un ou plusieurs longs polypeptides.

On peut se représenter la structure d'une protéine en se basant sur ses niveaux d'organisation. La structure primaire est la séquence linéaire des acides aminés unis par des liaisons

peptidiques. La structure secondaire, le plus souvent une hélice alpha ou un feuillet plissé bêta, est la conséquence des liaisons hydrogène formées entre groupements amine et carboxyle. La structure tertiaire est le repliement qui résulte d'interactions entre groupements R. La structure quaternaire provient d'interactions spécifiques entre deux ou plusieurs chaînes polypeptidiques.

Les enzymes sont des protéines globulaires catalysant les réactions chimiques dans les cellules. Grâce aux enzymes, les cellules sont capables d'accélérer les réactions chimiques à des températures modérées.

### Les acides nucléiques sont des polymères de nucléotides

Les nucléotides sont des molécules complexes formées d'un groupement phosphate, d'une base azotée et d'un sucre à cinq carbones. Ce sont les matériaux de construction des acides nucléiques, l'acide désoxyribonucléique (ADN) et l'acide ribonucléique (ARN), qui transmettent et traduisent l'information génétique. Certaines molécules d'ARN fonctionnent comme catalyseurs.

L'adénosine triphosphate (ATP) est la monnaie énergétique de la cellule. L'ATP peut être hydrolysé et libérer l'adénosine diphosphate (ADP), le phosphate et une énergie considérable. Cette énergie peut servir à effectuer d'autres réactions ou processus physiques dans la cellule ; par la réaction inverse, l'ADP peut être « rechargé » en ATP par addition d'un groupement phosphate et avec un apport d'énergie.

### Les métabolites secondaires jouent des rôles divers, sans rapport direct avec le fonctionnement de base de la plante

Les alcaloïdes, les terpénoïdes et les substances phénoliques sont les trois classes principales de métabolites secondaires rencontrés dans les plantes. Bien que l'utilité de ces substances pour les plantes ne soit pas clairement connue, on pense que certaines d'entre elles repoussent les prédateurs et/ou les compétiteurs. Des exemples de ces composés sont la caféine et la nicotine (alcaloïdes), de même que les glycosides cardiotoniques (terpénoïdes) et les tannins (substances phénoliques). D'autres, comme les anthocyanes (produits phénoliques) et les huiles essentielles

**TABEAU RÉSUMÉ** Molécules organiques biologiquement importantes

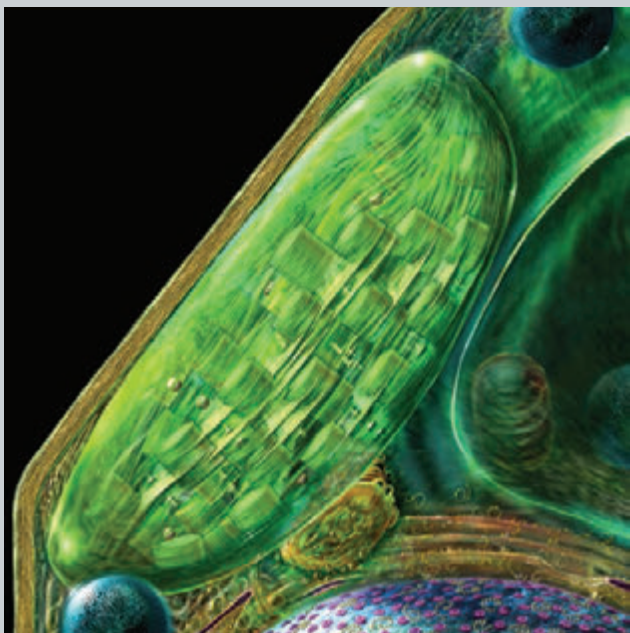
| CLASSE DE MOLÉCULE | TYPES                            | SOUS-UNITÉS                                         | PRINCIPALES FONCTIONS                                                       | AUTRES CARACTÉRISTIQUES                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
|--------------------|----------------------------------|-----------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Glucides           | Monosaccharides (p.ex. glucose)  | Monosaccharides                                     | Source d'énergie toute prête                                                | Les glucides sont les sucres et les polymères de sucres.<br>Pour identifier les glucides, cherchez des composés formés de monomères avec de nombreux groupements hydroxyle (–OH) et généralement un groupement carbonyle (–C=O) fixés au squelette carboné. Cependant, si les sucres sont sous leur forme cyclique, le groupement carbonyle n'est pas apparent.                              |
|                    | Disaccharides (p.ex. saccharose) | Deux monosaccharides                                | Forme de transport dans les plantes                                         |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Polysaccharides                  | Nombreux monosaccharides                            | Stockage d'énergie ou éléments de structure                                 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Amidon                           |                                                     | Principale réserve énergétique chez les plantes                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Glycogène                        |                                                     | Principale réserve énergétique chez les procaryotes, champignons et animaux |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Cellulose                        |                                                     | Composant des parois cellulaires végétales                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Chitine                          |                                                     | Composant des parois cellulaires des champignons                            |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| Lipides            | Triglycérides                    | 3 acides gras + 1 glycérol                          | Réserve énergétique                                                         | Les lipides sont des molécules non polaires qui ne peuvent pas se dissoudre dans des solvants polaires comme l'eau. Les lipides sont donc des molécules idéales pour le stockage à long terme de l'énergie. Ils peuvent être mis en réserve dans une cellule, ne seront pas dissous dans un environnement aqueux ou dispersés dans le reste de la cellule.                                   |
|                    | Huiles                           |                                                     | Principale réserve énergétique des graines et fruits                        |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Graisses                         |                                                     | Principale réserve énergétique chez les animaux                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                    | Phospholipides                   | 2 acides gras + 1 glycérol + 1 groupement phosphate | Principal composant de toutes les membranes cellulaires                     | Les phospholipides et les glycolipides sont des triglycérides modifiés, avec un groupement polaire à un bout. La « tête » polaire de la molécule est hydrophile et se dissout donc dans l'eau ; la « queue » non polaire est hydrophobe et insoluble dans l'eau. C'est de là que découle leur rôle dans les membranes cellulaires, où ils sont disposés en deux couches, queue contre queue. |
|                    | Cutine, subérine et cires        | Variable ; structures lipidiques complexes          | Protection                                                                  | Servent à imperméabiliser les tiges, feuilles et fruits.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|                    | Stéroïdes                        | Quatre cycles hydrocarbonés liés                    | Composants des membranes cellulaires ; hormones                             | Un stérol est un stéroïde avec un groupement hydroxyle sur le carbone 3.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Protéines          | Nombreux types différents        | Acides aminés                                       | Nombreuses fonctions ; structurales, et catalytiques (enzymes)              | Structures primaire, secondaire, tertiaire et quaternaire.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Acides nucléiques  | ADN                              | Nucléotides                                         | Transporteur de l'information génétique                                     | Chaque nucléotide est composé d'un sucre, d'une base azotée et d'un groupement phosphate. L'ATP est un nucléotide fonctionnant comme principal transporteur d'énergie pour les cellules.                                                                                                                                                                                                     |
|                    | ARN                              |                                                     | Interviennent dans la synthèse des protéines                                |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |

(terpénoïdes) attirent les pollinisateurs. D'autres encore, comme les lignines (phénoliques), sont responsables de la résistance à la compression, de la rigidité et de l'imperméabilisation de la plante. Certains métabolites secondaires, comme le caoutchouc (terpénoïde), la morphine et le taxol (alcaloïdes) ont des utilisations commerciales et médicales importantes. Contrairement aux métabolites secondaires, les métabolites primaires se retrouvent dans toutes les cellules végétales et sont nécessaires à la vie de la plante.

---

## QUESTIONS

1. Pourquoi l'amidon doit-il être hydrolysé avant de servir de source d'énergie ou d'être transporté ?
2. Quel est l'avantage pour la plante d'accumuler ses réserves d'énergie sous forme de fructane plutôt que d'amidon ? D'huile plutôt que d'amidon ou de fructane ?
3. Quelle est la principale différence entre les graisses ou les huiles saturées et insaturées ?
4. Qu'ont en commun tous les acides aminés au niveau de leur structure ? Quelle partie d'un acide aminé détermine son identité ?
5. Quels sont les niveaux d'organisation des protéines et quelles sont les différences entre eux ?
6. La coagulation du blanc d'oeuf, lors de la cuisson, est un exemple commun de dénaturation des protéines. Que se passe-t-il quand une protéine est dénaturée ?
7. Un certain nombre d'insectes, comme le papillon monarque, ont adopté une stratégie qui consiste à utiliser des métabolites secondaires de plantes pour se protéger contre les prédateurs. Expliquez.
8. On pense que la lignine, composant de la paroi cellulaire, a joué un rôle primordial dans l'évolution des plantes terrestres. Expliquez en tenant compte de toutes les fonctions présumées de la lignine.



# CHAPITRE 3

## La cellule végétale et le cycle cellulaire

◀ **Usine génératrice de la cellule végétale** C'est dans le chloroplaste que l'énergie lumineuse est utilisée pour la synthèse des molécules organiques nécessaires à la cellule végétale. On peut voir les paquets de membranes aplaties des grana au sein du chloroplaste. La chlorophylle et d'autres pigments inclus dans les membranes du chloroplaste captent l'énergie solaire, première étape du processus essentiel pour le vie – la photosynthèse.

### PLAN DU CHAPITRE

Procaryotes et eucaryotes  
La cellule végétale : aperçu  
Le noyau  
Les chloroplastes et autres plastes  
Les mitochondries  
Les peroxysomes  
Les vacuoles  
Le réticulum endoplasmique  
L'appareil de Golgi  
Le cytosquelette  
Les flagelles et les cils  
La paroi cellulaire  
Le cycle cellulaire  
L'interphase  
La mitose et la cytokinèse

Dans le chapitre précédent, nous sommes passés des atomes et des petites molécules aux grosses molécules complexes, comme les protéines et les acides nucléiques. De nouvelles propriétés sont apparues à chaque niveau d'organisation. Nous savons que l'eau n'est pas la somme des propriétés séparées de l'hydrogène et de l'oxygène qui, tous deux, sont des gaz. L'eau est plus que cela et quelque chose de différent. Dans les protéines, les acides aminés s'organisent en polypeptides et les chaînes de polypeptides acquièrent de nouveaux niveaux d'organisation – les structures secondaire, tertiaire et, dans certains cas, quaternaire, de la molécule

protéique complète. Ce n'est qu'au niveau final d'organisation qu'émergent les propriétés complexes de la protéine, et c'est alors seulement que la molécule assume sa fonction.

Les caractéristiques des systèmes vivants, comme ceux des atomes ou des molécules, n'apparaissent pas graduellement à mesure que s'accroît le niveau d'organisation.

### POINTS DE REPÈRE

Quand vous aurez lu ce chapitre, vous devriez pouvoir répondre aux questions suivantes :

1. Quelles sont les différences de structure entre une cellule procaryote et une cellule eucaryote ?
2. Quels sont les différents types d'organites et quel est leur rôle dans la cellule ?
3. Quelles sont, dans la cellule végétale, les relations entre le réticulum endoplasmique et les dictyosomes, aux points de vue développement et fonction ?
4. Qu'entend-on par « cytosquelette » de la cellule et dans quels processus cellulaires intervient-il ?
5. Quelles sont les différences entre parois cellulaires primaires et secondaires ?
6. En quoi consiste le cycle cellulaire et quels événements essentiels se déroulent au cours des stades  $G_1$ ,  $S$ ,  $G_2$  et  $M$  de ce cycle ?
7. Quel est le rôle de la mitose ? Que se passe-t-il au cours de ses quatre stades ?
8. Qu'est-ce que la cytokinèse et quels sont les rôles du phragmosome, du phragmoplaste et de la plaque cellulaire au cours de ce processus ?



**3-1 Le microscope de Hooke** Le microscopiste anglais Robert Hooke fut le premier à utiliser le terme « cellule » pour désigner les petites chambres qu'il observait en agrandissant des préparations de coupes d'écorce. **(a)** Un des microscopes de Hooke, construit aux alentours de 1670. La lumière d'une lampe à huile était dirigée vers l'objet à travers un globe en verre rempli d'eau servant de condenseur. L'objet était monté sur une épingle, juste sous l'extrémité du microscope. Le microscope était mis au point en le faisant monter ou descendre à l'aide d'une vis fixée au statif par une pince. **(b)** Ce dessin de deux coupes d'écorce a paru dans le livre de Hooke, *Micrographia*, publié en 1665.

Elles se manifestent assez brusquement et spécifiquement sous la forme de la cellule vivante, qui représente quelque chose de plus et de différent des atomes et molécules qui la composent. La vie apparaît quand commence la cellule.

Les cellules sont des unités structurales et fonctionnelles de la vie (figure 3-1). Les plus petits organismes sont formés de cellules isolées. Les plus grands sont faits de milliards de cellules, chacune gardant une existence partiellement indépendante. Le fait de constater que tous les organismes sont composés de cellules fut un des progrès conceptuels les plus importants de l'histoire de la biologie parce qu'il représentait un concept unificateur, exprimé dans la **théorie cellulaire** (voir l'encadré à la page suivante) pour l'étude de tous les êtres vivants. Considérés au niveau cellulaire, même les organismes les plus divers se ressemblent étonnamment par leur organisation physique comme par leurs propriétés biochimiques.

Le terme « cellule » a été utilisé pour la première fois dans un sens biologique il y a 340 ans. Au dix-septième siècle, le scientifique anglais Robert Hooke, se servant d'un microscope qu'il avait construit lui-même, remarqua que l'écorce et d'autres tissus végétaux étaient constitués de ce qui semblaient être de petites cavités séparées par des parois (figure 3-1). Il appela ces cavités des « cellules », ce qui signifie « petites chambres ». Cependant, « cellule » ne prit sa signification actuelle – unité de base de la matière vivante – avant plus de 150 ans.

En 1838, un botaniste allemand, Matthias Schleiden, observa que tous les tissus végétaux sont formés de masses organisées de cellules. L'année suivante, le zoologiste Theodor Schwann élargit l'observation de Schleiden aux tissus animaux et proposa une base cellulaire pour tout ce qui est vivant. La formulation de la théorie cellulaire est généralement liée à Schleiden et Schwann. En 1858, la signification de cette idée que tous les organismes vivants sont composés d'une ou plusieurs cellules

s'élargit quand le pathologiste Rudolf Virchow déclara que les cellules ne peuvent provenir que de cellules préexistantes : « Quand on trouve une cellule, il doit y avoir une cellule préexistante, exactement comme l'animal ne peut provenir que d'un animal et la plante d'une plante. »

Dans la perspective découlant de la théorie de l'évolution de Darwin, publiée l'année suivante, l'idée de Virchow avait même une signification plus large. Il existe une continuité sans faille entre les cellules modernes – et les organismes qu'elles composent – et les premières cellules primitives apparues sur la terre il y a 3,5 milliards d'années au moins.

Toute cellule vivante est une unité distincte, entourée d'une membrane externe – la membrane plasmique ou plasmalemm (souvent appelée simplement membrane cellulaire). La membrane plasmique contrôle l'entrée et la sortie des matériaux de la cellule et c'est grâce à elle que la cellule peut être biochimiquement et structuralement différente de son environnement. Le cytoplasme est enfermé dans sa membrane ; dans la plupart des cellules, il renferme différentes structures distinctes et diverses molécules en solution et en suspension. En outre, chaque cellule contient de l'ADN (acide désoxyribonucléique), qui code l'information génétique (voir pages 180 et 181) et ce code, à quelques rares exceptions près, est le même chez tous les organismes, que ce soit une bactérie, un chêne ou un humain.

## Procaryotes et eucaryotes

On peut distinguer deux groupes fondamentalement différents d'organismes, les **procaryotes** et les **eucaryotes**. Ces termes dérivent du mot grec *karyon*, qui signifie « grain » (le noyau).

## THÉORIE CELLULAIRE OU THÉORIE DE L'ORGANISME

Sous sa forme classique, la théorie cellulaire proposait que les organismes végétaux et animaux sont des assemblages de cellules individuelles différenciées. Ceux qui proposaient cette conception pensaient que l'on pouvait considérer les activités de l'ensemble de la plante ou de l'animal comme la somme des activités des cellules constitutives individuelles, celles-ci ayant une importance primordiale. On a comparé cette conception à la théorie de la démocratie selon Jefferson, qui considérait que la fédération des États-Unis dépendait des droits et privilèges de chacun de ses états membres.

À la fin du dix-neuvième siècle, on a formulé une alternative à la théorie cellulaire. Cette théorie de l'organisme remplace certaines des idées exposées dans la théorie cellulaire. La **théorie de l'organisme** attribue une importance primordiale à l'organisme dans son ensemble et non aux cellules individuelles. La plante ou l'animal pluricellulaire n'est pas considéré comme un groupe d'unités indépendantes, mais comme une masse plus ou moins continue de protoplasme qui, au cours de l'évolution, s'est subdivisée en cellules. La théorie de l'organisme

découlait pour une part des résultats de travaux physiologiques démontrant la nécessité d'une coordination des activités entre les différents organes, tissus et cellules pour une croissance et un développement normaux de l'organisme. On peut comparer la théorie de l'organisme à la théorie de gouvernement selon laquelle la nation est plus importante que les états qui la composent.

Le botaniste allemand du dix-neuvième siècle Julius von Sachs énonça en quelques mots la théorie de l'organisme en écrivant, « Die Pflanze bildet Zelle, nicht die Zelle Pflanze », ce qui signifie « La plante est à l'origine des cellules, les cellules ne sont pas à l'origine des plantes. »

De fait, la théorie de l'organisme s'applique spécialement aux plantes, dont les protoplastes ne sont pas séparés par un étranglement au cours de la division cellulaire, comme c'est le cas lors de la division des cellules animales, mais où ils sont partagés, au départ, par l'interposition d'une plaque cellulaire. En outre, la séparation des cellules végétales est rarement complète – les protoplastes des cellules contiguës restant reliés par

des trabécules cytoplasmiques, les plasmodesmes. Les plasmodesmes traversent les parois et unissent la plante entière en un ensemble organique appelé symplaste, composé des protoplastes interconnectés et de leurs plasmodesmes. Donald Kaplan et Wolfgang Hagemann ont écrit très justement : « au lieu de constituer des assemblages fédérés de cellules indépendantes, les plantes supérieures sont des organismes unifiés dont les protoplastes sont incomplètement subdivisés par des parois cellulaires. »

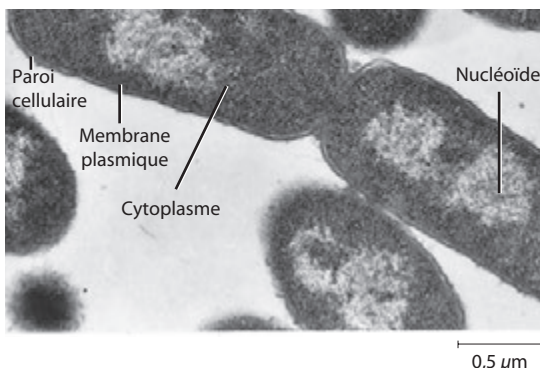
Sous sa forme moderne, la théorie cellulaire stipule simplement que (1) tous les organismes vivants sont formés d'une ou plusieurs cellules ; (2) les réactions chimiques d'un organisme vivant, y compris celles qui libèrent de l'énergie, se déroulent dans les cellules ; (3) les cellules dérivent d'autres cellules et (4) elles contiennent l'information génétique transmise de la cellule parentale à la cellule fille. La théorie cellulaire et celle de l'organisme ne s'excluent pas mutuellement. Ensemble, elles donnent une vue pleine de sens de la structure et de la fonction aux niveaux de la cellule et de l'organisme.

Le terme *procaryote* signifie « avant le noyau » et eucaryotes, « avec un véritable noyau ».

Les procaryotes modernes sont représentés par les archées et les bactéries (voir chapitre 13). Les cellules procaryotes diffèrent des cellules eucaryotes surtout par l'absence de noyaux ; cela signifie que leur ADN n'est pas entouré d'une membrane nucléaire (figure 3-2). L'ADN est représenté par une longue molécule circulaire, lâchement associée à diverses protéines. On appelle chromosome bactérien cette molécule, qui se trouve dans une région désignée comme le **nucléoïde**. (La plupart des procaryotes n'ont qu'un chromosome.) D'autre

part, les procaryotes ne disposent pas de structures spécialisées entourées d'une membrane (**organites**) avec des fonctions spécifiques.

Dans les cellules eucaryotes, les chromosomes sont entourés d'une enveloppe nucléaire composée de deux membranes qui les isolent du reste de la cellule. L'ADN des eucaryotes est linéaire et étroitement uni à des protéines particulières, les histones, formant plusieurs chromosomes de structure plus complexe que les chromosomes bactériens. De plus, les cellules eucaryotes sont divisées en compartiments distincts dont les fonctions sont différentes (figure 3-3).



**3-2 Procaryote** Photomicrographie électronique de cellules d'*Escherichia coli*, bactérie commune, hôte généralement inoffensif du système digestif de l'homme. Cependant, certaines souches d'*E.coli*, généralement ingérées avec de la nourriture ou de l'eau contaminée, produisent des toxines provoquant une sécrétion massive de liquides dans l'intestin, entraînant vomissements et diarrhée. De tous les organismes vivants, ce procaryote hétérotrophe (non chlorophyllien) est le plus parfaitement connu. Les cellules en bâtonnets ont une paroi cellulaire, une membrane plasmique et du cytoplasme. Le matériel héréditaire (ADN) se trouve dans la zone moins granuleuse au centre de chaque cellule. Cette région, le nucléoïde, n'est pas entourée par une membrane. L'aspect densément granuleux du cytoplasme est en grande partie dû à la présence de nombreux ribosomes, qui participent à la synthèse des protéines. Les deux cellules du centre viennent de se diviser, mais elles ne sont pas encore complètement séparées.



2,4-D, 641  
 3-phosphoglyceraldéhyde, 136  
 3-phosphoglycérate, 136  
 3-phosphoglycérate kinase, 137

## A

- ABA, 649  
*Abies*, 444  
*Abies balsamea*, 446, 747  
*Abies concolor*, 749, 751  
*Abies lasiocarpa*, 740  
 abscissine, 649  
*Acacia*, 559, 742  
*Acacia cornigera*, 742  
*Acer macrophyllum*, 772  
*Acer negundo*, 624  
*Acer saccharinum*, 591  
*Acer saccharum*, 708, 720  
*Acetabularia*, 353  
*Acetobacter diazotrophicus*, 698  
 acétyl-CoA, 108, 111  
*Achlya ambisexualis*, 358  
*Achlya bisexualis*, 24  
*Achnanthes*, 330  
 acide 1-naphtalène-acétique, 641  
 acide 2,4-dichlorophénoxyacétique, 641, 644  
 acide 3-phosphoglycérique, 136  
 acide abscissique, 33, 533, 596, 649, 658  
 acide désoxyribonucléique, 29, 174  
 acide domoïque, 333  
 acide gibbérélique, 533, 596, 650  
 acide indole-3-acétique, 639  
 acide indole-acétique, 641  
 acide jasmonique, 639  
 acide lysergique amide, 307  
 acide malique, 145  
 acide poly- $\beta$ -hydroxybutyrique, 258  
 acide ribonucléique, 29, 179  
 acide salicylique, 34, 639  
 acides aminés, 25, 26  
 acides gras insaturés, 203  
 acides lichéniques, 311  
 acides nucléiques, 29  
   bases azotées, 29  
   structure, 30  
 actine, 55, 197  
 actinomorphie, 485  
 actinomycètes, 257  
 adaptation, 212, 217  
 Addicott, Frederick T., 649  
 adénine, 175  
 adénosine diphosphate, 30, 104  
 adénosine monophosphate, 29, 104  
 adénosine monophosphate cyclique, 88  
 adénosine triphosphate, 30, 104  
*Adiantum*, 418  
 ADN, 29, 174  
   double hélice, 175  
   réplication, 176  
   structure, 174  
 ADN complémentaire, 195  
 ADN ligase, 178, 179  
 ADN polymérase, 178  
 ADN recombinant, 195  
 ADN répété dispersé, 187  
 ADN répété en tandem, 187  
 adnation, 605  
 ADNc, 195  
 ADN-T, 200, 206  
 ADP, 30, 104  
 adressage, 184  
*Aequorea victoria*, 195  
 aërenchyme, 565  
*Aeschynomene hispida*, 634  
*Aesculus hippocastanum*, 583, 624  
 aflatoxines, 295  
 agar, 321, 340  
 Agaricomycotina, 297, 313  
*Agaricus bisporus*, 237, 300  
*Agaricus campestris*, 299  
 agarose, 321  
*Agave lechuguilla*, 765  
*Aglaophyton*, 393  
*Aglaophyton major*, 286, 402  
*Agoseris*, 485  
 agriculture, 502  
*Agrobacterium tumefaciens*, 197, 199, 200  
 agroécologie, 518  
*Agrostis tenuis*, 144, 215, 565  
 AIA, 639  
 aiguillon, 609  
 akène, 493  
 akinètes, 266  
 Albert, S. G., 2  
*Albizzia polyphylla*, 493  
 albumen, 471, 474, 531  
 alcaloïdes, 30, 307, 497  
*Alchemilla vulgaris*, 719  
 alcool, 118  
 aldéhyde 3-phosphate déshydrogénase, 137  
*Aldrovanda vesiculosa*, 678  
*Alectoria sarmentosa*, 309  
*Alexandrium*, 323  
 alginates, 321  
 algine, 336  
 algues, 249, 253, 515  
   biocarburants, 322  
   écologie, 320  
   épuration, 322  
   plasmodesmes, 336  
   thalle, 335  
   toxines, 322  
 algues bleues, 263  
 algues brunes, 6, 335  
   cycle de développement, 337  
 algues calcifiées, 340  
 algues dorées, 333  
 algues jaune-vert, 334  
 algues rouges, 129, 340  
   alternance de générations, 343  
   cycle de développement, 343  
   lignine, 340  
   reproduction, 342  
 algues vertes, 249, 345  
   cladogramme, 356  
   phragmoplaste, 346  
 Allard, H. A., 668  
 allèles, 159  
 allèles multiples, 166  
 allélopathie, 31, 741  
*Allium cepa*, 41, 69, 531, 535, 563, 611  
*Allium porum*, 313  
 allogamie, 487  
*Allomyces*, 287  
*Allomyces arbusculus*, 288  
 allopolyploïdie, 222  
 allostérie, 104  
 alpine, 773  
 alternance de générations, 253  
 altitude, 757  
 alvéolés, 327  
*Alyssum bertolonii*, 706  
*Amanita*, 300  
*Amanita muscaria*, 298  
*Amaranthus*, 507  
*Amaranthus retroflexus*, 123  
*Amborella*, 470  
*Amborella trichopoda*, 479  
*Ambrosia artemisiifolia*, 748  
*Ambrosia dumosa*, 741  
*Ambuchanania*, 378  
 amélioration des plantes, 516  
 amidon, 20, 138  
 amidon floridéen, 340  
 aminoacyl-ARNt, 181  
 aminoacyl-ARNt synthétases, 181  
 ammonification, 692  
 amorces, 178  
 AMP, 104  
 AMPc, 363  
 amylopectine, 20  
 amyloplast, 22, 47  
 amylose, 20  
 ANA, 641  
*Anabaena*, 244, 265, 698  
*Anabaena azollae*, 265, 419  
*Anabaena cycadeae*, 449  
*Anabaena cylindrica*, 263  
 anabolisme, 119  
 anaérobies, 262  
 analogues, 239  
 analyse phylogénétique, 239  
 anamorphe, 294  
 ananas, 146

- Ananas comosus*, 507, 639  
 anaphase, 67  
 anatomie, 10  
 anatomie de Kranz, 143, 598  
*Andreaea*, 381  
*Andreaea rupestris*, 380  
 andréaeidées, 381  
*Andreaebryum*, 381  
 andrécie, 375  
 androcée, 461  
*Anemone americana*, 459, 487  
*Anethum vulgare*, 511  
 aneuploidie, 165  
 angiospermes, 254, 457, 478  
     cycle de développement, 465, 472  
     évolution, 477  
     relations phylogénétiques, 478, 482  
 angiospermes aquatiques, 596  
*Animalia*, 243  
 animaux, 249  
 anis, 511  
 anisogamie, 288  
 anneau, 414  
 anneaux de croissance, 628  
 anneaux polaires, 340  
 annuelles, 7  
 anthère, 461  
 anthéridies, 292, 368, 371  
 anthéridiogènes, 397  
 anthéridiol, 24  
 anthéridiophores, 374  
 anthérozoïdes, 397  
*Anthoceros*, 388  
 anthocérotes, 240, 357, 388  
*Anthocerotophyta*, 388  
 anthocyanes, 33, 51, 490  
 anthophytes, 435, 457  
 antibiotiques, 262, 280, 295  
 anticodon, 181  
 antipodes, 468  
 antiport, 85  
*Antirrhinum majus*, 605  
 apertures, 466  
*Apium graveolens*, 612  
 apomixie, 171, 228  
 apoplaste, 88  
 apoptose, 363  
 apothécie, 291  
 appareil de Golgi, 52, 184  
 apparition de la vie, 4  
 apparition de l'homme, 10  
 appressoriums, 311  
 aquaporines, 84  
*Arabidopsis*  
     embryons, 530  
     trichomes, 555  
*Arabidopsis halleri*, 706  
*Arabidopsis*, 190, 197, 529, 656  
     nervures, 601  
     racine, 575  
*Arabidopsis thaliana*, 43, 45, 63, 186, 199, 555, 574, 605  
     floraison, 675  
*Arachis hypogaea*, 507  
 araucariacées, 445  
*Araucaria heterophylla*, 445  
 arbre aux quarante écus, 450  
 arbres phylogénétiques, 238  
 arbuscules, 312  
*Arceuthobium*, 495  
*Archaeofructus*, 478, 480  
*Archaeofructus sinensis*, 483  
*Archaeopteris macilenta*, 433  
 archées, 6, 269  
 archéogones, 368, 371, 440  
 archégoniophores, 374  
 archéobactéries, 269  
*Arctophila fulva*, 778  
*Arctostaphylos viscida*, 534  
*Arcyria nutans*, 363  
 aréoles, 598  
*Argentinosaurus*, 732  
 arille, 445, 495  
*Aristida purpurea*, 560  
 aristoloche  
     lenticelle, 622  
*Aristolochia*, 395  
*Aristolochia gigantea*, 481  
*Armillaria gallica*, 278  
*Armillaria solidipes*, 278  
 ARN, 29, 179  
 ARN de transfert, 180  
 ARNm, 181  
 ARN messenger, 180  
 ARN non codants, 187, 190  
 ARN polymérase, 180  
 ARN primase, 179  
 ARNr, 181  
 ARN ribosomique, 180, 181  
 ARNt, 181  
 arsenic, 391  
*Artemisia dracunculus*, 511  
*Artemisia tridentata*, 765  
*Arthrobotrys anchonia*, 303  
*Arthuriomyces peckianus*, 284  
*Asclepias*, 33, 494  
*Asclera ruficornis*, 487  
 ascocarpe, 291  
*Ascodesmis nigricans*, 293  
 ascogones, 292  
 ascome, 291, 309  
 ascomycètes, 291  
 Ascomycota, 291  
 ascospores, 291  
*Asparagus officinalis*, 607, 610  
 aspartate, 142  
*Aspergillus flavus*, 295  
*Aspergillus fumigatus*, 294  
*Aspergillus oryzae*, 107  
*Aspergillus parasiticus*, 295  
 aspirine, 34  
*Asplenium rhizophyllum*, 171  
*Asplenium septentrionale*, 413  
 asque, 291  
 assise hyméniale, 291  
 assortiment indépendant, 163  
 astéracées, 485  
*Athyrium filix-femina*, 252  
 ATP, 30, 104, 108  
 ATPases, 104  
*Atriplex*, 703  
*Atriplex nummularia*, 520  
*Atropa bella-donna*, 31  
 atropine, 31  
 aubépine, 610  
 aubergines, 520  
 aubier, 622, 632  
*Auricularia auricula*, 297  
*Australopithecus*, 501  
*Austrobaileya scandens*, 480  
 auto-incompatibilité, 166  
 autopolinisation, 214  
 autopolyploidie, 221  
 autostérilité, 166  
 autotrophes, 5, 262, 731  
 auxine, 591, 639, 660, 664  
     développement du fruit, 644  
     dominance apicale, 643  
     élongation cellulaire, 646  
     initiation des racines latérales, 644  
     production, 642  
     production des feuilles, 643  
     transport polaire, 641  
 auxospore, 333  
*Avena sativa*, 144, 533, 559, 639  
*Avicennia germinans*, 572  
 avocat, 648  
 avocatier, 507  
 avoine  
     racines, 559  
*Azoarcus*, 698  
*Azolla*, 265, 419  
*Azolla filiculoides*, 698  
 azote, 692, 737  
     ammonification, 692  
     assimilation, 699  
     cycle, 693  
     fixation, 693  
     fixation industrielle, 699
- 
- B**  
 bacille, 259  
*Bacillus megaterium*, 261  
*Bacillus subtilis*, 259  
*Bacillus thuringiensis*, 203, 263  
 bactéries, 6, 263  
     chromosome, 257  
     fixatrices d'azote, 695  
     maladies, 268  
     réplication, 257  
     symbiotiques, 693  
 bactéries photosynthétiques pourpres, 258  
 bactéries pourpres, 129, 266  
 bactéries pourpres non sulfureuses, 267  
 bactéries sulfureuses, 266  
 bactéries sulfureuses pourpres, 123  
 bactéries vertes, 266  
 bactériochlorophylle, 129, 266

- bactériophages, 261  
 bactérioplancton, 320  
 bactériorhodopsine, 269  
 bactéroïdes, 696  
 badnavirus, 272  
 baies, 492  
 balai de sorcière, 267  
 Balick, Michael, 521  
 balsa, 626  
 bambou, 603  
 banana bunchy top virus, 256  
 bananier, 256, 459, 505  
 bande préprophasique, 65  
*Bangia*, 318  
*Bangiomorpha*, 318  
 banian, 572  
 banque d'ADN, 195  
 banque génomique, 195  
 banques de gènes, 518, 677  
 banques de semences, 676  
 bar, 77  
*Barbarea vulgaris*, 686  
 baside, 296, 299  
 basidiomes, 297  
 basidiomycètes, 295  
 Basidiomycota, 295  
 basidiospores, 296, 299  
 basilic, 511  
 Bateson, William, 163  
*Batrachochytrium dendrobatidis*, 287  
*Batrachospermum*, 340  
 Bauhin, Caspar, 234  
 Baum, David A., 221  
 $\beta$ -carotène, 129, 193, 205  
 Beadle, George, 280  
*Beggiatoa*, 262, 267  
 belladone, 31  
 Belt, Thomas, 742  
 bennettiales, 435, 478  
 Benzylamino purine, 646  
*Berberis*, 302  
*Berkheya coddii*, 706  
 bétacyanines, 491  
 bétalaïnes, 491  
*Beta vulgaris*, 244, 513, 575, 726  
 betterave, 513  
     racine, 577  
*Betula papyrifera*, 490, 743  
 $\beta$ -galactosidase, 195  
 bicouche lipidique, 82  
 bicouche phospholipidique, 23  
*Bidens*, 486  
*Bienertia cycloptera*, 143  
*Bienertia sinuspersici*, 143  
 bière, 119  
 biocarburants, 515  
 biocombustibles, 735  
 biodiversité, 241, 329  
 biofilms, 259  
 biolistique, 201  
 biologie moléculaire, 11  
 biologie végétale, 10  
 bioluminescence, 117, 330  
 biomasse, 732  
 biome, 8, 9, 755  
 biosphère, 5, 730  
 biotechnologie, 192  
 bivalents, 156  
 Blackman, F.F., 124  
 blé, 168, 227, 518  
     culture, 503  
     embryon, 532  
     feuille, 599  
     grain, 532  
*Blechnum spicant*, 413  
 bois, 620, 626  
     de cœur, 622, 632  
     de compression, 632  
     de conifère, 626  
     de feuillus, 626  
     densité, 634  
     de printemps, 631  
     de réaction, 632  
     de résineux, 626  
     des angiospermes, 628  
     d'été, 631  
     de tension, 632  
     masse spécifique, 634  
*Boletus elegans*, 741  
*Boletus parasiticus*, 684  
 bombardement par particules, 201  
*Bonnemaisonia hamifera*, 341  
 Bonner, James, 669  
 Borlaug, Norman, 302, 517  
 Borthwick, Harry A., 671  
*Boscia albitrunca*, 559  
 botanique, 2, 10  
 botanique économique, 11  
*Botrychium*, 412, 415  
*Botrychium dissectum*, 420  
*Botrychium parallelum*, 416  
*Botrychium virginicum*, 55  
 botulisme, 260  
 bouchons de callose, 471  
 bouchons de mucus, 550  
 bouillie bordelaise, 359  
 bouillon blanc, 554  
 bouleau  
     écorce, 625  
 bourgeon  
     dormance, 676  
     écailles, 676  
 bouts collants, 193  
*Brachythecium*, 385  
*Bradyrhizobium*, 693  
*Bradyrhizobium japonicum*, 206, 696  
 brassage, 119  
*Brassica napus*, 203, 493  
*Brassica oleracea*, 43, 211, 611  
 brassines, 24, 652  
 brassinolide, 652  
 brassinostéroïde, 652, 657  
 brevénal, 323  
 brevéttoxines, 323  
 Briggs, Winslow, 660  
*Brighamia rockii*, 225  
 brin avancé, 178  
 brin retardé, 178  
 broméliacées, 761  
 Brook, Hubbard, 737  
 bryidées, 381  
 Bryophyta, 378  
 bryophytes, 253, 366  
     anthérozoïdes, 371  
     embryon, 372  
     gamétophyte, 373, 374  
     placenta, 372  
     propagules, 374  
     reproduction, 371  
     spermatozoïdes, 371  
 bulbe, 611  
 bulles de réplication, 178  
*Burkholderia*, 698
- 
- C**  
 cacao, 31  
*Cactoblastis cactorum*, 743  
 cactus, 8, 145, 769  
 kadang-kadang, 275  
 cadre de Caspari, 565, 597, 718  
*Caenorhabditis elegans*, 207  
 café, 31  
 caféine, 31, 511  
*Cajanus cajan*, 519  
 calamites, 400, 419  
 calcium, 657  
 calebasse, 506  
 calice, 460  
     aposépale, 464  
     polysépale, 464  
 Callaway, 741  
*Calliarthron cheilosporioides*, 340  
*Callistophyton*, 435  
*Callitriche heterophylla*, 596  
*Callixylon*, 433  
*Callixylon newberryi*, 432  
*Callophyllis flabellulata*, 251  
 callose, 58, 471, 548, 551  
 calmoduline, 88  
*Calocedrus decurrens*, 252, 749  
*Caloplaca saxicola*, 308  
 calorie, 94  
 calorique, 95  
*Calostoma cinnabarina*, 301  
*Calothrix*, 264  
*Caltha palustris*, 491  
 Calvin, Melvin, 135  
 calypre, 372, 383  
 cambium, 394, 540, 615  
     fasciculaire, 617  
     initiales, 615  
     interfasciculaire, 617  
 cambium bifacial, 433  
 cambium libéroligneux, 615  
*Camellia sinensis*, 31, 511, 685  
*Campylopus*, 367  
 canal double, 60  
 canaux, 60

- canaux carinaux, 421
- canaux résinifères, 438, 626
- Candida*, 280
- Cannabis sativa*, 463, 497, 498
- canne à sucre, 89
  - feuille, 598
- canon à particules, 201
- caoutchouc, 32, 512
- capacité au champ, 691
- capillaire, 420
- capitule, 461
- capsaïne, 18
- Capsella bursa-pastoris*, 528
- capside, 273
- capsule, 258, 372, 492
- capture de polymères, 725
- caractère dominant, 160
- caractère récessif, 160
- caractères dérivés, 239
- caractères polygéniques, 167
- carbonifère, 399
- Carex aquatilis*, 778
- Carica papaya*, 199
- Carnegiea gigantea*, 459, 765, 767
- carnivores du sommet, 732
- carotènes, 129
- caroténoïdes, 33, 129, 490
- carotte, 58
- carpelle, 460, 483
- carpogone, 342
- carpophores, 297
- Carpos monacarpus*, 372
- carpospores, 342, 343
- carposporophyte, 343
- carraghénane, 321, 340
- carré de Punnett, 162
- Carsonella ruddii*, 206
- carte de linkage, 164, 205
- cartes génétiques, 164, 199, 205
- cartes physiques, 205
- Carum carvi*, 511
- Carya ovata*, 579
  - écorce, 625
- caryogamie, 284
- caryophyllales, 491
- caryopse, 494, 533
- castastérone, 652
- Castilleja*, 731
- Castilleja rhexifolia*, 732
- catabolisme, 119
- catalyseur, 29, 100
- Catharanthus roseus*, 521
- Caulerpa taxifolia*, 353
- céleri, 612
- cellule auxiliaire, 343
- cellule centrale, 468
- cellule de tube, 466
- cellule eucaryote, 246
- cellule générative, 440, 466
- cellules, 39
  - albumineuses, 548, 552
  - annexes, 554
  - collenchymateuses, 542
  - compagnes, 549, 551, 552
  - criblées, 547
  - de garde, 553
  - de Strasburger, 548
  - de transfert, 542
  - épidermiques, 553
  - parenchymateuses, 541
  - scélérchymateuses, 543
  - totipotentes, 542
- cellules bulliformes, 599
- cellules conidiogènes, 284
- cellules de canal, 371
- cellules de garde, 7
- cellules de passage, 567
- cellules de transfert, 357, 372
- cellules fondatrices, 600
- cellules intermédiaires, 725
- cellules parenchymateuses, 541
- cellules spermatiques, 466
- cellule végétative, 466
- cellulose, 20, 57
  - microfibrilles, 22
- cellulose synthétase, 61
- Cenococcum geophilum*, 741
- centrales, 331
- centre réactionnel, 130
- centres de domestication, 503
- centres d'organisation des microtubules, 54
- centrioles, 64
- centromère, 66, 157, 187
- centrosome, 64
- Ceratium tripos*, 327
- Cercis canadensis*, 51
- Cercis occidentalis*, 772
- céréales, 504
- cerisier, 465
- cerne annuel, 628, 632
- cernes de croissance, 628
- cerrado*, 763
- Chaetomium*, 280
- Chailakhyan, M. Kh., 674
- chaîne de transport d'électrons, 109, 110, 114
- chalaze, 468
- chalcone, 491
- Chaloneria*, 435
- Chamaenerion*, 494
- chambre aérifère, 373
- chambre à pression, 715
- champignons, 248, 250, 278
  - associations symbiotiques, 280
  - division nucléaire, 283
  - endophytes, 742
  - fossiles, 286
  - impact écologique, 279
  - maladies, 280
  - paroi cellulaire, 282
  - pores, 282
  - relations phylogénétiques, 286
  - reproduction, 283
  - spores, 284
  - utilisation commerciale, 280
  - valeur commerciale, 280
- champignons asexués, 294
- champignons hallucinogènes, 300
- champignons imparfaits, 294
- champignons prédateurs, 303
- changement climatique, 515, 736
- chaparral, 8, 774
- chapeau, 298
- chaperons moléculaires, 28
- Chara*, 56, 347, 357
- charales, 355
- charbon, 303, 735
- chardon, 485
- Chargaff, Erwin, 175
- charophycées, 346, 347, 353
- charophytes, 353, 367
- chasseurs-cueilleurs, 502
- chaton, 461
- chauves-souris, 489
- chêne, 743
  - cernes annuels, 630
  - écorce, 625
  - thylles, 633
  - xylème, 546
- chêne-liège, 622
- Chenopodium berlandieri*, 508
- Chenopodium quinoa*, 507
- chèvrefeuille, 484
  - fleurs, 484
- chiasma, 156
- Chimaphila umbellata*, 484
- chimio-organotrophes, 269
- chimiosynthétiseurs, 731
- chimiotactisme, 363
- chitine, 22, 282
- Chlamydomonas*, 251, 348
- Chlamydomonas brevispina*, 345
- Chlamydomonas nivalis*, 345
- Chlorella*, 247
- Chlorococcum echinozygotum*, 350
- chlorofluorocarbones, 140
- chlorofluorocarbonés, 12
- Chlorokybus*, 354
- Chloromonas granulosa*, 345
- chlorophycées, 346, 348
- chlorophylle, 126, 129
- chlorophylle à chlorobium, 129
- chlorophytes, 345
- chloroplastes, 45, 123, 247
- chlorose, 686
- Choanephora*, 290
- cholestérol, 24, 533
- Chondromyces crocatus*, 260
- Chondrus crispus*, 341
- Chorthippus parallelus*, 157
- chou, 612
- chromatides, 66
- chromatine, 42, 154
- chromènes, 743
- chromophore, 671
- chromoplastes, 47
- chromosomes, 42, 154
- chromosomes fils, 67

- chromosomes homologues, 156  
*Chrysanthemum*, 743  
*Chrysanthemum indicum*, 674  
*Chrysochromulina*, 327  
 chrysolaminarine, 333  
 chrysophytes, 333  
 chytrides, 287  
*Chytridium confervae*, 287  
 cicatrice foliaire, 604  
*Cicer arietinum*, 504  
*Cicuta maculata*, 462  
 ciguatera, 323  
 cils, 56  
*Cinchona*, 498  
*Cinnamomum zeylanicum*, 510  
 cire épicuticulaire, 553  
 cires, 23, 58  
*Cirsium pastoris*, 485  
 citernes, 51, 52  
*Citrus*, 505  
 clade, 238  
 cladistique, 239  
 cladodes, 607  
 cladogramme, 239  
*Cladonia cristatella*, 309, 311  
*Cladonia subtenuis*, 309  
*Cladophora*, 352  
*Cladosporium herbarum*, 280  
 clairières, 767  
*Clasmatocolea puccionana*, 378  
 classes, 236  
 clathrine, 53, 87  
 Clausen, Jens, 219  
 clavaire blanche, 250  
*Clavibacter*, 268  
*Claviceps purpurea*, 307  
*Claytonia virginiana*, 495  
 cléistothèque, 291  
 Clements, F.E., 745  
*Clermontia kakeana*, 224  
 cline, 218  
 clonage de l'ADN, 195  
 clones, 198  
*Clostridium botulinum*, 260, 261  
 clou de girofle, 510  
 coagulation, 29  
 coca, 31  
 cocaïne, 31, 498  
 coccolithes, 327  
 coccolithophorides, 327  
*Coccomyxa*, 452  
*Cochliobolus heterostrophus*, 518  
*Cocos nucifera*, 268, 512, 645  
 cocotier, 268, 512  
 code génétique, 180  
 codes barres d'ADN, 243  
*Codium fragile*, 352  
*Codium magnum*, 346  
 codon, 180  
 codon d'initiation, 184  
 codons stop, 184  
 coenzyme A, 111  
 coenzyme Q, 113  
 coenzymes, 101  
 coévolution, 220, 497, 741  
 cofacteurs, 101  
*Coffea arabica*, 31, 506, 511  
 coiffe, 560  
*Colacium*, 324  
 colchicine, 221  
 COLDAIR, 674  
 Cole, Lamont, 733  
 coléochaetales, 355  
*Coleochaete*, 347, 356, 357, 367  
 coléoptile, 531  
 coléorhize, 531  
*Coleus*  
     développement foliaire, 600  
*Coleus blumei*, 580, 600  
 Colibri, 489  
 collenchyme, 542  
*Colocasia esculenta*, 505  
 coloration de Gram, 258  
 columelle, 662  
 colza, 203  
 combustibles fossiles, 735  
*Commelina communis*, 34  
 commélinine, 34  
 communauté, 731  
 communauté climax, 745  
 communautés végétales, 9  
 comparées  
     fruits, 494  
 compétence, 541  
 compétition, 738  
     entre les plantes, 739  
 complexe antenne, 130  
 complexe d'ATP synthétase, 133  
 complexe de Golgi, 52, 70  
 complexe de l'ATP synthétase, 115  
 complexe d'évolution de l'oxygène, 132  
 complexe du photosystème, 131  
 complexe synaptonémique, 156  
 composées, 485  
 compost, 704  
 conceptacles, 339  
 concombre, 199  
 condiments, 509  
 conditions standard, 97  
 conidies, 284, 291  
 conidiophores, 291  
 conifères, 435, 437  
     croissance secondaire, 439  
     graine, 441  
 coniférophytes, 437  
*Coniochaeta*, 293  
 conjugaison, 260  
 connation, 605  
 connexions à boucles, 297  
 consommateurs primaires, 732  
 consommateurs secondaires, 732  
 contrôle biologique, 743  
*Convolvulus arvensis*, 660  
*Cooksonia*, 392, 393  
*Cooksonia pertoni*, 402  
*Copernicia cerifera*, 14  
 copigmentation, 33  
*Coprinus*, 299  
*Coprinus cinereus*, 297  
 CoQ, 114  
 coque, 259  
 corallinacées, 340  
 corbeilles à propagules, 374  
 cordaïtales, 433  
 cordaïtes, 400  
*Cordaixylon*, 435  
*Coreopsis*, 768  
*Coriandrum sativum*, 511  
 corme, 408, 611  
 corolle, 460  
 corpus, 581  
 corpuscule basal, 56  
 corpuscule prolamellaire, 48  
 corpuscules de Belt, 742  
 corpuscules de protéine P, 552  
 corpuscules polaires, 283  
 corymbe, 461  
*Coryphantha scheeri*, 233, 525  
 coton Bt, 203  
 cotonnier, 506  
     fleur, 484  
 cotransport, 85  
 couche d'aleurone, 533, 651  
 couche d'ozone, 12  
 couplage chimiosmotique, 116, 133  
 courant cytoplasmique, 42, 56  
 courges, 507  
 crampon, 336  
 crassulacées, 145  
*Crataegus*, 610  
 créosote, 767  
 crêtes, 48  
 Crick, Francis, 174  
 cristae, 48  
 crochet, 292  
*Crocus sativus*, 511  
 croisements, 159  
     dihybrides, 162  
     entre homozygotes, 161  
     monohybrides, 160  
     test, 162  
 croissance, 540  
 croissance primaire, 9, 393  
 croissance secondaire, 9, 394, 614  
 Croissant Fertile, 503  
 crosse, 417  
 crossing-over, 156, 158, 164  
 croton, 580  
 crown-galls, 200  
*Crucibulum laeve*, 301  
 crucifères, 497  
 cryodécapage, 58  
*Cryphonectria parasitica*, 291  
 cryptochromes, 666  
*Cryptococcus neoformans*, 280  
 cryptogames vasculaires, 398  
 cryptomonades, 324  
*Cryptomonas*, 325  
*Cucumis anguria*, 665

*Cucumis sativus*, 199, 642, 649  
 cucurbitacées, 649  
*Cucurbita*, 507  
*Cucurbita maxima*, 535, 545, 550, 551  
*Cucurbita pepo*, 569  
 culture de méristèmes, 198  
 culture de tissus, 198, 645  
 culture humaine, 10  
 cultures hydroponiques, 198  
*Cupressus*, 444  
*Cupressus forbesii*, 749, 750  
*Cupressus goveniana*, 447  
 Curtis Prairie, 750  
*Curvularia protuberata*, 307  
*Cuscuta salina*, 460  
 cuticule, 7, 23, 553, 709  
 cutine, 23, 58  
 Cuvier, Georges, 244  
*Cyanea floribunda*, 224  
*Cyanea*, 224  
*Cyanea leptostegia*, 225  
 cyanidine, 490  
*Cyanidium*, 340  
 cyanobactéries, 263, 698  
 cyanobactéries endosymbiotiques, 266  
*Cyathea*, 412  
*Cyathea lepifera*, 413  
 cycades, 448  
   pollinisation, 449  
   spermatozoïdes, 452  
 cycadoïdes, 435  
 cycadophytes, 448  
*Cycas siamensis*, 451  
 cycle cellulaire, 63  
 cycle de Calvin, 135, 137  
 cycle de Krebs, 111  
 cycle de l'acide citrique, 109, 110, 112  
 cycle de l'acide tricarboxylique, 111  
 cycle diplophasique, 254  
 cycle haplo-diplophasique, 254  
 cycle haplophasique, 254  
 cycles biogéochimiques, 692  
 cycles des nutriments, 737  
 cycles parasexuels, 295  
 cycline, 64  
 cyclose, 42  
 cyclosporine, 280  
*Cyclotella meneghiniana*, 331  
*Cymbidium*, 252  
 cyprès, 444  
 cyprès chauve, 450, 773  
 cypselle, 493  
*Cyrtomium falcatum*, 421  
 cystes, 328  
 cytochrome b6/f, 132  
 cytochromes, 112  
 cytocinèse, 68  
 cytokinine, 645, 664  
   sénescence des feuilles, 646  
 cytologie, 10  
 cytoplasme, 42  
 cytosine, 175  
 cytosol, 42

cytosquelette, 54, 247

## D

*Dactylis glomerata*, 215  
 Darwin, Charles, 209, 238, 477, 639, 666, 679  
*Dasycladus*, 354  
*Daucus carota*, 58, 202, 574, 674  
*Dawsonia superba*, 381  
 de Candolle, Augustin-Pyrame, 236  
 décomposeurs, 733  
 décomposition, 279  
 délétion, 165  
*Delissea rhytidosperra*, 224  
 delphinidine, 491  
 de Mairan, Jean-Jacques, 665  
 dénaturation, 29, 103  
*Dendrosenecio adnivalis*, 755  
 dénitrification, 692  
 dérivation génétique, 214  
 dermatophytes, 295  
 désert, 8, 737, 765  
 désert glacé, 778  
 desmides, 355  
 desmotubule, 61, 88  
 désoxyribose, 29  
 détermination, 540  
 détritivores, 733  
 deutéromycètes, 294  
 développement, 539  
 de Vries, Hugo, 164, 221  
 de Vries, Joe, 518  
 diatomées, 251, 330, 515  
   reproduction, 331  
 diatomites, 333  
 dicaryon, 284  
*Dicentra cucullaria*, 495  
*Dichanthelium lanuginosum*, 307  
*Dicksonia*, 418  
 dicotylédones, 458  
*Dictyophora duplicata*, 301  
 dictyosomes, 52  
 Dictyosteliomycota, 362  
*Dictyostelium discoideum*, 362, 364  
 Diener, Theodor O., 275  
 différence d'énergie libre, 97  
 différenciation, 186  
 différenciation cellulaire, 540  
 diffusion, 77  
   facilité, 85  
   simple, 85  
 digitales, 33  
*Digitalis purpurea*, 167  
*Digitaria sanguinalis*, 144  
 digitoxine, 33  
 digoxine, 33  
 dihybridisme, 162  
 dihydroxyacétone phosphate, 109, 137  
 dimorphisme foliaire, 596  
*Dinobryon*, 333  
*Dinobryon cylindricum*, 334  
 dinoflagellates, 327

dinosaure, 732  
*Dionaea muscipula*, 678, 694  
*Dioscorea*, 521  
*Dioscorea × alata*, 505  
*Diospyros*, 62  
 dioxyde de carbone, 140  
*Diphasiastrum*, 404  
*Diphasiastrum digitatum*, 252  
*Diphysium complanatum*, 405  
*Diplocalamites*, 435  
 diploïde, 43  
 diploïdie, 250, 253  
 disaccharides, 19  
*Discula destructiva*, 280  
*Distichlis palmeri*, 703  
 diterpénoïdes, 31  
 diversité génétique, 158, 518  
 diversité spécifique, 761  
 division cellulaire, 63  
*Dodecatheon meadia*, 462  
 Doebley, John, 510  
 dolipore, 296  
 domaines symplastiques, 89  
 domestication, 502  
 domestication des plantes, 10  
 dominance apicale, 643  
 dominance incomplète, 166  
 dominant, 160  
 Donoghue, Michael J., 221  
 dormance, 533, 675  
 dormine, 649  
 double fécondation, 454, 471  
 drageons, 171  
*Drepanophycus*, 393  
*Drosera intermedia*, 209, 694  
 drupes, 492  
*Dryas octopetala*, 779  
*Dryopteris expansa*, 398  
 duplication, 165  
 duramen, 632  
*Durvillea antarctica*, 335  
*Durvillea potatorum*, 6  
 dust bowl, 770

## E

écailles ovulifères, 439  
 échange de cations, 691  
*Echinocereus*, 239  
*Echinocereus stramineus*, 252  
*Echium vulgare*, 213  
 écidies, 302  
 écidiospores, 302  
*E. coli*, 181, 182  
 écologie, 11, 730  
 écologie de la restauration, 750  
 écorce, 7, 620  
*EcoRI*, 193  
 écosystème, 9, 730  
   énergétique, 731  
   état stable, 744  
   résilience, 745  
 écotypes, 219

- écoulement de masse, 76  
*Ectocarpus*, 336  
 ectomycorhizes, 312  
 effet de serre, 12  
 effet fondateur, 214  
 effet goulet d'étranglement, 214  
 effet photoélectrique, 125  
 effets de position, 165  
*Eichhornia crassipes*, 746  
 Einstein, Albert, 126  
*Elaeis guineensis*, 512  
*Elaphoglossum*, 413  
 élatères, 374, 389, 421  
 Eldredge, Niles, 229  
 électrophorèse, 197  
 électroporation, 201  
 élément de tube criblé, 552  
 éléments, 18  
 éléments bénéfiques, 685  
 éléments criblés, 547  
 éléments de tubes criblés, 547  
 éléments de vaisseaux, 394, 544, 546  
 éléments essentiels, 684
  - carences, 686
  - cycle, 692
  - mobilité, 686
 éléosome, 495  
*Elettaria cardamomum*, 510  
*Elkinsia polymorpha*, 431  
*Elodea*, 81, 124  
 élongation, 184  
 embranchement, 236  
 embryogénèse, 441, 526  
 embryon, 9, 471, 474, 527
  - polarité, 527
  - proprement dit, 529
  - stade cordiforme, 529
  - stade torpille, 529
 embryophytes, 250, 368, 391  
*Emiliania huxleyi*, 326  
 énaions, 396  
*Encephalartos ferox*, 451  
 endergonique, 97  
 endocarpe, 474  
 endocytose, 53, 86, 247  
 endoderme, 565  
 endogamie, 214  
 endomycorhizes, 286, 312  
 endophytes, 281  
 endophytes fongiques, 307  
 endoréplication, 63  
 endosomes, 53  
 endosperme, 474  
 endospores, 261  
 endosymbiose, 247, 328  
 endosymbiose secondaire, 248, 325, 327  
 énergie, 95  
 énergie d'activation, 100  
 énergie potentielle, 76, 95  
 Engelmann, T.W., 127  
 engrain, 504  
 engrais, 702  
 enracinement fasciculé, 559  
 enracinement pivotant, 559  
 enthalpie, 97  
*Entogonia*, 331  
 entomophthorales, 290  
*Entomophthora muscae*, 281  
 entre-nœuds, 536, 583  
 entropie, 97  
 enveloppe nucléaire, 42, 51  
 environnement, 215  
 enzymes, 29, 100  
 enzymes allostériques, 104  
 enzymes de restriction, 193  
 enzymes régulatrices, 103  
*Ephedra*, 453  
*Ephedra trifurcata*, 454  
*Ephedra viridis*, 454  
 éphémères de printemps, 771  
 épi, 461  
 épiceas, 444  
 épices, 509  
 épicotyle, 531  
 épiderme, 7, 553  
 épiderme multiple, 612  
 épinard, 46  
 épines, 609  
 épine-vinette, 302  
*Epiphyllum*, 610  
 épiphytes, 383, 760, 761  
 épissage, 189  
 épissage alternatif, 189  
 épistasie, 167, 214  
 épithème, 719  
 équation de Hardy-Weinberg, 212  
 équilibre de Hardy-Weinberg, 212  
 équilibre intermittent, 230  
*Equisetites*, 420  
 équisétophytes, 419  
*Equisetum*, 400, 420
  - cycle de développement, 426*Equisetum arvense*, 424  
*Equisetum* × *ferrissii*, 228  
*Equisetum hyemale*, 52, 229  
*Equisetum laevigatum*, 229  
*Equisetum sylvaticum*, 252  
*Equisetum telmateia*, 686  
 ergostérol, 24  
 ergot, 307  
 ergotisme, 307  
 éricacées, 314  
*Eriophorum angustifolium*, 778  
 érosion, 763  
*Erwinia amylovora*, 260, 268  
*Erwinia tracheiphila*, 268  
*Erysiphe aggregata*, 293  
*Erythroxylum coca*, 31, 498  
*Escherichia coli*, 40, 180, 206, 256, 259  
*Eschscholzia californica*, 459  
 espaces intercellulaires, 566  
 espèce, 211, 220, 235
  - concept biologique, 220
  - concept morphologique, 220
  - concepts phylogénétiques, 221
 espèces estivales, 771  
 espèces invasives, 217  
*Espeletia pycnophylla*, 755  
 essences de moutarde, 686  
 essentiels, 25  
 estérification, 22  
 estragon, 511  
 étamines, 460, 483  
 éthalie, 361  
 éthanol, 515  
 ethnobotanique, 11  
 éthylène, 203, 647
  - abscission, 648
  - détermination du sexe, 649
  - maturation du fruit, 647
  - réseau de transmission, 657
  - triple réponse, 647
 étiolement, 673  
 étioplastes, 48  
*Eucalyptus cloeziana*, 24  
*Eucalyptus globulus*, 553  
*Eucalyptus regnans*, 458  
 eucaryotes, 6, 40, 244
  - origine, 247*Eucheuma*, 321  
*Euchlaena mexicana*, 510  
 euchromatine, 186  
 eudicotylédones, 458, 480, 531  
*Eugenia aromatica*, 510  
*Euglena*, 80, 324  
 euglénoïdes, 324  
 Eukarya, 244  
*Euphorbia*, 239  
*Euphorbia corollata*, 751  
*Euphorbia myrsinites*, 477  
*Euphorbia pulcherrima*, 242  
*Eurystoma angulare*, 432  
 eusporange, 414  
 eustèle, 396, 433  
 eutrophisation, 701  
 évitement de l'ombre, 673  
 évolution, 209
  - convergente, 239
  - graduelle, 229
 exclusion compétitive, 739  
 exergonique, 96  
 exine, 466  
 exocarpe, 474  
 exocytose, 53, 86  
 exons, 187  
 expansine, 60, 591, 654  
 explants, 198  
 extensine, 58
- 
- F**  
 fabacées, 493  
 facteur, 162  
 facteurs de libération, 184  
 facteurs de régulation, 655  
 facteurs de transcription, 186  
 facteurs d'interaction avec le phytochrome, 672  
 facteurs Nod, 695

- FADH<sub>2</sub>, 111, 114  
*Fagus grandifolia*, 314  
 familles, 236  
 farine, 533  
 fasciation, 269  
 faux fruit, 492  
 fécondation, 154  
 fenêtres de traces foliaires, 396  
 fenêtres foliaires, 396, 588  
 fer, 691  
 fermentation alcoolique, 118  
 fermentation lactique, 118  
*Ferocactus acanthodes*, 769  
*Ferocactus melocactiformis*, 610  
 ferrédoxine, 134  
 ferrédoxine-NADP<sup>+</sup> réductase, 134  
*Festuca arundinacea*, 307  
 feu bactérien, 260  
 feu de Saint-Antoine, 307  
 feuille, 7, 128, 375, 396  
   abscission, 604  
   développement, 600  
   différenciation, 601  
   épiderme, 598  
   opposée, 590  
   verticillée, 590  
 feuilles composées, 593  
 feuilles de lumière, 602  
 feuilles d'ombre, 602  
 feuilles simples, 593  
 feuillet plissé bêta, 28  
 feux, 759, 764, 768, 775  
 feux de forêt, 749  
 fibres, 543  
 fibres fusoriales, 67  
*Ficus benghalensis*, 572  
 figuier étrangleur, 558, 760  
 filaments d'actine, 55  
 filaments d'infection, 696  
 filet, 461  
 fimbriae, 258  
 fitness, 212  
 fixation de l'azote, 265, 706  
 flagelles, 56, 258  
 flagelline, 258  
 flavine adénine dinucléotide, 111  
 flavine mononucléotide, 113  
 flavines, 661  
 flavones, 33  
 flavonoïdes, 33, 490  
 flavonols, 33, 491  
 Fleming, Alexander, 295  
 flétrissement, 81  
 flétrissement bactérien, 260  
 fleur, 460, 482  
   développement, 604  
   épigyne, 464  
   évolution, 482  
   hypogyne, 461, 464  
   périgyne, 464  
   pollinisation, 484  
 fleur de la passion, 637  
 fleurs  
   actinomorphes, 465  
   anémogames, 490  
   hermaphrodites, 463  
   incomplètes, 463  
   protogynes, 481  
   unisexe, 463  
   zygomorphes, 465  
 fleurs d'eau, 265, 322  
 floraison, 604  
   *Aesculus hippocastanum*, 615  
   *Puya raimondii*, 615  
 Florey, Howard, 295  
 florigène, 639, 674  
 fluorescence, 127  
 flux de gènes, 213  
 flux d'énergie, 94  
 FMN, 114  
 foehn, 758  
*Foeniculum vulgare*, 511  
 folioles, 593  
 follicule, 492  
 fonte des semis, 360  
*Fontinalis dalecarlica*, 366  
 force chimiosmotique, 116  
 forêt boréale, 775  
 forêt subtropicale mixte, 772  
 forêt tropicale, 8  
 forêts décidues, 762  
 forêts décidues tempérées, 8, 770  
 forêts de montagne, 773  
 forêts de mousson, 762  
 forêts ombrophiles, 759  
 forêts pluviales, 759  
 forêts tempérées mixtes, 772  
 forêts tropicales mixtes, 763  
 forêts tropicales saisonnières, 762  
 forisomes, 551  
 formyl méthionine, 184  
*Forsythia*, 47  
 fougère aigle, 420  
 fougères, 397, 400, 409, 417  
   cycle de développement, 422  
   gamétophytes, 419  
   spores, 417  
 fougères aquatiques, 419, 424  
*Fouquieria columnaris*, 766  
 fourche de réplication, 178  
 fourmis, 495, 742  
 Fox, Sidney W., 4  
*Fragaria*, 496  
*Fragaria* × *ananassa*, 171  
 fragments d'Okazaki, 178  
 fraise, 496  
 fraisier, 171, 644  
*Frankia*, 698  
 Franklin, Rosalind, 175  
*Fraxinus pennsylvanica*, 624  
*Fritillaria*, 470  
*Fritillaria meleagris*, 243  
*Fritschella*, 347, 351  
 fromages, 263  
 frondes, 417  
 fructanes, 20  
 fructose 6-phosphate, 108  
 fruits, 474, 492  
   apocarpes, 492  
   charnus, 496  
   climatériques, 648  
   déhiscentes, 492  
   évolution, 494  
   indéhiscentes, 492  
   maturation, 495  
   multiples, 492  
   parthénocarpiques, 492, 644  
   tissu accessoire, 492  
*Frullania*, 378  
 frustules, 330  
 fuciales, 335  
*Fuchsia triphylla*, 726  
 fucoxanthine, 327, 333, 336  
*Fucus*, 251, 336  
*Fucus vesiculosus*, 335  
 fumure verte, 695  
*Funaria hygrometrica*, 384  
*Fungi*, 248, 278  
 funicule, 467, 493  
*Fusarium*, 743  
*Fusarium oxysporum*, 291  
 fuseau, 67, 157  
*fynbos*, 741, 774
- 
- G**  
 GA3, 650  
 gaine, 263, 592  
 gaine amylacée, 662  
 gaine de mestome, 599  
 gaine fasciculaire, 142, 597  
 Galapagos, 210  
*Galerucella californiensis*, 743  
 gamétanges, 284  
 gamétanges pluriloculaires, 337  
 gamétangiophores, 374  
 gamète, 155  
 gamétophytes, 374  
 gamétophyte, 253  
*Ganoderma applanatum*, 298  
 Garner, W. W., 668  
 Gassner, Gustav, 674  
 gastéromycètes, 298, 301  
 gaz à effet de serre, 140, 757  
 gaz naturel, 270  
*Geastrum saccatum*, 301  
 géminivirus, 272  
 gemmules, 371  
 gène  
   AG, 607  
   amp<sup>R</sup>, 195  
   AP1, 607  
   AP2, 607  
   AP3, 607  
   APETALA1, 674  
   AtHB8, 602  
   atpB, 243

- CAB, 667  
 CCA1, 667  
 chimérique, 195  
 CLV1, 582  
 CLV2, 582  
 CLV3, 582  
 CO, 674  
 COI, 243  
 cox1, 243  
 csaA, 363  
 d'intérêt, 195  
 DWF4, 653  
 etr1-1, 204  
 fackel, 530  
 FLC, 674  
 FRI, 674  
 FT, 674  
 GAI, 650  
 GI, 674  
 GLL, 555  
 gnom, 530  
 gurke, 530  
 GUS, 642  
 HY, 672  
 lacZ, 195  
 LFY, 607  
 LHY, 667  
 marqueurs, 195  
 matK, 243  
 mitochondriaux, 243  
 monopteros, 530  
 nif, 697, 706  
 nod, 695  
 PHTA, 671  
 PI, 607  
 pin1, 642  
 rapporteurs, 195  
 raspberry1, 529  
 rbcL, 243  
 SEP, 607  
 SOC1, 674  
 Sr31, 302, 518  
 STK, 607  
 STM, 582  
 sus, 529  
 tb1, 510  
 tga1, 510  
 TOC1, 667  
 TTG, 555, 574  
 twn, 529  
 vp1, 649  
 WUS, 582  
 zfl2, 510  
 gène d'avirulence, 275  
 gène de résistance, 274  
 gènes, 29, 206  
   actifs, 206  
   homéotiques, 605  
   O, 201  
   onc, 201  
   vir, 201  
 gènes de structure, 187  
 gènes liés, 163  
 gènes sauteurs, 165  
 génétique, 11, 153  
 génétique des populations, 211, 214  
 genévriers, 444  
*Genlisia aurea*, 188  
 génome, 42, 187  
 génome chloroplastique, 243  
 génomes procaryotes, 206  
 génomique, 11, 205  
*Genomosperma kidstonii*, 432  
*Genomosperma latens*, 432  
 génotype, 161  
 genre, 236  
 géotropisme, 662  
 germe de blé, 533  
 germination, 80, 532, 675  
   épigée, 535  
   hypogée, 535  
*Gibberella acuminata*, 282  
*Gibberella fujikuroi*, 650  
 gibbérellines, 33, 650, 674, 678  
   floraison, 651  
   fruits parthénocarpiques, 652  
   germination des graines, 651  
   levée de dormance, 650  
   montaison, 651  
 Gibbs, J. W., 97  
 gingivite, 262  
*Ginkgo*  
   fécondation, 451  
   tube pollinique, 437  
*Ginkgo biloba*, 56, 437, 450  
 ginkgophytes, 450  
 glaciers, 745  
*Gladiolus grandiflorus*, 611  
 gléba, 301  
*Gleditsia triacanthos*, 593  
 glomérromycète, 290, 312, 373, 415  
*Glomus*, 290  
*Glomus versiforme*, 313  
 glucides, 19  
 glucose, 19, 101, 108  
   formes cycliques, 21  
 glucose 6-phosphate, 108  
 glycéraldéhyde, 19  
 glycéraldéhyde 3-phosphate, 109, 136  
*Glycine max*, 47, 203, 472, 505, 697  
 glyocalyx, 258  
 glycogène, 20, 258, 263  
 glycolipides, 82  
 glycolyse, 108, 109  
 glycolyse anaérobie, 118  
 glycoprotéines, 58, 82  
 glycosides cardiotoniques, 33, 497  
 glyoxysomes, 49  
 glyphosate, 203  
 gnépine, 435  
 gnétifer, 435  
 gnétophytes, 435, 453  
   pollinisation, 454  
*Gnetum*, 453  
 Golgi, 53  
*Gonyaulax polyedra*, 327, 667  
*Gonyaulax tamarensis*, 323  
 Google Earth, 241  
*Gossypium*, 484, 506  
 Gould, Stephen Jay, 229  
 gousse, 492  
 gradient de concentration, 78  
 gradient électrochimique, 84, 115  
 gradualisme, 230  
 grain, 494  
 graines, 9, 392, 430, 526  
   dissémination, 495  
   dormance, 533, 676  
   dormantes, 532  
   germination, 533  
   maturation, 532  
   stade quiescent, 532  
   viabilité, 676  
 graines hybrides, 169  
 grains d'amidon, 21, 46, 123, 138  
 grains de pollen, 398, 436  
 graisses, 22  
   insaturées, 23  
   saturées, 23  
 Gram, Hans, 258  
 graminées, 223, 531  
   feuilles, 598  
 graminées en C3, 599  
 graminées en C4, 598  
 gram négatif, 258  
 gram positif, 258  
 grana, 45, 123  
 gravitropisme, 662  
*Griffonia simplicifolia*, 493  
 groupe de référence, 239  
 groupements prosthétiques, 102  
 groupes frères, 240  
*Grypania*, 317  
*Grypania spiralis*, 318  
 guanine, 175  
 guano, 700  
 guanosine triphosphate, 184  
 guttation, 718  
 Guzman, Rafael, 510  
*Gymnodinium breve*, 323  
*Gymnodinium catenella*, 323  
*Gymnodinium costatum*, 328  
 gymnospermes, 431  
 gynécée, 461  
 gynostème, 486
- 
- ## H
- Haberlandt, Gottlieb, 202  
 hadrome, 382  
*Haemanthus katherinae*, 66  
*Haemophilus influenzae*, 198  
 Hagemann, Wolfgang, 40  
*Hakea prostrata*, 702  
*Hakea sericea*, 702  
 Hales, Stephen, 709  
*Halimeda*, 353  
 hallucinogènes, 498  
*Halobacterium halobium*, 269

- halophiles, 269  
halophytes, 703  
*Hamamelis*, 495  
Hammer, Karl C., 669  
haploïde, 43  
haploïdisation, 295  
haptonème, 326  
haptophytes, 326  
Hardy, G. H., 212  
haricot, 507  
*Harpagophytum*, 496  
Hatch, M.D., 140  
H<sup>+</sup>ATPase, 85  
haustories, 283, 311, 699  
Hawsworth, David, L. 311  
Hebert, Paul, 243  
Hedberg, O., 759  
*Hedera helix*, 572  
hélénaline, 743  
*Helenium*, 743  
*Helianthus annuus*, 227, 485, 508  
*Helianthus anomalus*, 227  
*Helianthus petiolaris*, 227  
hélicases, 177  
hélice alpha, 28  
*Helicobacter pylori*, 262  
*Heliconia irrasa*, 762  
*Helicoverpa armigera*, 203  
héliotropisme, 680  
helminthosporiose, 518  
hémicelluloses, 22, 57  
*Hemitrichia serpulula*, 363  
hépatiques, 373  
    cycle de développement, 376  
*Herbaspirillum seropedicae*, 698  
herbicides, 203, 644  
herbivores, 732  
hérédité, 152  
    cytoplasmique, 168  
    épigénétique, 186  
    maternelle, 168  
hérédité polygénique, 167  
*Hericium coralloides*, 298  
herpès tonsurant, 295  
*Herpothallon sanguineum*, 250  
hétérocaryose, 294  
hétérochromatine, 186  
hétérocystes, 265  
hétérokontes, 330  
hétérosporie, 397, 430  
hétérothalliques, 358  
hétérotrophes, 4, 261, 731  
hétérozygotes, 161  
*Hevea*, 512  
*Hevea brasiliensis*, 32  
hexokinase, 101  
*Hibiscus esculentus*, 506  
Hiesey, William, 219  
Hildebrandt, A. C., 202  
hile, 532  
Hill, Robin, 124  
*HindIII*, 193  
histones, 154  
Holmes, W. C., 236  
homologie, 206  
homologues, 239  
*Homo sapiens*, 501  
homothalliques, 358  
homozygotes, 161  
Hooke, Robert, 39  
*Hordeum jubatum*, 252  
*Hordeum vulgare*, 504, 533, 553  
horloge biologique, 665  
horloge circadienne, 665, 668, 674  
hormogonies, 264  
hormone de croissance, 205  
hormones, 24, 201, 638  
    divisions cellulaires, 655  
    expansion des cellules, 655  
    messagers chimiques, 653  
    messagers secondaires, 657  
    microtubules corticaux, 655  
    ouverture des stomates, 657  
    transduction des signaux, 656  
houblon, 119  
*Hoya carnosa*, 145  
Hubbell, 748  
huile de moutarde, 497  
huiles, 22  
huiles essentielles, 32  
*Humulus lupulus*, 119  
humus, 689  
*Huperzia*, 404  
*Huperzia lucidula*, 408  
Hutchinson, G. E., 731  
hyalocystes, 380  
hybride interspécifique, 222  
hydathodes, 642, 718  
hydrate de carbone, 19, 123  
*Hydrodictyon*, 350  
*Hydrodictyon reticulatum*, 351  
hydroïdes, 382  
hydrolyse, 20  
hydrophytes, 593  
hydrotropisme, 664  
*Hygrocybe aurantiosplendens*, 281  
hyménium, 291, 298  
hyménomycètes, 298  
*Hymenophyllum*, 413  
*Hyosciamus muticus*, 31  
*Hyoscyamus niger*, 668  
hypanthium, 464  
hyperaccumulateurs, 705  
hypersensibilité, 274  
hyphes, 281  
hyphes ascogènes, 292  
hypocotyle, 531  
hypoderme, 438  
hypothèse amidon-statolithe, 662  
hypothèse Gaïa, 745
- 
- I
- icosahédre, 273  
if, 32, 445, 447  
    phloème secondaire, 548
- 
- ignames, 512  
Îles Hawaii, 225  
Iltis, Hugh, 510  
imbibition, 80  
*Impatiens*, 494  
import cotraductionnel, 184  
incendies, 749  
inclusions huileuses, 22  
indusies, 417  
inflorescence, 460  
Ingenhousz, Jan, 123  
ingénierie génétique, 13, 181, 200  
initiales, 538, 581  
    des rayons, 617  
    fusiformes, 617  
initiation, 184  
instabilité dynamique, 54  
interférence de l'ARN, 190  
intermédiaires C3-C4, 145  
interphase, 64  
intine, 466  
introns, 187, 195  
inversion, 165  
involucre, 382  
ion calcium, 88  
*Ipomoea batatas*, 507, 574, 576  
*Iriarteia deltoidea*, 573  
iris, 459  
irrigation, 515  
isidies, 308  
isoétacées, 408  
*Isoetes*, 396, 400, 408  
*Isoetes muricata*, 22, 50  
*Isoetes storkii*, 412  
isolement génétique, 220  
Isopentyle-adénine, 646  
isoprène, 31, 32  
isosporie, 397  
isozymes, 103  
*Iva annua*, 508
- 
- J
- jacinthe d'eau, 217, 746  
Jaffe, M. J., 665, 680  
Janzen, Daniel, 742  
jasmonate, 639  
jojoba, 520  
*Juglans cinerea*, 624  
*Juniperus communis*, 447  
*Juniperus osteosperma*, 764  
jusquiamme, 31
- 
- K
- kaki, 62  
*Kalanchoe*, 145  
*Kalanchoë daigremontiana*, 171  
Kamen, Martin, 124  
Kaplan D., 40  
*Karenia brevis*, 323  
Keck, David, 219  
kilocalorie, 97

kinases, 105  
 kinases cycline dépendantes, 64  
 kinétime, 645, 646  
 kinétochores, 67, 157  
*Klebsormidium*, 347, 354  
 Knop, W., 198  
*Koenigia islandica*, 778  
 kombu, 321  
 Krakatoa, 746  
 Krebs, Hans, 111  
 Kücher, A.W., 755  
*Kuehneola uredinis*, 302  
 Kurosawa, E., 650

## L

labelle, 486  
*Laccaria bicolor*, 314  
*Lactuca sativa*, 69, 532, 670  
 lacune protoxylémienne, 587  
 lacunes, 565  
*Lagenaria siceraria*, 506  
*Laguncularia racemosa*, 572  
 lait de coco, 645  
 laitue, 69  
   nervures, 601  
 laitue de mer, 352  
 Lamarck, Jean-Baptiste de, 209, 244  
 lamelle médiane composée, 59  
 lamelle mitoyenne, 22, 57, 59  
 lamelles, 299  
 laminaires, 321  
 laminariales, 335  
 laminarine, 336  
 lampourde, 496, 669  
*Larix*, 444, 776, 777  
*Larix decidua*, 446  
*Larrea divaricata*, 633, 741  
*Larrea* spp., 767  
 latex, 32  
*Lathyrus odoratus*, 163  
 laticifères, 32  
 laurier, 511  
 laurier-rose, 595  
   feuille, 595  
*Laurus nobilis*, 511  
*Leccinum*, 4  
 lectines, 82  
*Leefructus mirus*, 481  
 leghémoglobine, 698  
 légumineuses, 493, 504, 695  
   fruits, 493  
*Lemna*, 739  
*Lemna gibba*, 458  
*Lens culinaris*, 504  
 lenticelles, 555, 570, 620  
 lentilles d'eau, 458, 739  
*Lentinula edodes*, 300  
 Leopold, Aldo, 750  
*Lepidodendron*, 403  
 leptoides, 382  
 leptome, 382  
 leptosporanges, 414, 417

leucoplastes, 47  
 levure, 119, 206, 280, 282  
 liaison peptidique, 27  
 lianes, 760  
*Liatris punctata*, 560  
*Liatris pycnostachya*, 751  
 liber, 622  
 lichen, 306  
   développement, 311  
   propagules, 308  
   survie, 310  
*Licmophora flagellata*, 331  
 liège, 555, 570, 619, 622, 626  
 lignification, 34  
 lignine, 58  
   de blessure, 34  
 ligule, 405, 602  
 lilas, 539  
   feuille, 594  
   méristème apical, 539  
*Lilium*, 156, 468  
*Lilium henryi*, 461  
 limace, 362  
 limbe, 336, 396, 592  
 limite d'exclusion, 88, 274  
*Linaria vulgaris*, 462, 494  
*Lindsaea*, 413  
 linkage, 163  
 Linné, Carl von, 234  
*Linum usitatissimum*, 283, 504, 538  
 lipides, 22  
*Liriodendron tulipifera*, 598, 630  
*Lithocarpus densiflora*, 463  
*Lobaria verrucosa*, 310  
*Lobelia gloria-montis*, 224  
 lobéliacées, 224  
 lobes tégumentaires, 431  
 locus, 159  
 loges, 463  
 loi de Hardy-Weinberg, 212  
 loi de la ségrégation, 162  
 lois de Mendel, 162  
*Lomatia tasmanica*, 633  
 longueurs d'onde, 125  
*Lonicera hispidula*, 484, 496  
*Lophophora williamsii*, 498  
 lotus, 484  
 luciférase, 195, 197, 667  
 luciférine, 330  
 lumière, 125  
   modèle corpusculaire, 126  
   modèle ondulatoire, 125  
   quantum, 126  
*Lupinus albus*, 722  
*Lupinus arcticus*, 676  
*Lupinus arizonicus*, 680  
*Lupinus diffusus*, 462  
 luzerne, 586  
   tige, 587  
*Lycogala*, 363  
 lycophytes, 400, 403  
 lycopodes, 403  
*Lycopodiella*, 404

lycopodiophytes, 403  
*Lycopodium*, 403  
*Lycopodium lagopus*, 394, 406  
 Lyell, Charles, 211  
*Lygodium*, 412  
*Lygodium microphyllum*, 414  
*Lymantria dispar*, 743  
 lysosomes, 247  
*Lythrum salicaria*, 217, 743

## M

*Machaeranthera gracilis*, 43  
 macis, 511  
 MacMillan, J., 650  
 macrocystes, 363  
*Macrocystis*, 321, 336  
*Macrocystis integrifolia*, 337  
*Macrocystis pyrifera*, 321  
 macroévolution, 229  
 macromolécules, 19  
 macronutriments, 684  
 Madagascar, 763  
*Magnetospirillum magnetotacticum*, 260  
*Magnolia grandiflora*, 481  
 magnolias, 480  
 magnoliidées, 483  
 Mahall, 741  
 maïs, 41, 550  
   carence, 688  
   domestication, 510  
   faisceaux conducteurs, 589  
   feuille, 592  
   germination, 536  
   grain, 536  
   mutants vivipares, 649  
   origine, 510  
   pollinisation, 490  
   racine, 561, 563, 567  
   racines aériennes, 572  
   stomates, 554, 597  
   tige, 588  
   tubes criblés, 550  
 maïs Bt, 203  
 maïs hybride, 516  
 maladies virales, 271  
 malate, 142, 145  
*mallee*, 774  
 Malloch, D. W., 315  
 malt, 119  
 Malthus, Thomas, 210  
*Malus domestica*, 464, 555  
*Malus sylvestris*, 616, 621  
 manchon cytoplasmique, 88  
*Mangifera indica*, 505  
*Manihot esculenta*, 508  
 manioc, 508, 512  
 mannitol, 336  
 manteau, 313  
 maquis méditerranéen, 773  
*Marasmius oreades*, 300  
 Marattiales, 417  
 Marattiopsida, 417

- Marchantia*, 252, 369  
 Marchantiophyta, 373  
 marées rouges, 322  
 mariculture, 320  
 marijuana, 497  
 Marquez, Luis, 307  
 marronnier, 583  
     bourgeons, 583  
     feuilles, 593  
 Mars, 3  
 marsiléacées, 419  
*Marsilea*, 419  
*Marsilea polycarpa*, 424  
 matorral, 774  
 matrotrophie, 371  
*Matteucia struthiopteris*, 419  
 Matthaei, Heinrich, 180  
 maturation de l'ARNm, 190  
 maturation des fruits, 203  
 Maxwell, James Clerk, 125  
 McClintock, Barbara, 165  
 méats, 565  
*Medicago sativa*, 559, 586, 685  
 médicaments, 520  
*Medullosa*, 435  
*Medullosa noei*, 401  
 médullosées, 433  
*Megacylene robiniae*, 478  
 mégagamétogenèse, 467  
 mégagamétophytes, 398  
 mégapascal, 77  
 mégaphylles, 396, 417  
 mégasporange, 398, 431  
 mégasporés, 398  
 mégasporogenèse, 467  
 mégasporophylles, 405  
 méiose, 153, 155, 159  
     anaphase I, 157  
     métaphase I, 157  
     prophase I, 156  
     seconde division, 158  
     télophase I, 158  
*Melampsora lini*, 283  
 mélèze, 444, 741  
 membrane plasmique, 39, 42  
 membranes cellulaires, 23  
 membrane unitaire, 41  
 Mendel, Gregor, 152  
*Mentha*, 32  
 menthe, 32, 511  
 Mer des Sargasses, 336  
 méricarpes, 492  
 méristème, 538  
     centre d'organisation, 582  
 méristème apical, 529, 580  
 méristème fondamental, 529  
 méristème intercalaire, 583  
 méristèmes, 9, 63  
     apicaux, 9  
     latéraux, 9  
*Mertensia virginica*, 462  
 mésangiospermes, 480  
 mescaline, 498  
*Mesembryanthemum crystallinum*, 612  
 mésocarpe, 474  
 mésocotyle, 536  
 mésophylle, 438, 596  
 mésophytes, 593  
*Mesostigma*, 354  
 messagers secondaires, 87, 657  
 métabolisme de l'acide crassulacéen, 145, 711  
 métabolites primaires, 30  
 métabolites secondaires, 30, 51, 281, 497, 521, 743  
 métaphase, 66  
 métaphloème, 547  
*Metasequoia*, 447  
*Metasequoia glyptostroboides*, 451  
 métaux lourds, 705  
 météorites, 4  
 méthane, 140, 270  
 méthanogènes, 270  
*Methanothermobacter fervidus*, 244  
 méthylation, 186  
 micelles, 57  
*Micrasterias thomasi*, 356  
 microalignements d'ADN, 206  
 microARN, 190  
 microbodies, 49  
*Micrococcus luteus*, 260  
 microcystes, 361  
 microévolution, 213  
 microfibrilles, 57  
 microfilaments, 55  
 microfossiles, 3  
 microgamétogenèse, 465  
 microgamétophytes, 398  
 micronutriments, 684  
 microphylls, 396  
 microplasmodesmes, 265  
 micropropagation, 198  
 micropyle, 431, 467  
 microscope, 39  
 microspores, 398  
 microsporidies, 286  
 microsporogenèse, 465  
 microsporophylles, 405  
 microtubules, 28, 54, 56, 67, 157  
*Mikania citriodora*, 236  
 mildiou, 358  
 Miller, Carlos O., 645  
 millet, 505  
*Mimosa pudica*, 34, 678  
*Mimulus cardinalis*, 489  
*Mimulus ringens*, 457  
 minéraux, 688  
 Mirkov, T. Erik, 203  
 Mitchell, J. W., 652  
 Mitchell, Peter, 116  
 mitochondries, 48, 110, 168, 247  
     ADN, 49  
     matrice, 117  
     membrane interne, 115  
 mitose, 65, 159  
 mixotrophie, 328  
*Mnium*, 383  
 modèle ABC, 607  
 modèle ABCDE, 607  
 modification phylétique, 229  
 moelle, 395, 541  
 moisissures aquatiques, 358  
 mole, 97  
 monères, 244  
*Monilinia fructicola*, 291  
 monilophytes, 409  
*Monoclea gottschei*, 370  
 monocotylédones, 458, 480, 531  
 monomères, 19  
 monophylétique, 238  
 monosaccharides, 19  
 monospores, 342  
 monoterpénoïdes, 31  
*Monotropa uniflora*, 460  
 Mont Mabou, 241  
 Mont St. Helens, 747  
*Morchella*, 294  
*Morchella esculenta*, 281  
*Moricandia arvensis*, 76  
 morille, 294, 313  
 morphogenèse, 540  
 morphologie, 10  
 mort cellulaire programmée, 48, 546  
*Morus alba*, 590  
 mosaïque fluide, 82  
 mosaïques, 271  
 mousse espagnole, 773  
 mousses, 378, 381  
     cycle de développement, 386  
     protonéma, 381  
     reproduction, 382  
     sporophytes, 383  
     stomate, 384  
 moutarde, 511  
 mouvement de l'eau, 713  
     cadres de Caspari, 718  
     cohésion-tension, 713  
     dans la racine, 717  
     ponctuations, 715  
     pression racinaire, 718  
     redistribution hydraulique, 719  
     vitesse, 716  
 mouvements nastiques, 678  
 mouvement thigmonastique, 678  
 mucilage, 560  
 mucoviscidose, 262, 323  
 mufler, 166  
 multiplication végétative, 169, 171  
 Münch, Ernst, 723  
 mûrier, 590  
*Musa × paradisiaca*, 459, 505  
 muscade, 511  
 mutagènes, 165  
 mutants knockout, 206  
 mutations, 164, 213  
     chromosomiques, 164, 165  
     ponctuelles, 165  
 mutations homéotiques, 605

mutualisme, 741  
 mycélium, 281  
*Mycena*, 250  
*Mycena lux-coeli*, 117  
 mycètes, 278  
 mycobionte, 306  
 myco-hétérotrophes, 458, 487  
 mycologie, 281  
 mycoplasmes, 267  
 mycorhizes, 290, 312, 565, 684, 700, 720, 741  
 mycotoxines, 279, 295  
*Myristica fragrans*, 510, 511  
 myxamibes, 362  
 myxobactéries, 259  
 myxomycètes, 249, 251, 318  
 myxomycètes cellulaires, 362  
 myxomycètes plasmodiaux, 360  
 Myxomycota, 360  
 myxospores, 259

## N

N-acétylglucosamine, 22  
 NAD<sup>+</sup>, 101  
 NADH, 114  
 nanotubules, 259  
 nécrose, 686  
 nectaires, 483  
 nectar, 483  
 neige rouge, 345  
 Neljubov, Dimitri, 647  
*Nelumbo*, 243  
*Nelumbo lutea*, 484  
*Nelumbo nucifera*, 676  
 nématodes, 303  
 nénuphar, 480, 595  
     feuille, 595  
*Nepeta cataria*, 235  
*Neptunia pubescens*, 606  
*Nereocystis*, 336  
*Nerium oleander*, 595  
 nervation parallèle, 597  
 nervation réticulée, 596  
 nervilles, 597  
 nervures, 596  
*Neurospora*, 166  
*Neurospora crassa*, 280, 293  
 Newton, Isaac, 125  
*Nicotiana glutinosa*, 275  
*Nicotiana tabacum*, 7, 31, 43, 48, 50, 136, 197, 204, 645, 647  
 nicotinamide adénine dinucléotide, 101  
 nicotine, 31  
 nidulaires, 301  
 Nilson-Ehle, H., 167  
 Nirenberg, Marshall, 180  
*Nitella*, 56, 76  
 nitrification, 692  
*Nitrobacter*, 692  
 nitrogénase, 693  
*Nitrosococcus nitrosus*, 260  
*Nitrosomonas*, 692

niveau trophique, 731  
 Nobel, Park, 769  
*Noctiluca scintillans*, 323, 327  
 nodules racinaires, 695  
     types, 696  
 nœuds, 583, 627  
 noix, 494  
 noix de coco, 495  
 nomenclature, 234  
*Nomuraea rileyi*, 293  
 non-disjonction, 221  
 nori, 321  
*Norops biporcatus*, 762  
*Nostoc*, 306, 388, 699  
*Nostoc commune*, 264  
 noyau, 42, 247  
 noyaux polaires, 468  
 noyaux spermatiques, 441  
 noyer, 579  
     feuille, 593  
 nucelle, 430  
*Nuclearia*, 248, 285  
 nucléoïde, 40, 257  
 nucléole, 44  
 nucléomorphe, 325  
 nucléoplasme, 42  
 nucléosomes, 155, 186  
 nucléotides, 29  
*Nudaria*, 321  
 nyctinastie, 678  
*Nymphaea fabiola*, 2  
*Nymphaea odorata*, 480, 544, 595, 746

## O

*Ochroma lagopus*, 626  
*Ocimum vulgare*, 511  
*Oedogonium*, 350  
*Oenothera*, 470  
*Oenothera gigas*, 222  
*Oenothera glazioviana*, 164, 222  
 œstrogène, 24  
 oignon, 67, 69  
     racine, 563  
 oiseaux, 489  
*Olea capensis*, 634  
*Olea europaea*, 504  
 oléosomes, 52  
 oligosaccharines, 57  
 olive, 526  
 Oliver, F. W., 400  
 ombelle, 461  
 omnivores, 736  
*Oncidium sphacelatum*, 576  
 oomycètes, 318, 358  
 Oomycota, 358  
 oosphère, 468  
 oospore, 358  
 opercule, 378, 383  
 ophioglossales, 415, 417  
*Ophioglossum*, 43, 415  
*Ophioglossum reticulatum*, 417  
*Ophiostoma novo-ulmi*, 291  
*Ophiostoma ulmi*, 291  
 opines, 201  
 opisthokontes, 245, 285  
*Opuntia*, 743  
*Opuntia basilaris*, 712  
*Opuntia inermis*, 744  
 orchidées, 314, 486  
     fleurs, 486  
     racines aériennes, 576  
 ordres, 236  
 organes, 393  
 organismes pluricellulaires, 6  
 organites symbiotiques, 49  
 orge, 504  
     cellule compagne, 553  
     développement d'une feuille, 602  
*Origanum vulgare*, 511  
 origine de réplication, 177  
 orme  
     bois, 631  
 orpins, 612  
*Orthotrichum*, 385  
*Oryza glaberrima*, 517  
*Oryza rufipogon*, 505  
*Oryza sativa*, 144, 199, 505, 533  
*Oscillatoria*, 264  
 osmose, 78  
 ostiole, 553, 554, 710  
*Ostrinia nubilalis*, 203  
 ovaire, 463  
     infère, 464  
     supère, 464  
 ovalbumine, 189  
 Overbeek, Johannes van, 645  
 ovule, 467  
 oxalate de calcium, 50  
*Oxalis*, 666  
*Oxalis tuberosa*, 508  
 oxaloacétate, 111, 140, 145  
 oxydation, 98, 107  
     glucose, 107  
     graisses, 117  
     protéines, 117  
     rendement énergétique, 117  
 oxydation-réduction, 98  
*Oxydendrum*, 770  
 oxydes d'azote, 140  
 oxydo-réduction, 98  
 oxygène, 5  
*Oxyria digyna*, 219  
 ozone, 5

## P

paléobotanique, 11  
 palétuvier, 572  
*Palhinhaea*, 404  
*Palmaria*, 343  
 palmiers, 583, 614  
     méristème apical, 584  
 palmier à huile, 512  
 palmier sagou, 449  
 palo verde, 767

- panicule, 461
- Panicum virgatum*, 322, 735
- Papaver somniferum*, 31, 493, 497
- papaya ringspot virus, 201
- papayer, 13, 199, 201
- papillon monarque, 33, 743
- pappus, 486
- pâquerettes, 486
- Paraceratherium*, 732
- paramylon, 324
- paraphylétique, 238
- parasexualité, 295
- parasites, 458, 736
- parasitisme, 761
- parasitoïdes, 736
- parenchyme, 541
- parenchyme interfasciculaire, 585
- parenchyme spongieux, 596
- parenthésomes, 296
- parfum, 32
- Paris japonica*, 187
- Parkinsonia* spp., 767
- Parmelia perforata*, 308
- paroi cellulaire, 56
- paroi primaire, 58
- paroi secondaire, 59
- parthénocarpie, 492
- Parthenocissus*, 607
- patate douce, 507, 576
  - racine, 576
- patch-clamp, 84
- pâturage, 740
- pâturin, 599
- Pauling, Linus, 175
- pavot, 31
- PCR, 195
- pectines, 22, 57
- pédicelle, 460
- pédogenèse, 746
- pédoncule, 328
- pélargonidine, 491
- pellicule, 324
- pénicilline, 294, 295, 741
- Penicillium camemberti*, 280
- Penicillium chrysogenum*, 741
- Penicillium notatum*, 294
- Penicillium roqueforti*, 280
- pennales, 331
- pennes, 417
- PEP carboxylase, 140, 141, 143
- Peperomia*, 612
- peptidoglycanes, 258
- peptidyl transférase, 184
- perforations, 544
- périanthe, 375, 461, 482
- péricarpe, 474
- péicycle, 569
- périderme, 394, 555, 570, 619
- péridinine, 328
- péridium, 301
- périphyces, 302
- périsperme, 474, 531
- péristome, 383
- périthèce, 291
- permafrost, 776
- perméabilité sélective, 78
- péronosporales, 358
- peroxysomes, 49, 139
- Persea americana*, 507, 648
- pervenche de Madagascar, 521
- pétales, 460, 483
- pétiole, 592
- pétiolule, 593
- Petroselinum crispum*, 511
- Petunia hybrida*, 204
- peuplier, 62
- peyotl, 498
- Pezizomycotina, 291
- Phaeocystis*, 326
- phagocytose, 86
- Phakopsora pachyrhizi*, 302
- Phalaris canariensis*, 639
- Phanerochaete chrysosporium*, 280
- phase G0, 63
- phase M, 63
- Phaseolus coccineus*, 529
- Phaseolus lunatus*, 507
- Phaseolus vulgaris*, 63, 507, 531, 534, 666
- phelloderme, 555, 570, 619
- phellogène, 394, 555, 570, 619
- phénotype, 162
- phéophycées, 335
- phéophytine, 131
- Phlegmarius*, 404
- phloème, 7, 546, 722
- Phoenix dactylifera*, 504, 676
- Phoradendron leucocarpum*, 699
- phosphate, 691
- phosphoénolpyruvate, 140
- phosphoglycolate, 138
- phospholipides, 22, 23, 82
- phosphore, 700, 737
  - cycle, 700
- phosphorylation, 105
  - au niveau du substrat, 110, 111
- phosphorylation cyclique, 135
- photobionte, 306
- photoconversion, 671
- photolyse de l'eau, 132
- photomorphogenèse, 672
- photons, 126
- photopériodisme, 668
- photophosphorylation, 132, 133
- photophosphorylation non cyclique, 134
- photorécepteur, 661, 670
- photorespiration, 49, 138
- photosynthèse, 2, 5, 122
- photosynthèse CAM, 239
- photosystèmes, 130
- phototropines, 661, 711
- phototropisme, 285, 660
- phragmoplaste, 68
- phragmosome, 65
- phycobilines, 129, 263, 266, 340
- phycocyanine, 263
- phycocérythrine, 263
- phycoplaste, 346
- phylloquinone, 134
- Phyllostachys edulis*, 603
- phyllotaxie, 590
  - décussée, 590
  - distique, 590
- phylogénie, 238
- phylum, 236
- Physarum*, 251, 361
- Physcomitrella patens*, 199, 368, 381
- physiologie, 10
- Physoderma alfalfae*, 287
- Physoderma maydis*, 287
- phytoalexines, 30, 57
- phytochrome, 666, 671
- phytohormones, 638
- phytomères, 580
- Phytophthora cinnamomi*, 360
- Phytophthora infestans*, 360, 361, 518
- Phytophthora ramorum*, 360
- phytoplankton, 320
- phytoplasmes, 268
- phytoremédiation, 12, 706
- phytosidérophores, 691
- Picea*, 444
- Picea abies*, 633
- Picea engelmannii*, 740, 747
- Picea glauca*, 776
- picoplancton, 269
- pièces florales, 463
  - adnées, 464
  - connées, 464
- pied, 298, 372
- pied de l'athlète, 295
- piéride du chou, 497
- pigment accessoire, 129
- pigments, 126
- pigments d'antenne, 130
- pigments floraux, 33
- pileus, 298
- pili, 259
- Pilobolus*, 285
- Pimenta officinalis*, 510
- Pimpinella anisum*, 511
- pin
  - bois, 629
  - plage criblée, 549
  - ponctuations aréolées, 629
- pin de Weymouth, 628
- pingos, 777
- Pinguicula vulgaris*, 694
- Pinnularia*, 331
- pinocytose, 87
- pins, 437
  - cônes, 439
  - cycle de développement, 442
  - feuilles, 438
  - grain de pollen, 439
- pins pignons, 441
- Pinus albicaulis*, 430, 441
- Pinus clausa*, 773
- Pinus contorta*, 313, 441, 445, 750
- Pinus edulis*, 438, 444

- Pinus elliotii*, 626, 772  
*Pinus flexilis*, 441  
*Pinus jeffreyi*, 215  
*Pinus lambertiana*, 252, 444, 749, 773  
*Pinus longaeva*, 439, 630, 633  
*Pinus palustris*, 437, 773  
*Pinus ponderosa*, 444  
*Pinus radiata*, 440  
*Pinus resinosa*, 444, 549, 684  
*Pinus sabiniana*, 444  
*Pinus strobus*, 312, 444, 626, 628  
*Pinus wallichiana*, 438  
*Piper nigrum*, 510, 511  
Pirozynski, K. A., 315  
pisatine, 743  
pissenlit, 128, 485  
pistil, 463  
*Pisum sativum*, 153, 159, 493, 504, 535, 607, 743  
placenta, 463  
placentation, 463  
  axile, 463  
  basilaire, 463  
  centrale, 463  
  pariétale, 463  
plage criblée, 547, 549  
plancton, 265, 320  
*Plantae*, 243  
plantains, 505  
plante  
  dioïque, 463  
  monoïque, 463  
plantes  
  ADN, 46  
  amélioration des ~ 211  
  annuelles, 614  
  bisannuelles, 615  
  carnivores, 694  
  croissance, 540  
  décidues, 615  
  de jours courts, 668  
  de jours longs, 668  
  indifférentes, 669  
  nutrition, 683  
  parasites, 699  
  ribosomes, 46  
  transgéniques, 13  
  vivaces, 615  
  plantes CAM, 145, 711, 767  
  plantes carnivores, 611  
  plantes en C4, 140  
  plantes génétiquement modifiées, 192  
  plantes grasses, 766  
  plantes invasives, 217  
  plantes grimpantes, 760  
  plantes succulentes, 145, 612  
  plantes transgéniques, 13, 201  
  plantes vasculaires, 7, 253, 391  
    cycle de développement, 397  
  plantes vertes, 249  
  plaque cellulaire, 65, 68  
  plaque métaphasique, 67  
  plaque perforée, 544  
  plaques criblées, 548  
  plasmalemme, 39  
  plasmide recombinant, 195  
  plasmides, 165, 194, 257  
  plasmide Ti, 200  
  plasmode, 360  
  plasmodesmes, 40, 51, 59, 61, 70, 88, 274, 369  
  plasmodiocarpe, 361  
  plasmogamie, 284  
  plasmolyse, 81  
  *Plasmopara viticola*, 358  
  plastides, 45, 168  
  plastides secondaires, 248  
  plasticité développementale, 218  
  plastocyanine, 133  
  plastoquinol, 132  
  plastoquinone, 33, 131  
  platane  
    écorce, 625  
*Platanus*, 243  
*Platanus* × *hybrida*, 220  
*Platanus occidentalis*, 220  
*Platanus orientalis*, 220  
  pléiotropie, 167, 214  
*Pleopeltis polypodioides*, 413  
*Pleurotus ostreatus*, 303  
*Pleurozium schreberi*, 699  
  plumule, 531  
  pneumatophores, 572  
*Pneumocystis carinii*, 280  
*Poa annua*, 599  
*Poa pratensis*, 144, 171, 215, 228  
*Podophyllum peltatum*, 1  
  poils absorbants, 554, 564, 717  
  poils épidermiques, 595  
  poils glandulaires, 555  
  point de flétrissement permanent, 691  
  points de passage, 64  
  poire, 58  
  poireau, 313  
  poirier  
    scléréides, 544  
  pois  
    feuille, 592  
    gousses, 493  
  pois de senteur, 163  
  poivre, 501  
  pollen, 466  
  pollinie, 486  
  pollinisateurs, 33  
  pollinisation, 398, 436, 471, 487  
  polyembryonie, 437  
  polygalactanes, 340  
*Polygonum*, 470  
  polyhydroxybutanol, 205  
  polymérase *Taq*, 195  
  polymères, 19  
  polymérisation, 19  
  polynômes, 234  
  polypeptides, 27  
*Polyphagus euglenae*, 281, 287  
  polyphylétique, 238  
  polyploïdes, 43  
  polyploïdie, 166, 221  
  Polypodiopsida, 417  
*Polypodium*, 422  
*Polypodium virginianum*, 420  
*Polyporus arcularius*, 298  
  polyribosome, 184  
  polysaccharides, 19  
*Polysiphonia*, 343  
  polysome, 43, 44, 184  
  polysporangiophytes, 368  
*Polystichum*, 420  
*Polytrichum*, 383  
*Polytrichum juniperinum*, 385  
*Polytrichum piliferum*, 384  
  pomme de terre, 171, 360, 507, 518  
    stomates, 597  
  pommies, 492  
  pommier, 464, 555  
    cambium, 616  
    périderme, 555  
  pompes, 83  
  ponctuations, 60, 544, 628  
  ponctuations primaires, 59  
  pont pyrophosphate, 101  
  ponts disulfure, 28  
  pool de gènes, 211  
  population, 211, 731  
  population humaine, 11  
*Populus deltoides*, 62  
*Populus tremuloides*, 747  
*Populus trichocarpa*, 199  
  pores, 369  
  pores nucléaires, 43  
*Porolithon craspedium*, 341  
  porosité annelée, 632  
  porosité diffuse, 632  
*Porphyra*, 321  
*Porphyra nereocystis*, 342  
*Postelsia palmaeformis*, 251, 318  
  post-maturation, 533  
  posttranscriptional gene silencing, 275  
  potentiel hydrique, 76  
  potentiel osmotique, 79  
*Potentilla glandulosa*, 218  
*Poterioochromonas*, 333  
  potiron, 545  
    phloème, 551  
    tubes criblés, 550  
  pourpre de l'abeille, 491  
  prairies, 767  
  préfoliaison circinée, 417  
  prêles, 400, 420  
  première loi de la thermodynamique, 95  
  pression de paroi, 80  
  pression de turgescence, 80  
  pression hydrostatique, 77, 663  
  pression osmotique, 79  
  pression racinaire, 712, 718  
  Priestley, Joseph, 123  
  primordium foliaire, 600  
  primordium racinaire, 571  
  primordiums foliaires, 580

primordiums gemmaires, 580  
 principe de parcimonie, 240  
 procambium, 529  
 procaryotes, 6, 40, 256  
   conjugaison, 259  
   diversité métabolique, 261  
   flagelle, 258  
   maladie, 262  
   paroi cellulaire, 258  
   psychrophiles, 262  
   reproduction, 259  
   ribosomes, 257  
   thermophiles, 257, 262  
   tubules, 259  
*Prochlorococcus*, 266  
*Prochloron*, 266  
*Prochlorothrix*, 266  
 producteurs primaires, 731  
 produits phénoliques, 497  
 proembryon, 529  
 progymnospermes, 432  
 promoteur, 181  
 propagation clonale, 198  
 prophase, 65  
 proplaste, 48  
*Prosopis juliflora*, 559  
 protéine à fluorescence verte, 195, 197  
 protéine P, 549, 550, 551  
 protéines, 25  
   canaux ioniques, 84  
   de canal, 84  
   de transport, 83  
   feuillet plissé bêta, 28  
   fibreuses, 28  
   globulaires, 28, 82  
   hélice alpha, 28  
   intrinsèques, 82  
   ouverture de portes, 84  
   périphériques, 82  
   pompes, 83  
   porteuses, 84, 85  
   structure primaire, 27  
   structure quaternaire, 29  
   structure secondaire, 28  
   structure tertiaire, 28  
   transmembranaires, 82  
 protéines ABCD, 642  
 protéines de déplacement, 274  
 protéines de fixation, 186  
 protéines fer-soufre, 113, 134  
 protéines motrices, 68  
 protéines PIN, 641  
 protéinoïdes, 4  
 protéome, 206  
 prothalle, 418  
 protistes, 249, 318  
 protistes hétérotrophes, 358  
 protoderme, 529  
 protofilaments, 54  
*Protogonyaulax tamarens*, 323  
*Protolepidodendron*, 393  
 protonémas, 373  
 protophloème, 547

protoplasme, 42  
 protoplaste, 42  
 Protosphagnales, 378  
 protostèle, 395, 405  
 protoxylème, 545  
 protozoaires, 249  
 protrachéophyte, 382, 402  
*Prunella vulgaris*, 216  
*Prunus persica*, 235, 492  
*Prymnesium*, 327  
*Prymnesium parvum*, 326  
*Psaronius*, 400, 417, 435  
*Pseudolycopodiella*, 404  
*Pseudomonas*, 268  
*Pseudomonas aeruginosa*, 262  
*Pseudomonas solanacearum*, 260, 268  
*Pseudomonas syringae*, 205  
*Pseudomyrmex ferruginea*, 742  
 pseudoplasmode, 362  
 pseudopode, 378  
*Pseudotrebouxia*, 306  
*Pseudotsuga*, 444  
*Pseudotsuga menziesii*, 773  
*Psilocybe mexicana*, 300  
 psilocybine, 300  
*Psilophyton*, 393, 399  
*Psilophyton princeps*, 399  
 psilotales, 415  
 Psilotopsida, 415  
*Psilotum*, 415  
*Psilotum nudum*, 416, 418  
*Pteridium aquilinum*, 420  
 ptéridospermes, 400, 431, 433  
*Pteris vittata*, 391, 706  
*Puccinia graminis*, 302, 518  
 Pucciniomycotina, 301  
*Pueraria montana*, 217  
 puits tapissés, 87  
 pulvinus, 678  
*Punica granatum*, 504  
 purines, 175  
 pycnides, 302  
 pycniospores, 302  
 pyrénioïde, 324  
 pyrèthre, 743  
 pyrimidines, 175  
*Pyrus communis*, 58, 544, 621  
 pyruvate, 108, 110  
*Pythium*, 360

## Q

*Quercus*, 463  
*Quercus alba*, 624  
*Quercus rubra*, 546, 591, 622, 628  
*Quercus suber*, 622  
 queue d'histone, 186  
 queue poly-A, 189  
 queues de cheval, 420  
 quinine, 498, 511  
 quinones, 113, 497  
 quinquina, 511

## R

racème, 461  
 rachis, 417, 593  
 racines, 6, 396, 558  
   adventives, 559  
   aériennes, 572  
*Arabidopsis*, 574  
   cambium, 569  
   cellules de bordure, 561  
   centre quiescent, 562  
   columelle, 562  
   croissance, 563  
   croissance secondaire, 569  
   cylindre central, 569  
   cylindre cortical, 565  
   échasses, 572  
   endoderme, 568  
   épiderme, 564  
   exoderme, 568  
   latérales, 571  
   méristème apical, 562  
   nourricières, 559  
   péricycle, 569  
   périderme, 570  
   pivotante, 559  
   poils absorbants, 564  
   proméristème, 562  
   région d'élongation, 563  
   structure primaire, 564  
   support, 572  
   tubéreuses, 573  
   xylème primaire, 569  
 racines coralloïdes, 449  
 racines en grappe, 700  
 racines flagellaires, 346  
 racines latérales, 571  
 radiations ionisantes, 126  
 radicules, 559  
 radicule, 531  
 radis, 539  
 raduction, 182  
*Rafflesia*, 242  
*Rafflesia arnoldii*, 460  
 rang, 236  
*Ranunculus*, 566, 586  
*Ranunculus peltatus*, 169  
*Raphanus sativus*, 539, 565, 674, 717  
 raphé, 331  
 raphides, 497  
*Ratibida pinnata*, 751  
 rayonnement adaptatif, 221, 224  
 rayons, 541, 570  
 rayons ligneux, 615  
 rayons médullaires, 585  
 RE, 51  
 réaction exergonique, 108  
 réaction de condensation, 20  
 réaction de Hill, 124  
 réaction en chaîne de la polymérase, 195  
 réactions claires, 130  
 réactions couplées, 104  
 réactions de fixation du carbone, 135

réceptacle, 339, 460  
 récepteur de brassinostéroïde, 656  
 récepteurs, 87  
 récepteurs de cytokinine, 656  
 récepteurs d'éthylène, 656  
 récessif, 160  
 réchauffement global, 12, 270  
 récifs coralliens, 328, 329  
 recombinaison génétique, 158  
 redistribution hydraulique, 719  
 redox, 98  
 réduction, 98  
 régénération, 749  
*Regnellidium diphyllum*, 45, 108  
 règnes, 236  
 régulation génique, 186  
 renoncule  
     faisceau conducteur, 588  
 renoncule aquatique, 169  
 renouée du Japon, 217  
 répétitions inversées, 243  
 reproduction asexuée, 169, 228  
 reproduction sexuée, 153, 170  
 réseau alimentaire, 733, 736  
 réseau de Hartig, 312, 314  
 réseau *trans*-Golgi, 53  
 réservoir, 324  
 résine, 628  
 résistance systémique acquise, 35, 275  
 respiration, 6, 48, 107  
 réticulum endoplasmique, 42, 51  
 rétro-inhibition, 104  
 révolution verte, 650  
*Rheum rhabarbarum*, 543, 612  
*Rhizanthella gaedneri*, 683  
*Rhizobium*, 86, 693  
 rhizoïdes, 283, 369  
 rhizomes, 170, 611  
*Rhizophora mangle*, 572  
*Rhizopus*, 279  
*Rhizopus stolonifer*, 289  
 rhizosphère, 559  
 rhodophytes, 340  
*Rhodospirillum rubrum*, 267  
 rhubarbe, 543, 612  
 rhume des foins, 475  
*Rhynia gwynne-vaughanii*, 399, 402  
*Rhynia major*, 402  
 rhyniophytes, 399, 402  
 rhytidome, 622  
 ribose, 19, 29  
 ribosome, 184  
 ribosomes, 44, 182  
 ribozymes, 29, 100  
 ribulose 1,5-bisphosphate, 135, 136  
*Riccia*, 373  
*Ricciocarpus*, 373  
 richesse spécifique, 761  
 ricin  
     protoxylème, 547  
*Ricinus communis*, 531, 535, 547  
 Rieseberg, Loren H., 228  
 riz, 505

riz doré, 193, 205  
*Robinia pseudoacacia*, 478, 551, 616, 624  
 robinier  
     cambium, 616  
     écorce, 623  
     feuilles, 593  
     phloème secondaire, 623  
 Robinson, Hortense, 521  
 ronds de sorcières, 299  
 rosettes, 61  
 rouille  
     cycle de développement, 302  
 RSA, 35  
 Ruben, Samuel, 124  
 Rubisco, 136, 143, 243  
 RuBP carboxylase/déshydrogénase, 136  
*Rudbeckia hirta*, 486  
 rythme circadien, 665  
     ajustement, 666  
     compensation thermique, 666

## S

sabot de Vénus, 486  
*Saccharomyces carlsbergensis*, 280  
*Saccharomyces cerevisiae*, 198, 280, 282, 284, 294  
 Saccharomycotina, 291  
 saccharose, 19, 105, 138  
*Saccharum*, 89  
*Saccharum officinale*, 144, 505  
 sac embryonnaire, 468  
 sacs polliniques, 461  
 safran, 511  
*Sagittaria*, 527  
 saguaro, 459, 765  
 sake, 107  
 salicacées, 494  
 salicaire, 217  
 salicorne, 12  
*Salicornia*, 703  
*Salicornia bigelovii*, 12  
*Salmonella*, 258  
 salsifis, 223  
*Salsola*, 494  
*Salvinia*, 419, 424  
 salviniaées, 419  
 samares, 493  
*Sambucus canadensis*, 542, 585, 617, 621  
*Sanguinaria canadensis*, 495  
*Sansevieria*, 51  
 sapins, 444  
*Saprolegnia*, 358  
 saprophytes, 262  
*Sargassum muticum*, 335  
*Sarracenia*, 730  
 satyres, 301  
 saule  
     racine, 571  
*Sauromatum guttatum*, 35, 639  
 savanes, 8, 763  
*Saxifraga lingulata*, 719  
 scarification, 676  
 schizocarpe, 494  
*Schizosaccharomyces octosporus*, 284  
 Schleiden, M., 39  
 Schwann, Th., 39  
 scissiparité, 48, 259  
 scléréides, 544  
 sclérénchyme, 543  
*Scleroderma citrinum*, 250  
 sclérote, 307, 361  
 Scott, D. H., 400  
*Scutellinia scutellata*, 291  
 scutellum, 531  
*Secale cereale*, 144, 307, 559, 674  
 sécheresse physiologique, 771  
 seconde loi de la thermodynamique, 96  
 sécrétion, 53  
*Sedum*, 712  
 sélaginellacées, 405  
*Selaginella*, 395  
     cycle de développement, 410  
*Selaginella kraussiana*, 43, 409  
*Selaginella lepidophylla*, 405, 409  
*Selaginella rupestris*, 409  
*Selaginella willdenovii*, 409  
 sélaginelles, 405  
 sélection convergente, 754  
 sélection naturelle, 211  
 sélénium, 685  
 sels minéraux, 720  
     absorption, 720  
     dans les feuilles, 721  
     transport actif, 721  
 semi-perméable, 78  
 sénescence des feuilles, 203  
 sensitive, 34, 678  
 sépales, 460, 483  
 séquençage de l'ADN, 198  
 séquence nucléotidique, 198  
 séquences de reconnaissance, 193  
 séquences répétées simples, 187  
*Sequoiadendron giganteum*, 446, 450, 773  
*Sequoia sempervirens*, 437, 446, 717, 773  
 série évolutive, 745  
 série primaire, 746  
 sesquiterpénoides, 31  
*Setcreasea purpurea*, 89  
 sève élaborée, 721  
     chargement du phloème, 724  
     déchargement du phloème, 726  
     déplacement, 722  
     flux sous pression, 723  
 SIDA, 280  
 silice, 685  
 silique, 492  
*Silphium terebinthinaceum*, 468  
*Simmondsia chinensis*, 520  
*Sinapis nigra*, 511  
 siphonées, 352  
 siphonostèle, 396  
 sirénine, 288  
 sirop d'érable, 708  
 site actif, 100  
 sitostérol, 24

- Skoog, Folke, 645  
 Slack, C.R., 140  
 soie, 372  
 soja « Roundup-ready », 13, 203  
 sol, 686
  - aluminium, 706
  - argileux, 689
  - bactéries, 692
  - horizons, 689
  - métaux toxiques, 705
  - organismes vivants, 690
  - pores, 689
  - teneur en eau, 691
  - types, 689*Solanum aviculare*, 521  
*Solanum bulbocastanum*, 360  
*Solanum cheesmaniae*, 520  
*Solanum lycopersicum*, 55, 164, 201, 204, 507  
*Solanum melongena*, 520  
*Solanum tuberosum*, 203, 360, 507, 611  
*Solidago*, 478  
*Solidago virgaurea*, 219  
 sols tropicaux, 762  
 solutés, 77  
 solvant, 77  
 son, 533  
 sorédies, 308  
 sores, 417, 420  
 sorgho, 505
  - carence, 688*Sorghum bicolor*, 199  
*Sorghum vulgare*, 144  
 sous-espèces, 235  
*Spartina alterniflora*, 226  
*Spartina anglica*, 226  
*Spartina maritima*, 226  
*Spartina × townsendii*, 226  
 spécialisation, 739  
 spéciation, 220
  - allopatrique, 221, 230
  - équilibre intermittent, 230
  - par recombinaison, 227
  - sympatrique, 221
 spécimen type, 235  
 spectre d'absorption, 126  
 spectre d'action, 126  
 spectre électromagnétique, 125  
 spermatanges, 342  
 spermaties, 302, 342  
 spermatophytes, 9, 430  
 spermatozoïdes, 397  
 spermodermes, 431, 474, 531  
 spermogonies, 302  
*Sphacelia typhina*, 307  
 sphagnidées, 378  
*Sphagnum*, 252, 378  
 sphaignes, 378
  - écologie, 381
  - feuilles, 379
  - protonéma, 379
  - reproduction, 378*Sphenophyllum*, 435  
 sphéroïde, 349  
 sphinx, 489  
*Spinacia oleracea*, 46, 49, 513  
 spirochète, 259  
*Spirogyra*, 127, 354  
*Spiroplasma citri*, 267  
 spiropasmes, 267  
 sporanges, 284, 361, 372  
 sporanges pluriloculaires, 337  
 sporanges uniloculaires, 337  
 sporangiophore, 289, 421  
 spore, 155  
 sporidies, 306  
 sporocarpes, 419  
 sporophylles, 404  
 sporophyte, 253  
 sporopollénine, 355, 358, 368, 373, 466  
*Stamnostoma huttonense*, 432  
*Stapelia schinzii*, 487  
 statocytes, 662  
 statolithes, 662  
 stèle, 395  
*Stemonitis splendens*, 363  
*Stenocereus thurberi*, 489  
 stérigmate, 298  
 stérilité mâle, 169  
 stéroïdes, 24  
 stérol, 24, 82  
 Steward, F. C., 202  
 stigma, 324, 348  
 stigmastérol, 82  
 stigmaté, 463  
 stimulus floral, 674  
 stipe, 298, 336  
 stipules, 592  
 stolons, 170, 611  
 stomates, 7, 135, 372, 553, 595, 657, 658, 710
  - cellules de garde, 710
  - ostiole, 711
  - ouverture, 711
  - rythmes circadiens, 711
  - température, 711
 straménopiles, 330, 358  
 stratification, 675  
*Streptococcus*, 262  
*Streptococcus lactis*, 260  
*Streptomyces scabies*, 257  
 streptophytes, 353  
 strigolactones, 644  
 strobiles, 404, 421  
 stroma, 45, 123  
 stromatolites, 3, 264  
 style, 463  
*Stylites*, 408  
*Suaeda aralocaspica*, 143  
 subérine, 23, 58, 619  
 substances phénoliques, 33  
 substrat, 100  
 sucepin, 460  
 suçoirs, 283, 311  
 sucres, 19  
 suc vacuolaire, 50  
 sumac, 497  
 Sumiki, Y., 650  
 sureau, 585
  - croissance primaire, 586
  - croissance secondaire, 617
  - lenticelle, 621
  - péridermes, 621
 sushi, 321  
 suspenseur, 63, 408, 441, 527, 529  
 symbiose, 49, 306, 741  
 symbiosome, 696  
 symétrie bilatérale, 465  
 symétrie radiale, 465  
 symplaste, 40, 88  
*Symplocarpus foetidus*, 94, 639  
 sympode, 589  
 symport, 85  
 symport saccharose-protons, 725  
 synapses primaires, 342  
 synapsis, 156  
 synaptomorphes, 239  
*Synchitrium endobioticum*, 287  
 synergides, 468  
 syngamie, 154  
 synténie, 199  
 synthèse des protéines, 182  
*Synura*, 334  
*Synura petersenii*, 330  
*Syringa vulgaris*, 539  
 systématique, 10, 234  
 systématique moléculaire, 221, 240  
 système aérien, 393  
 système binominal, 234  
 système conducteur, 7  
 système endomembranaire, 53  
 système racinaire, 393  
 systèmes, 393  
 systèmes de tissus, 541  
 systémine, 639

---

**T**

- tabac, 31, 202, 507
  - différenciation du limbe, 601
 taïga, 775  
*Tamarix*, 559  
 tannins, 34, 743  
 Taphrinomycotina, 291  
 tapis, 414, 466  
*Taraxacum officinale*, 128, 252  
 tartre, 262  
 Tatum, Edward L., 280  
 tavelure, 257  
 taxacées, 445  
 taxodiacées, 447  
*Taxodium*, 447  
*Taxodium distichum*, 450, 773  
 taxol, 32  
 taxon, 236  
 taxonomie, 10, 234  
*Taxus baccata*, 32  
*Taxus brevifolia*, 32  
*Taxus canadensis*, 548

- technologie de l'ADN recombinant, 192  
téguments, 430, 467  
télémorphe, 294  
téleutospores, 302, 303  
télies, 302  
télomères, 186, 187  
télophase, 68  
*Teloschistes chrysophthalmus*, 309  
température, 103  
téosinte, 510  
tépales, 461  
terminaison, 184  
terminateur, 181  
termites, 281  
*Termitomyces*, 281  
terpènes, 31  
terpénoïdes, 31, 342, 497  
Terre, 3  
*Tetrahymena furgasoni*, 86  
tétrasporanges, 343  
tétraspore, 343  
tétrasporophyte, 343  
*Thalassiosira pseudonana*, 330  
thalle, 369  
thé, 31, 511  
*Theobroma cacao*, 31, 507, 512  
Théophraste, 237, 695  
théorie cellulaire, 39, 40  
théorie de l'organisme, 40  
thèque, 327  
thermodynamique, 95  
thermophiles, 270  
*Thermoplasma*, 270  
*Thermopsis montana*, 602  
*Thermus aquaticus*, 195  
thigmomorphogénèse, 680  
thigmonastie, 679  
thigmotropisme, 665  
thiobactéries, 129  
*Thlaspi caerulescens*, 706  
*Thuidium abietinum*, 385  
thylakoïdes, 45, 123, 257  
thylles, 632  
thym, 511  
thymine, 175  
*Tidestromia oblongifolia*, 766  
tige, 7  
    croissance secondaire, 614  
    structure primaire, 583  
tige feuillée, 588  
*Tilia americana*, 543, 549, 620, 624  
*Tillandsia usneoides*, 146, 309, 450, 773  
*Tilletia tritici*, 306  
tilleul, 543  
    croissance primaire, 585  
    écorce, 623  
    fibres, 543  
    phloème secondaire, 549  
    rayons médullaires, 585  
    tiges, 618  
tissu conducteur, 544  
tissu de transmission, 471  
tissu palissadique, 596  
tissus, 393, 541  
    composés, 541  
    de protection, 553  
    fondamentaux, 541  
    simples, 541  
tissus conducteurs, 395  
tissus primaires, 393  
*Tmesipteris*, 415  
*Tmesipteris lanceolata*, 417  
*Tmesipteris parva*, 417  
toits verts, 714  
tolérance à la salinité, 520  
*Tolypocladium inflatum*, 280  
tomate, 55, 164, 518, 662  
tonoplaste, 42, 50  
topo-isomérases, 179  
tortues, 210  
*Tortula obtusissima*, 367  
torus, 628, 716  
totipotence, 186, 198, 202  
toundra, 773  
toundra arctique, 8, 736, 777  
tourbe, 381, 400, 735  
tourbières, 381  
tournesol, 227, 508, 510, 512  
    héliotropisme, 680  
*Toxicodendron radicans*, 497  
traces foliaires, 396, 588  
traces raméales, 590  
trachéide, 395, 545  
*Trachelomonas*, 324  
trachéophytes, 382  
traduction, 180, 188  
*Tragopogon dubius*, 223  
*Tragopogon mirus*, 223  
*Tragopogon miscellus*, 223  
*Tragopogon porrifolius*, 223  
*Tragopogon pratensis*, 223  
transcriptase inverse, 195  
transcription, 180, 181, 188  
transcriptome, 206  
transduction, 261  
transduction des signaux, 87  
transfert d'énergie par résonance, 127  
transfert latéral de gènes, 260  
transformation, 261  
transgènes, 203  
transition florale, 604  
translocation, 165  
transpiration, 709  
transpiration nocturne, 711  
transport  
    actif, 85  
    apoplastique, 88  
    par vésicules interposées, 86  
    symplastique, 88  
transport cyclique d'électrons, 135  
transporteurs d'électrons, 112  
transport non cyclique d'électrons, 134  
transport passif, 84  
transposons, 165, 187  
*Trebouxia*, 306  
trébouxiophyces, 356  
*Trentepohlia*, 306, 345  
*Trichoderma*, 295  
*Trichodesmium*, 265  
trichogyne, 292, 342  
*Trichomanes*, 421  
*Trichomanes speciosum*, 419  
trichomes, 553, 554  
tridachnides, 328  
*Tridacna maxima*, 317  
tri des polypeptides, 184  
*Trifolium repens*, 215  
triglycérides, 23  
triglycérols, 23  
*Trillium*, 495  
*Trillium erectum*, 153, 459  
*Trillium grandiflorum*, 5, 770  
*Trillium hageae*, 187  
trimérophytes, 399  
*Trimerophyton*, 399, 403  
trimérophytophytes, 403  
triple fusion, 471  
triple réponse, 647  
triplet, 180  
*Triticum aestivum*, 144, 158, 227, 504, 513, 532  
*Triticum monococcum*, 227  
*Triticum tauschii*, 227  
*Triticum turgidum*, 227  
*Triticum vulgare*, 43  
*Tropaelum tuberosum*, 508  
tropisme, 660  
trouées, 748  
truffes, 291, 313  
*Tsuga*, 444  
*Tsuga heterophylla*, 313  
tube pollinique, 436, 471  
tubercules, 611  
*Tuber melanosporum*, 291  
tubes criblés, 548  
tubes polliniques, 398  
tubuline, 54  
*Tubulinosema ratisbonensis*, 286  
*Tulbaghia violacea*, 168  
tulipier, 598  
tunica, 580  
turgescence, 80  
*Typha*, 746
- 
- ## U
- ubiquinone, 33, 113  
*Ullucus tuberosus*, 508  
*Ulmus americana*, 624, 631  
ultraviolets, 12  
*Ulva*, 321, 352  
ulvophycées, 346, 351  
ulvophytes, 351  
*Umbellularia californica*, 511  
uniports, 85  
uracile, 179  
urédies, 302  
urédospores, 302  
uridine diphosphate glucose, 61

*Uroglena americana*, 333  
*Ustilaginomycotina*, 303  
*Ustilago avenae*, 306  
*Ustilago maydis*, 303, 306  
*Utricularia gibba*, 188  
*Utricularia vulgaris*, 694

## V

vacuole, 22, 42, 50  
 vacuole contractile, 80, 324  
 vaisseaux, 395  
*Valonia*, 353  
 van Helmont, Jan Baptista, 122  
*Vanilla planifolia*, 510  
 vanille, 487  
 van Niel, C.B., 123  
 varech, 335  
 variation continue, 167  
 variétés, 235  
 Vasil, V., 202  
*Vaucheria*, 334  
 vecteurs, 194  
 végans, 25  
 velamen, 573  
*Ventricaria*, 353  
*Verbascum thapsus*, 554  
*Verrucaria serpuloides*, 306  
 vers de terre, 690  
 vésicules, 312  
 vésicules aérifères, 336  
 vésicules de transition, 53  
 vésicules gazeuses, 265  
 vésicules navettes, 53  
 vésicules tapissées, 53, 87  
 vesses de loup, 301  
*Vicia faba*, 7, 723  
*Vigna unguiculata*, 274, 506  
 vigne  
   thylles, 633  
 vinaigre, 263  
 vinblastine, 521  
 vincristine, 521  
 vinification, 118  
*Viola*, 495  
*Viola sororia*, 236  
*Viola tricolor*, 236  
 violettes, 170

Virchow, Rudolf, 39  
 Viridiplantae, 346  
 viridophytes, 249, 346  
 virion, 271  
 viroïdes, 275  
 virus, 198, 270  
   déplacement, 274  
   hélicoïdal, 273  
   icosaédriques, 273  
   matériel génétique, 272  
   réplication, 273  
   transmission, 272  
 virus de la mosaïque du tabac, 272  
 vitamine A, 205  
 vitamines, 101  
*Vitis*, 607  
*Vitis vinifera*, 199, 504, 652  
*Vittaria*, 421  
 vivaces, 7  
 voie aérobie, 110  
 voie de Hatch-Slack, 140  
 voie en C3, 136  
 voie en C4, 140  
 voie métabolique, 102  
 voies métaboliques, 120  
 voile de la ponctuation, 60  
 volve, 299  
*Volvox*, 251, 349  
*Volvox carteri*, 350  
 von Humboldt, Alexander, 760  
 von Sachs, Julius, 40, 198  
*Vorticella*, 247  
 vrilles, 607, 665

## W

Wald, George, 126  
 Wallace, Alfred Russel, 210  
 Wareing, Paul F., 649  
 Watson, James, 174  
 Weinberg, G., 212  
*Welwitschia mirabilis*, 146, 453, 455, 766  
 Went, Frits W., 639, 660  
*Wielandiella*, 436, 478  
 Wilkins, Maurice, 175  
 Williams, Joseph, 480  
*Williamsoniella coronata*, 436  
 wintéracées, 480

Woese, Carl, 244  
*Wolfia*, 458  
*Wollemia nobilis*, 445, 448

## X

*Xanthidium armatum*, 356  
*Xanthium*, 496  
*Xanthium strumarium*, 646, 668  
*Xanthocyparis vietnamensis*, 445  
*Xanthomonas campestris*, 268  
 xanthophylles, 129  
 xanthophytes, 334  
*Xanthosoma*, 505  
 xérophytes, 593  
 xylème, 7, 544, 712

## Y

Yabuta, T., 650  
*Yucca brevifolia*, 765

## Z

*Zamia pumila*, 449, 451  
*Zea diploperennis*, 510  
*Zea mays*, 46, 55, 87, 142, 144, 167, 199, 237, 267, 490, 507, 531, 536, 550, 554, 559, 561, 562, 563, 567, 572, 587, 721  
 zéatine, 645, 646  
 zéaxathine, 711  
*Zebrina*, 47  
*Zingiber officinale*, 510  
*Zinnia elegans*, 653  
 zone cambiale, 615  
 zone d'abscission, 604  
 zone de transition, 604  
 zooplancton, 320  
 zooxanthelles, 328  
 zostérophylliphytes, 399, 403  
*Zosterophyllum*, 393, 399, 403  
 zygomorphie, 485  
 zygomycètes, 288  
 zygosporanges, 289  
 zygosporos, 289, 349  
 zygote, 155

# Ères géologiques

| Ère*                          | Période*             | Époque*                             | Formes de vie                                                                                                                                                                                            | Climat et faits principaux                                                                                                                                |
|-------------------------------|----------------------|-------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>CÉNOZOÏQUE</b><br>(65)     | Quaternaire<br>(1,6) | Récent 0,01<br>Pléistocène<br>(1,6) | Âge des humains. extinction de beaucoup de grands mammifères et oiseaux.                                                                                                                                 | Froid et humide variable. Nombreuses glaciations et retraits des glaces. Surrection de nombreuses chaînes de montagnes.                                   |
|                               | Tertiaire<br>(65)    | Pliocène<br>(5,2)                   | Aridité, formation de déserts. Première apparition d'hommes-singes.                                                                                                                                      | Plus froid. Surrection de nombreuses montagnes ; début des glaciations dans l'hémisphère nord. Réunion des deux Amériques au niveau du Panama.            |
|                               |                      | Miocène<br>(23,2)                   | Extension des prairies et retrait des forêts. Animaux herbivores ; singes.                                                                                                                               | Modéré. Début d'une nouvelle grande glaciation dans l'hémisphère sud.                                                                                     |
|                               |                      | Oligocène<br>(35,4)                 | Mammifères herbivores, primates de type singe ; évolution de nombreux genres modernes de plantes.                                                                                                        | Surrection des Alpes et de l'Himalaya. L'Amérique du Sud se sépare de l'Antarctique. Volcans dans les Montagnes Rocheuses.                                |
|                               |                      | Éocène<br>(56,5)                    | Rayonnement important des mammifères et des oiseaux ; première formation des prairies.                                                                                                                   | Doux à très chaud. L'Australie se sépare de l'Antarctique ; l'Inde rejoint l'Asie.                                                                        |
|                               |                      | Paléocène                           | Premiers mammifères et primates insectivores                                                                                                                                                             | Doux à froid. La plupart des mers continentales larges et peu profondes disparaissent.                                                                    |
| <b>MÉSOZOÏQUE</b><br>(245)    | Crétacé<br>(145)     |                                     | Apparition, diversification et dominance progressive des angiospermes et de nombreux groupes d'insectes. Âge des reptiles. Extinction des dinosaures à la fin de la période.                             | Climat uniforme partout. Niveau des mers élevé. Séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud.                                                          |
|                               | Jurassique<br>(208)  |                                     | Gymnospermes, surtout cycades. Apparition des oiseaux.                                                                                                                                                   | Doux. Continents bas, vastes surfaces couvertes par les mers.                                                                                             |
|                               | Trias (245)          |                                     | Forêts de gymnospermes et ptéridophytes. Premiers dinosaures et premiers mammifères                                                                                                                      | Continents montagneux, unis en supercontinent. Vastes surfaces arides.                                                                                    |
| <b>PALÉOZOÏQUE</b><br>(570)   | Permien<br>(290)     |                                     | Origine des conifères, cycades et ginkgos ; déclin des types primitifs de forêts. Diversification des reptiles. Extinctions massives en fin de période.                                                  | Vaste glaciation dans l'hémisphère sud en début de période ; surrection des Appalaches. Nette aridité dans certaines régions.                             |
|                               | Carbonifère<br>(362) |                                     | Apparition des amphibiens sur la terre ferme ; les forêts apparaissent et deviennent dominantes. Origine des reptiles. Âge des amphibiens.                                                               | Chaud, avec peu de variation sous les tropiques ; terres basses, marécageuses, avec formation de dépôts de charbon.                                       |
|                               | Dévonien<br>(408)    |                                     | Âge des poissons. Diversification des plantes terrestres. Première apparition des insectes. Extinction des plantes terrestres primitives.                                                                | Les mers couvrent presque toute la terre, avec quelques montagnes.                                                                                        |
|                               | Silurien<br>(439)    |                                     | La période débute par une importante extinction. Premières plantes fossiles. Premiers poissons à mâchoires.                                                                                              | Doux. Continents généralement plats.                                                                                                                      |
|                               | Ordovicien<br>(510)  |                                     | La période débute par la première grande extinction. Plus anciens fossiles de crustacés. Diversification des mollusques. Peut-être début de l'invasion de la terre ferme par les plantes.                | Doux. Mer peu profondes, continents généralement plats ; les mers couvrent la plus grande partie des États-Unis. Glaciation en Afrique en fin de période. |
|                               | Cambrien<br>(570)    |                                     | Évolution du squelette externe chez les animaux. Évolution explosive des embranchements. Évolution des chordates.                                                                                        | Doux. Grande extension des mers sur les continents actuels.                                                                                               |
| <b>PRÉCAMBRIEN</b><br>(4 500) |                      |                                     | Origine de la vie (il y a au moins 3,5 milliards d'années). Origine des eucaryotes (il y a au moins 1,5 milliard d'années). Animaux pluricellulaires il y a 700 millions d'années. Premiers champignons. | Nombreuses chutes de météorites et instabilité géologique au début. Formation de la croûte terrestre et début des mouvements des continents.              |

\* Les nombres suivant les termes géologiques donnent la date de leur début.



Raven | Evert | Eichhorn

# Biologie végétale

## La biologie végétale en ébullition !

La biologie des plantes est un domaine d'études, de recherches et d'applications pratiques fascinant. Depuis l'étude des relations évolutives jusqu'aux recherches sur la génomique et sur le fonctionnement des plantes, ces progrès améliorent notre connaissance des végétaux et ils ont des implications durables dans notre vie.

## Un livre clair et largement illustré

Superbement illustré, cet ouvrage a pour but de donner une vue d'ensemble de la biologie des plantes et des organismes photosynthétiques (algues, champignons, bactéries...). Cette édition offre des descriptions élargies et plus claires, une définition soignée des nouveaux termes, l'addition de nouveaux schémas, des photos et photomicrographies électroniques.

Chaque chapitre débute maintenant par une photographie attrayante et une légende en rapport avec le contenu du chapitre, en approchant souvent un sujet environnemental.

## Une édition fortement révisée

La 3<sup>e</sup> édition de *Biologie végétale* a subi une importante révision, tous les sujets ont été analysés et, si nécessaire, revus et mis à jour. Des nouveaux détails moléculaires de la photosynthèse aux grandes différences taxonomiques, en passant par les progrès de la génomique et de l'ingénierie génétique, une meilleure connaissance de l'anatomie et de la physiologie des plantes et des développements passionnants sont apparus dans ce domaine.

## Cet ouvrage s'articule selon 4 thématiques :

(1) Le fonctionnement de la plante comme conséquence dynamique de processus dépendant d'interactions biochimiques ; (2) l'importance des relations évolutives pour comprendre la forme et le fonctionnement des organismes ; (3) l'écologie comme thème présent à la base de cet ouvrage et (4) le rôle essentiel de la recherche moléculaire pour préciser la génétique des plantes, le fonctionnement des cellules et les relations taxonomiques.

## Traduction de la 8<sup>e</sup> édition américaine

Jules Bouharmont est Professeur émérite de l'Université catholique de Louvain (UCL)

- Accès au NOTO
- Liste d'objectifs en début de chapitre
- Une iconographie incomparable
- Résumé en fin de chapitre
- Questions d'évaluation de la matière



 de boeck

ISBN : : 978-2-8041-8156-7



9 782804 181567

RAVEN

<http://noto.deboeck.com> : la version numérique de votre ouvrage

- 24h/24, 7 jours/7
- Offline ou online, enregistrement synchronisé
- Sur PC et tablette
- Personnalisation et partage