

Chapitre 4

Nutrition des angiospermes en lien avec le milieu

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Absorption d'eau et d'ions du sol
- 2 Échanges gazeux avec l'atmosphère
- 3 Distribution des assimilats photosynthétiques au sein du végétal

ZOOM

- 1 Les mycorhizes
- 2 Potentiels hydriques et transport d'eau
- 3 Les tissus conducteurs
- 4 Contrôle de l'ouverture des stomates
- 5 L'équilibre hydrique de la plante
- 6 La diazotrophie

INTRODUCTION

Les angiospermes, organismes chlorophylliens, sont autotrophes au carbone et à l'azote. Grâce à la photosynthèse, ils synthétisent leurs molécules organiques à partir de composés minéraux (eau, nitrates, CO_2 , etc.) qu'ils puisent dans leur environnement par l'intermédiaire des organes végétatifs (racines, tiges feuillées). Ce sont aussi des organismes fixés dans le milieu terrestre dont les variations journalières et saisonnières sont marquées.

- ➔ **Que prélève la plante dans son milieu de vie et comment s'effectuent ces échanges ?**
- ➔ **Quels sont les flux de matière entre les différents organes, chlorophylliens ou non ?**
- ➔ **Comment ces échanges sont-ils contrôlés en fonction des variations quotidiennes et saisonnières du milieu de vie ?**

1 Absorption d'eau et d'ions du sol

1.1 Des surfaces d'échanges sol/plante

a) Les ressources du sol en eau

Le **sol** est un milieu formé de particules minérales et organiques (**humus**), de structure plus ou moins poreuse. De l'eau chargée d'ions y circule, et cette **solution du sol** est diluée.

Après arrosage, l'eau s'écoule par gravité. La proportion de cette eau qui est retenue définit la capacité de rétention maximale, ou **capacité au champ**, qui varie selon la nature du sol. Une partie de l'eau du sol est liée aux particules du sol, en particulier aux argiles et à l'humus formant le **complexe argilo-humique**.

b) Deux surfaces d'absorption

Les angiospermes, ancrées dans le sol par leurs racines, l'exploitent par deux types de structures :

- **La zone pilifère**

Les jeunes racines peuvent absorber de l'eau par toute leur surface et plus particulièrement par leur **zone pilifère** (figure 4.1) située dans la zone subterminale et formée de poils absorbants. Ce sont des cellules de la partie superficielle de la racine (rhizoderme) qui présentent un allongement radial. La zone pilifère établit un contact étroit avec le sol ; la densité et la forme des poils absorbants en accroissent considérablement la **surface** de contact. La **paroi** très **fine** et pecto-cellulosique des poils absorbants est très perméable à l'eau tout comme leur membrane plasmique, riche en **aquaporines**.

L'absorption de l'eau se fait essentiellement dans la zone pilifère mais également au niveau de la zone subéreuse glabre, tant qu'elle est jeune. Cette zone pilifère est **régénérée** en permanence à l'apex alors qu'elle disparaît graduellement sur sa partie distale (par mort des poils absorbants), ce qui la conduit à exploiter de nouveaux volumes dans le sol et compense la fixité des plantes.

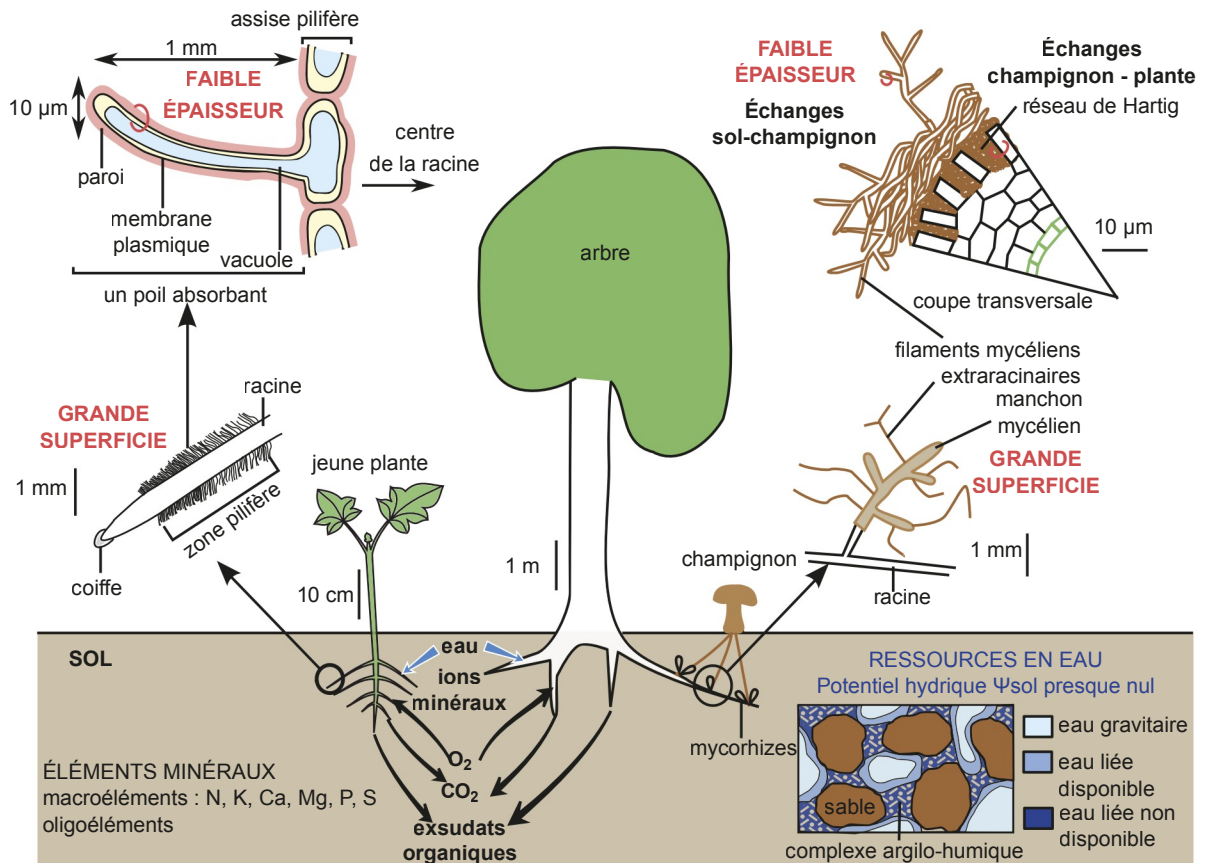


Figure 4.1 Les surfaces d'échange avec le sol.

- **Les mycorhizes**

Les poils absorbants ne restent pas fonctionnels longtemps chez la plupart des angiospermes, Les racines sont rapidement colonisées par des eumycètes avec lesquels elles forment une association symbiotique, ou **mycorhize**. Le champignon mycorhizien associé comporte des

ZOOM 1

Les mycorhizes

filaments extra-racinaires, fins et étendus, qui explorent le sol et absorbent l'eau et les ions, alors que la partie intra-racinaire échange avec les cellules de l'hôte. Comme la zone pilifère, les mycorhizes sont renouvelées pendant toute la vie de la plante (croissance indéfinie). Par ailleurs, les symbioses racinaires assurent une **protection** physico-chimique contre les **pathogènes**.

1.2 Absorption de l'eau et des ions

Pour cette étude, la zone pilifère servira de référence, car les échanges se réalisent directement entre la racine et le sol.

a) Flux hydrique passif

L'eau du sol entre dans les poils absorbants par diffusion facilitée grâce à des aquaporines en suivant le gradient de potentiel hydrique entre le sol et le xylème. Le **potentiel hydrique** du sol quantifie sa capacité à céder l'eau qui l'imprègne. Tant qu'il est supérieur à celui de la racine, l'eau se déplace de la solution du sol à la racine. Cette différence est entretenue grâce à l'absorption des ions du sol et aux flux dans la plante.

ZOOM 2

Potentiels hydriques et transport d'eau

b) Flux d'ions sélectifs

Une **pompe H⁺ ATP dépendante** membranaire effectue l'hydrolyse d'une molécule d'ATP permettant d'expulser un proton vers l'extérieur de la cellule et de mettre en place un gradient de protons par couplage chimio-osmotique (figure 4.2). C'est un **transport actif primaire**. Son fonctionnement génère simultanément une différence de pH et une différence de potentiel électrique de part et d'autre de la membrane plasmique. Ces différences constituent un gradient de potentiel électrochimique transmembranaire qualifié de **force proton-motrice**.

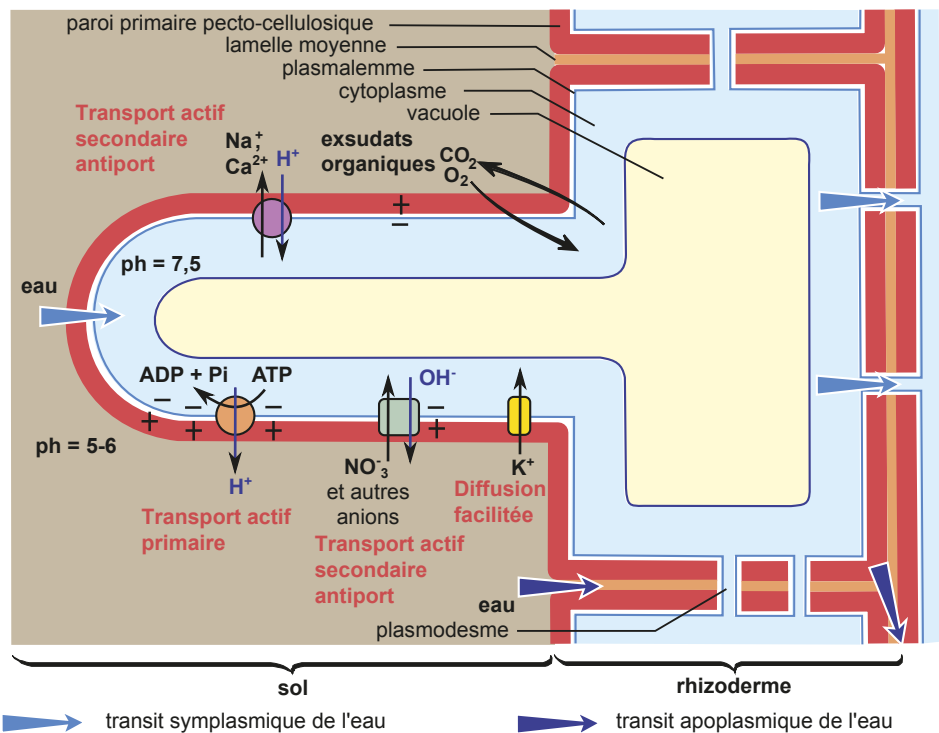


Figure 4.2 Force proton-motrice et absorption des ions minéraux au niveau du rhizoderme.

C'est grâce à la force proton-motrice que les anions (NO_3^-) entrent dans la racine (échangés avec OH^-). Les cations (Na^+ , Ca^{2+}) sont activement expulsés de la racine (échangés avec H^+) : la perméabilité est **sélective**. Les ions K^+ sont absorbés par une diffusion facilitée selon le gradient électrochimique favorable.

Le bilan net de ces flux d'ions est une absorption d'ions par les poils absorbants ce qui maintient le potentiel hydrique racinaire à une valeur inférieure à celle du sol (tant que celui-ci n'est pas trop sec ni trop salé). Ainsi, l'absorption de l'eau du sol est passive mais dépend des flux actifs d'ions.

1.3 Formation et circulation de la sève brute

a) Circulation symplasmique ou apoplasmique dans la racine

L'eau et les ions absorbés en périphérie de la racine gagnent le xylème, tissu conducteur de la sève brute, situé dans la zone médullaire de la racine (le cylindre central). Deux voies de circulation sont possibles (figure 4.3) : dans l'**apoplasme**, *i.e.* les espaces intercellulaires, parois et méats, qui sont perméables aux solutions aqueuses ; ou bien dans les cytoplasmes des cellules racinaires réunies par les ponts cytoplasmiques que sont les plasmodesmes, ce qui constitue le **symplasma**. La voie apoplasmique est interrompue au niveau de l'endoderme, une assise de cellules à la limite du cylindre central, dont les parois sont imprégnées d'une molécule hydrophobe, la **subérine**. Le passage apoplasmique d'une solution aqueuse en est empêché ; l'eau et les ions gagnent la voie symplasmique en franchissant la membrane des cellules endodermiques.

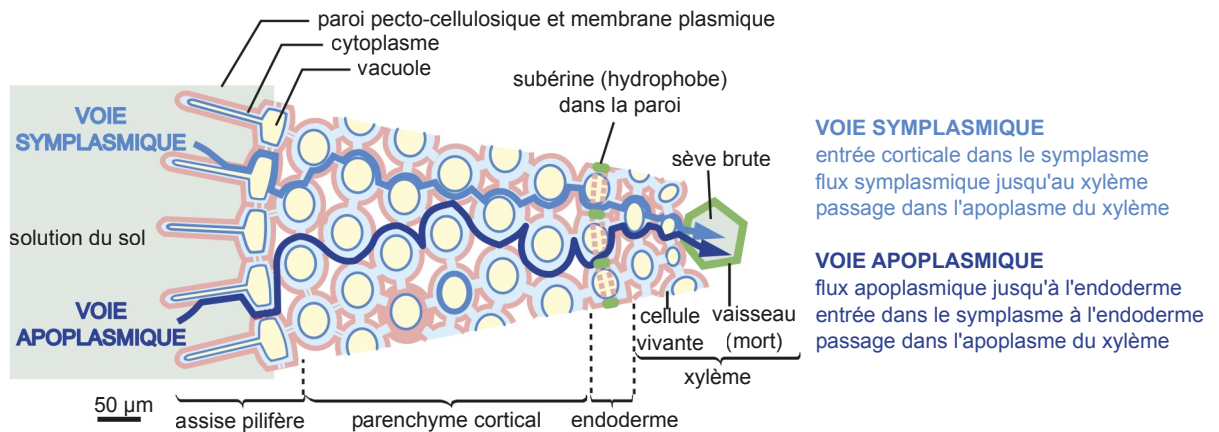


Figure 4.3 Les deux voies de transit radial dans une racine.

b) Transport apoplasmique de la sève brute dans les vaisseaux du xylème

Les ions parvenus au cylindre central sont activement sécrétés dans le xylème, entraînant la diffusion d'eau. Ainsi se forme la **sève brute** (figure 4.4), très diluée et essentiellement minérale, dont la composition diffère de celle de la solution du sol, du fait de la sélectivité de l'absorption racinaire et de l'activité des cellules traversées. La sève brute est distribuée aux organes aériens, par voie **apoplasmique**, dans des cellules mortes formant des vaisseaux et offrant une faible résistance à l'écoulement. Les parois lignifiées assurent la béance et permettent une circulation sous tension de la sève brute. Elle passe d'un élément de vaisseau à un autre par des perforations de leur paroi.

ZOOM 3

Les tissus conducteurs

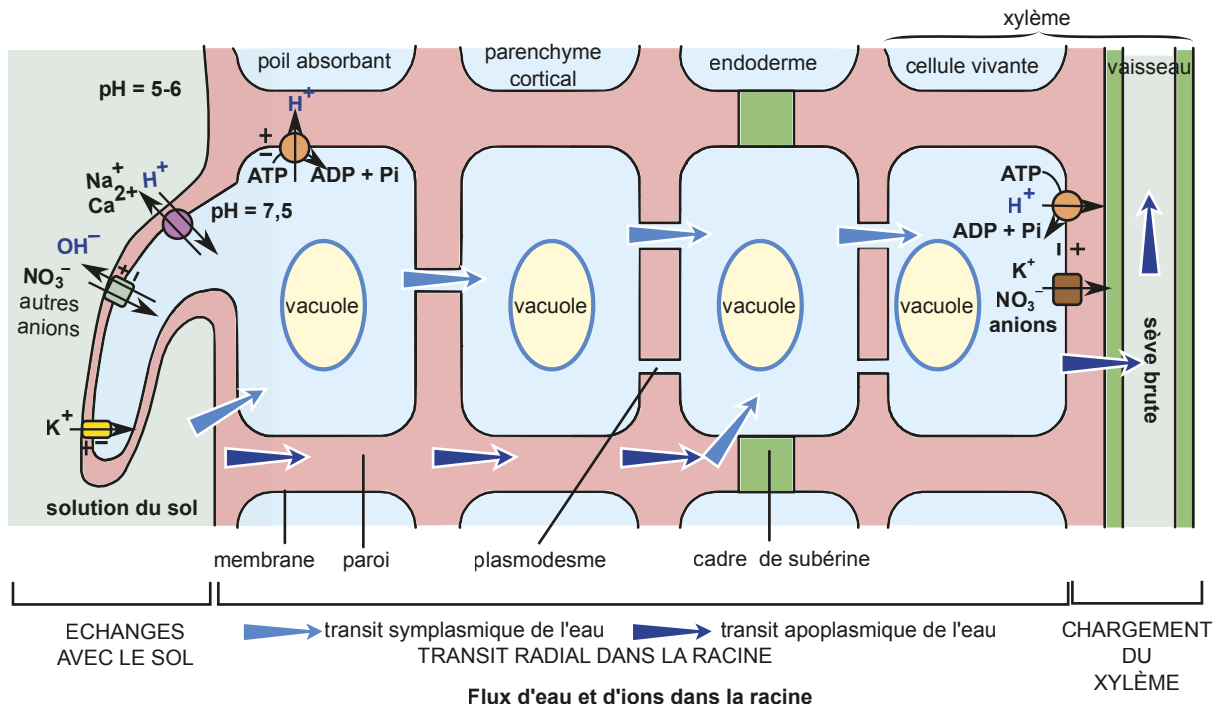


Figure 4.4 De la solution du sol à la sève brute.

c) Les moteurs de la montée de la sève brute

L'eau circule selon un gradient décroissant de potentiel hydrique et entraîne les solutés dans un transport de masse (**convection**). La sève brute circule à une vitesse de 1 à 100 m/h ; cette vitesse est plus élevée le jour que la nuit. Deux moteurs principaux sont à l'origine de ce mouvement (figure 4.5) :

• L'évapotranspiration foliaire

Le jour, la sève brute circule sous **tension**. Le moteur est la **transpiration foliaire** qui agit comme une **pompe aspirante**. En effet, chaque film d'eau qui s'évapore au niveau du parenchyme foliaire lacuneux est immédiatement remplacé. Ainsi la colonne de sève, dont la cohésion repose sur la polarité de la molécule d'eau, progresse vers le haut au fur et à mesure de la transpiration, et la sève monte.

L'évapotranspiration est d'autant plus forte que le potentiel hydrique de l'atmosphère est plus négatif (*i.e.* que l'atmosphère est plus sèche). Le flux entraîné par la transpiration contribue aussi à la circulation radiale d'eau dans la racine en entretenant une aspiration depuis le cortex de la racine vers le xylème pendant le jour.

• La poussée racinaire

Le courant de masse lié à l'entrée d'eau et d'ions dans le xylème de la racine (figure 4.5) provoque une mise sous pression de la sève brute. Le système se comporte comme une **pompe refulante** sous l'effet de la **poussée racinaire**. Ce phénomène est occulté le jour par la traction liée à l'évaporation. Il est essentiel la nuit, où il alimente les organes peu transpirants, et au printemps avant le débourrement des bourgeons.

Voir chapitre 8, § 2

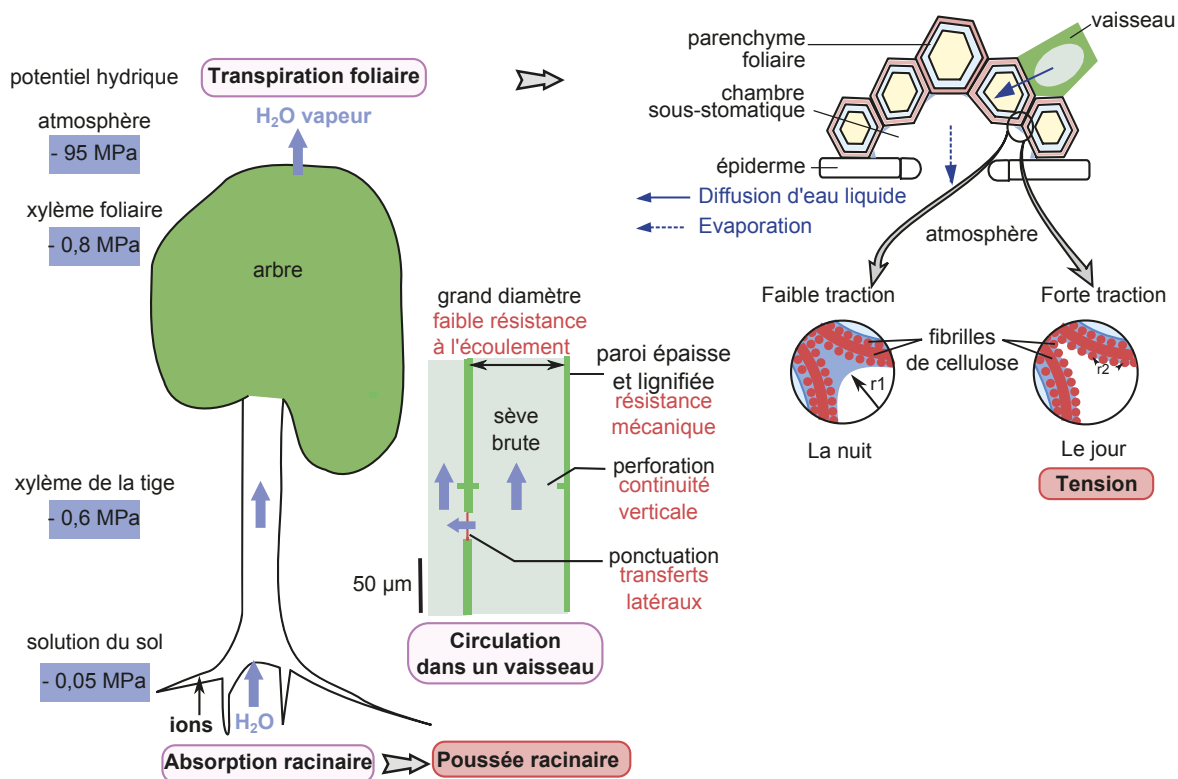


Figure 4.5 L'ascension de la sève brute.

d) Une circulation menacée par la cavitation

Dans les **milieux secs**, le potentiel hydrique foliaire diminue notablement et induit ainsi une augmentation de la traction de la sève brute. Cela entraîne une augmentation de la tension (pression négative) dans les vaisseaux du xylème. L'eau devient métastable et finit par passer en phase gazeuse : c'est la **cavitation** qui provoque l'**embolie** (la rupture de la colonne de sève brute). Dans le xylème, la circulation est alors interrompue par les bulles de gaz ainsi formées. L'embolie ne se manifeste qu'à partir d'une pression critique (appelée pression de cavitation) qui est très variable selon les espèces et détermine leur capacité à résister au milieu sec. La **poussée racinaire** permet la réparation des colonnes de sève interrompues par la cavitation notamment grâce au passage latéral de la sève par les ponctuations.

2 Échanges gazeux avec l'atmosphère

Les feuilles réalisent les échanges gazeux avec l'atmosphère. La forme du limbe aplatie, la grande surface foliaire, la faible distance qui sépare les lacunes du mésophylle ou **méats** et l'atmosphère, et le contraste entre un apoplasme, riche en eau, et l'atmosphère, au contraire très appauvrie, sont des caractéristiques qui font des feuilles de remarquables surfaces d'échanges.

2.1 Des échanges diffusifs par les stomates

Les échanges gazeux se déroulent à travers l'épiderme, tissu de protection recouvert d'une cuticule. L'observation microscopique d'un épiderme montre la présence de stomates dans lesquels deux cellules de garde encadrent un ostiole dont le diamètre d'ouverture varie.

Voir chapitre 2, § 2.1b

ZOOM 4

Contrôle de l'ouverture des stomates

Une partie des échanges gazeux se fait à travers la cuticule (part d'autant plus faible que la cuticule est plus épaisse) mais les stomates constituent la voie la plus importante et la seule qui puisse être contrôlée. Ces échanges diffusifs dépendent du gradient de concentration des gaz (loi de Fick). Le degré d'ouverture de l'ostiole (conductance stomatique) détermine le coefficient de diffusion.

2.2 Des échanges importants pour la nutrition

a) Échanges de matière avec l'atmosphère

Les plantes terrestres effectuent divers échanges avec l'atmosphère :

- absorption de CO_2 et rejet de O_2 le jour (échanges gazeux photosynthétiques) ;
- absorption de O_2 et rejet de CO_2 en permanence, mais visible la nuit (échanges gazeux respiratoires) ;
- rejet d'eau sous forme vapeur (transpiration).

b) Mise sous tension de la sève brute

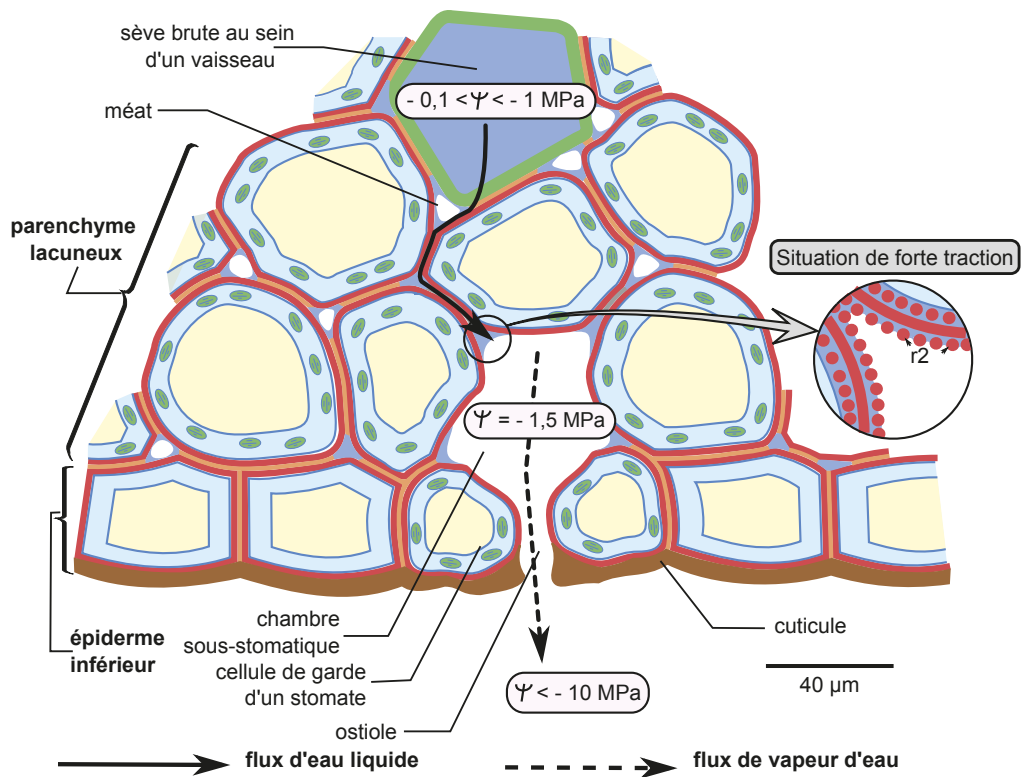


Figure 4.6 Le parenchyme lacuneux, les stomates et la traction de la sève brute.

Les parois des cellules du mésophylle sont recouvertes d'un film d'eau. Le jour, quand les stomates sont ouverts, l'air humide de la cavité sous-stomatique entre au contact de l'air atmosphérique, plus sec, dont le potentiel hydrique est très négatif. Ainsi, l'eau qui recouvre les parois s'évapore. Du fait de la tension superficielle, les molécules d'eau à l'interface avec l'air sont soumises à une traction qui s'oppose à la gravité.

- Les liaisons hydrogène entre les molécules d'eau de la colonne de sève donnent à cette dernière sa cohésion qui permet de répondre à la traction sans se rompre.

- L'ascension de la sève brute est favorisée par des interactions électrostatiques entre les molécules d'eau et la surface des vaisseaux, elle aussi polaire. L'eau monte par capillarité du xylème racinaire au parenchyme lacuneux foliaire (figure 4.6).

C'est le modèle **cohésion-tension**.

La nuit, en l'absence de transpiration foliaire, il n'y a pas de tension exercée sur la colonne de sève brute. C'est la poussée racinaire qui prend le relai.

Ainsi, l'ouverture des stomates permet la circulation de la sève brute de la racine à l'atmosphère, dans le sens des potentiels hydriques décroissants et sans que la plante ne dépense d'énergie. On parle de **continuum sol-plante-atmosphère**.

ZOOM 4

Contrôle de l'ouverture des stomates

2.3 Des échanges contrôlés par la conductance stomatique

L'ouverture des stomates repose sur la turgescence des cellules de garde. L'ostiole est ouvert quand les cellules sont turgescents, fermé quand elles sont plasmolysées. La conductance stomatique est contrôlée par des facteurs externes. Dans la journée, la **lumière** déclenche l'ouverture de l'ostiole en abaissant le potentiel hydrique tandis qu'un **stress hydrique** déclenche la fermeture des stomates.

L'ouverture des stomates joue à la fois sur l'**équilibre hydrique** du végétal et sur son **métabolisme**. En effet, si l'ouverture des stomates fait perdre de l'eau à la plante le jour, elle permet aussi les échanges photosynthétiques (entrée de CO_2 et sortie d' O_2). Si les stomates sont fermés, la plante évite les pertes d'eau mais épuise le CO_2 nécessaire à la photosynthèse. La balance hydrique de la plante implique un **arbitrage** entre ces deux situations.

ZOOM 5

L'équilibre hydrique de la plante

3

Distribution et utilisation des assimilats photosynthétiques

Les feuilles matures sont des organes sources exportateurs de matière organique.

3.1 Distribution des photosynthétats

a) Transit symplasmique dans la feuille et charge du phloème

À la lumière, la photosynthèse permet la transformation du carbone minéral du CO_2 en molécules organiques. À partir des trioses-phosphate issus du cycle de Calvin, divers autres glucides, amidon et saccharose surtout, sont rapidement élaborés dans la cellule chlorophyllienne. Le pouvoir réducteur formé par la chaîne photosynthétique permet en outre la transformation des nitrates en acides aminés. Toutes ces molécules organiques sont des assimilats photosynthétiques ou photosynthétats.

Le saccharose est une forme de circulation des glucides. Avec les acides aminés, il circule d'abord à courte distance par les plasmodesmes dans le symplasma de la feuille. Chez les plantes herbacées des régions tempérées, les assimilats quittent le symplasma grâce à des transporteurs et transitent par les parois, avant de pénétrer dans le complexe cellule compagne/tube criblé : on a alors un **chargement apoplasmique** du phloème par **transport actif de saccharose**. La concentration élevée de glucides dans la sève élaborée est à l'origine de la diffusion d'eau en provenance de la sève brute selon le gradient décroissant de potentiel hydrique. Ainsi, la sève élaborée est mise sous pression dans les feuilles.

b) Distribution de la sève élaborée par voie symplasmique (phloème)

La sève élaborée est une solution aqueuse concentrée (100 à 300 g/L) de solutés, saccharose (dioside non réducteur donc peu réactif, adapté au transport), oligosides, acides aminés, ions minéraux et phytohormones. Elle circule dans les tubes criblés. Ce **transport en masse par convection** est indépendant de la pesanteur. Il est la conséquence de la différence de pression (ou

Voir chapitre 2, § 2.2

potentiel) hydrostatique entre les feuilles (où la sève élaborée est mise sous pression à la suite de la charge du phloème) et les organes puits, formés de cellules hétérotrophes pour le carbone, qui utilisent la matière organique.

c) Déchargement des assimilats au niveau des organes puits

Les cellules des organes puits prélèvent les assimilats transportés par la sève élaborée : c'est le **déchargement du phloème**.

Il existe deux types de **cellules puits** :

- Dans les cellules puits de consommation (cellules des racines, des bourgeons, des jeunes feuilles), les assimilats sont directement métabolisés. Ces cellules sont connectées au phloème par des plasmodesmes et le déchargement se fait par la **voie symplasmique**.
- Les cellules **puits de stockage mettent en réserve les molécules organiques** (cellules des graines, des fruits et des organes végétatifs de réserve). Le déchargement se fait par la **voie apoplasmique** (figure 4.7).
- Le déchargement des assimilats vers un puits entraîne un flux d'eau hors du phloème vers les tissus consommateurs, contribuant à la différence de pression qui met en mouvement cette sève. Il s'établit une **compétition** entre les différents puits vis-à-vis des assimilats disponibles. On définit la force d'un puits par la masse d'assimilats capturés par unité de temps. Dans tous les organes puits, le saccharose est hydrolysé en glucose et fructose, directement métabolisables, grâce à des invertases. L'activité des invertases est un marqueur des **besoins** d'un puits.

Voir chapitre 11, § 1

3.2 Mise en réserve de la matière organique dans les organes puits

a) Stockage de la matière organique

À partir du saccharose transporté dans le phloème, les organes puits, comme les graines et les tubercules amylières, réalisent une synthèse d'**amidon** (hydrolyse du saccharose puis polymérisation du glucose) (figure 4.7). Ils peuvent également synthétiser des **acides gras** à partir d'acétylcoenzyme A issu du catabolisme du glucose, puis des **triglycérides** dans les graines oléagineuses. En utilisant les acides aminés, ils produisent des **protéines** de réserve, comme chez les graines protéagineuses.

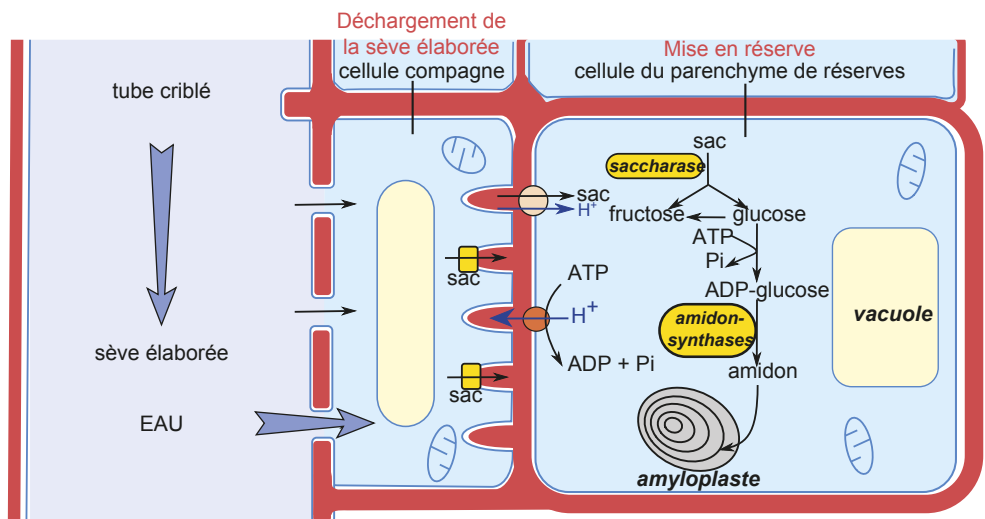


Figure 4.7 Mise en réserve dans un parenchyme amylière.

b) Stockage ou mobilisation des réserves selon une périodicité variable

• Selon une périodicité journalière

On note des **variations quotidiennes** de l'accumulation des réserves, selon l'ensoleillement et l'humidité relative qui agissent sur la photosynthèse (tableau 4.1). Quand la production de trioses-P est importante, des assimilats sont stockés provisoirement dans la feuille sous forme d'amidon. Pendant la nuit, il y a un déstockage de l'amidon foliaire qui approvisionne alors l'organisme en molécules organiques alors que la photosynthèse est arrêtée.

• Selon une périodicité saisonnière

Il existe aussi des **variations saisonnières**, comme on peut le voir avec l'exemple de la pomme de terre (figure 4.8), où la mise en réserve de la matière organique à la belle saison se poursuit par une vie ralentie souterraine du tubercule qui germera au printemps suivant en hydrolysant ses réserves. L'organe puits devient alors momentanément un organe source. Ces processus sont contrôlés indirectement par des signaux spécifiques liés à la température et à la photopériode.

Tableau 4.1 Variations quotidiennes des corrélations trophiques dans un végétal.

	Transpiration foliaire	Moteur sève brute	Stockage foliaire des assimilats	Exportation des assimilats (sève élaborée)
Jour	Élevée	Transpiration foliaire	Saccharose (cytosol) Amidon (chloroplaste)	Croissante ; élevée
Nuit	Faible	Poussée racinaire	Pas de stockage ; hydrolyse	Décroissante mais jamais nulle

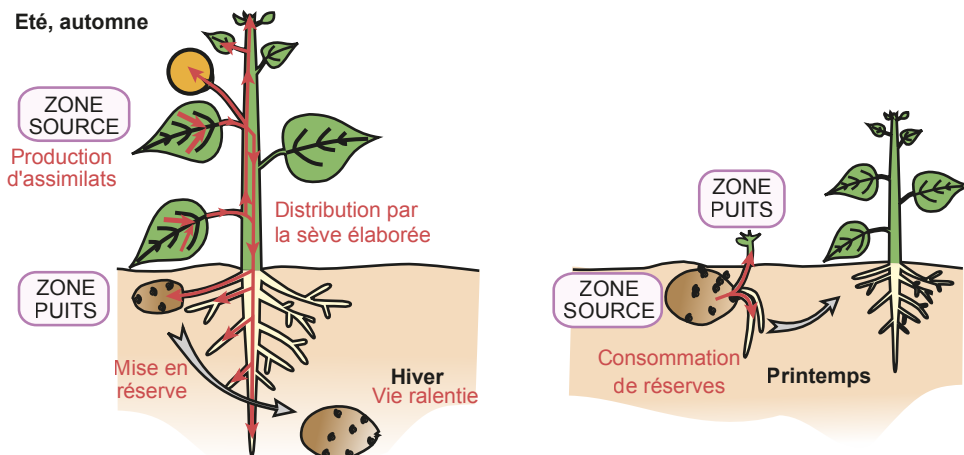


Figure 4.8 Variations saisonnières des corrélations trophiques chez la pomme de terre.

3.3 Utilisation des assimilats par des bactéries symbiotiques diazotrophes

ZOOM 6

La diazotrophie

Les cultures de fabacées peuvent fixer l'azote moléculaire de l'air (N_2). Cette capacité est liée à la présence sur leurs racines de **nodosités** qui hébergent des bactéries du genre *Rhizobium*.

La plante fournit aux bactéries hétérotrophes pour le carbone, les photo-assimilats nécessaires à son métabolisme ; on estime que les nodosités consomment 15 à 30 % des photo-assimilats. Les bactéries fournissent en retour à la plante des composés azotés (NH_4^+) qui transitent via le **xylème** et qu'elle utilise pour la synthèse de ses acides aminés. La fixation de l'azote molé-

culaire nécessite la présence de nitrogénase produite par les bactéries et de **leghémoglobine** produite par les cellules-hôtes de la racine.

Les bactéries peuvent vivre libres mais elles sont alors incapables de fixer le diazote ; il en est de même pour la plante non nodulée. La fixation de l'azote moléculaire est donc l'œuvre commune des deux partenaires et chacun tire **bénéfice** de cette association.

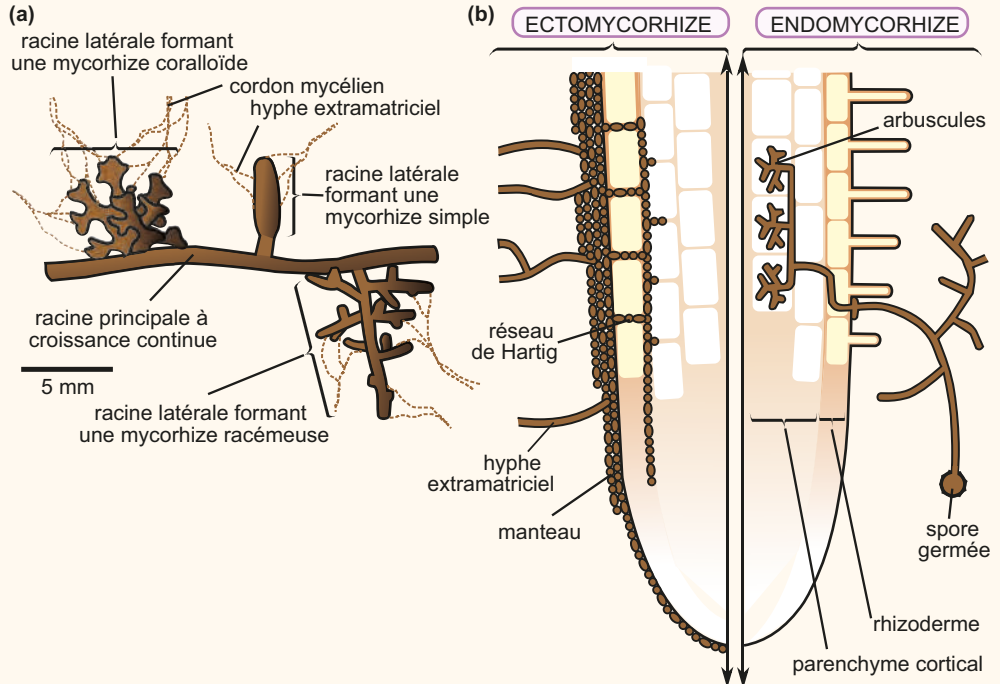
Toutefois, cette association a un **coût** en assimilats pour la plante, et, quand le sol est très fertile (riche en nitrate et ammonium), les nodosités sont moins développées.

ZOOM 1

Les mycorhizes

Endomycorhizes, ectomycorhizes

En creusant la litière autour d'un arbre, on observe souvent des racines latérales anormalement ramifiées, courtes et épaissies, parfois colorées dont l'architecture varie en fonction de l'espèce végétale. L'examen à la loupe binoculaire montre un feutrage de filaments mycéliens qui recouvre l'extrémité de la racine en place du rhizoderme, absent. Des coupes fines observées au microscope montrent que le mycélium non seulement entoure la racine mais aussi pénètre entre les cellules corticales, formant un réseau multidimensionnel, appelé **réseau de Hartig**. On nomme mycorhize cette association entre la racine et le champignon et plus précisément ectomycorhize dans le cas présenté. Il existe aussi des endomycorhizes, moins faciles à repérer par l'étude morphologique : le mycélium s'enfonce au cœur des cellules corticales où il reste entouré par la membrane plasmique de celles-ci. Les endomycorhizes sont les plus répandues et les ectomycorhizes se rencontrent essentiellement chez les arbres.



(a) Observation à la loupe de mycorhizes ; (b) relation entre la racine et les mycorhizes.

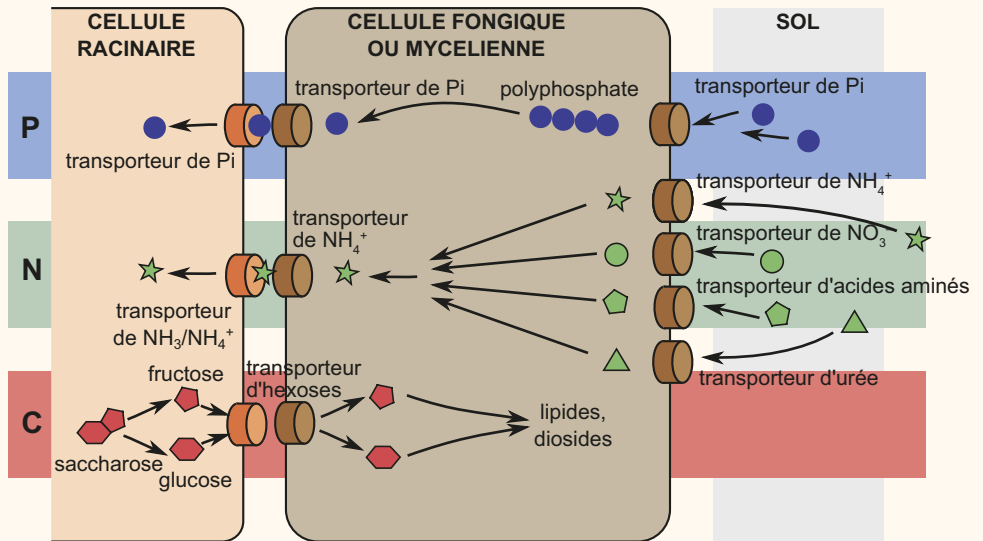
Le cylindre central n'est pas colonisé.

Une symbiose

Des expériences qui remplacent les ions minéraux du sol par des isotopes radioactifs ont permis de retrouver la radioactivité dans la plante. À l'inverse, l'utilisation de $^{14}\text{CO}_2$ dans l'atmosphère d'une feuille permet de détecter les photosynthétats radioactifs dans la plante mais aussi dans le champignon. La plante (hôte) et le champignon réalisent donc une association durable, et plus ou moins spécifique, qui bénéficie à chacun d'eux : la plante profite du réseau mycélien pour récupérer les ions et l'eau du sol alors que le champignon, organisme hétérotrophe, récupère des photosynthétats. Une telle association à bénéfices réciproques est qualifiée de symbiose.

Deux interfaces : champignon/sol et plante/champignon

Une mycorhize comporte deux interfaces d'échanges : une entre les filaments mycéliens extra-racinaires et le sol, l'autre entre le mycélium intra-racinaire et les cellules de la racine. Chacun des partenaires de l'association exprime dans les membranes de ses cellules des protéines d'échanges spécifiques.



Les principaux échanges au niveau d'une mycorhize.

Une protection contre les pathogènes

- Les champignons produisent des chitinases et glucanases, des enzymes hydrolytiques impliquées dans la dégradation des parois cellulaires. Celles-ci ont ainsi une activité antifongique protectrice pour l'hôte.
- On a montré que la présence d'une symbiose racinaire entre la pomme de terre et *Glomus irregulare* inhibe la croissance de *Fusarium sambucinum* (un autre champignon, dont les toxines rendent les sols impropres à la culture en modulant l'expression de ses gènes).

ZOOM 2

Potentiel hydrique et transport d'eau

Le potentiel hydrique correspond à l'opposé de la pression qu'il faudrait exercer pour extraire l'eau d'un compartiment. Les mouvements d'eau s'effectuent selon des potentiels hydriques décroissants.

Potentiel hydrique d'une solution aqueuse

L'eau pure a un potentiel de 0 ; l'ajout de tout soluté abaisse sa valeur qui devient alors négative. Plus la solution est concentrée en substances dissoutes, moins le potentiel hydrique est élevé. Plus largement, le calcul du potentiel hydrique (noté Ψ) d'une solution aqueuse prend en compte les différents types de forces qui y retiennent l'eau et dont l'importance est variable selon la situation physiologique à étudier. Une formule générale s'écrit :

$$\Psi = \Psi_h + \Psi_o + \Psi_m + \Psi_g$$

Ψ_h , le potentiel hydrostatique correspond à la pression exercée sur le liquide par son contenant ; pour les cellules végétales, il s'agit de la pression de turgescence (notée P), exercée par la paroi sur la vacuole.

Ψ_o , le potentiel osmotique, résulte de l'effet attracteur des solutés sur l'eau.

Ψ_m , le potentiel matriciel n'est important que lorsqu'il existe une interface entre le volume aqueux et l'air (dans le sol, ou au niveau des feuilles) ; il résulte de la tension négative exercée à cette interface

Ψ_g le potentiel gravitationnel est égal à la pression de la colonne de liquide.

Pour le calcul du potentiel hydrique des cellules, seules deux composantes sont à prendre en compte en général : le potentiel osmotique (Ψ_o), et la pression de turgescence P .

$$\Psi_{\text{cellule}} = P + \Psi_o$$

Pour le sol, la composante hydrostatique est négligeable alors que la composante matricielle Ψ_m exprime la capacité du sol à retenir l'eau par capillarité ou adsorption à la surface des colloïdes. $\Psi_{\text{sol}} = \Psi_o + \Psi_m$

Potentiel hydrique de l'atmosphère (vapeur d'eau)

Le potentiel hydrique ψ de l'atmosphère dépend de l'humidité relative :

$$\Psi = (RT/V_{\text{H}_2\text{O}}) \cdot \ln(\text{HR})$$

$V_{\text{H}_2\text{O}}$ est le volume molaire de l'eau, R la constante des gaz parfaits et T la température absolue. HR , l'humidité relative, est le pourcentage de vapeur d'eau contenu dans un volume d'air.

HR étant inférieur à 1, ψ atmosphérique est négatif, sauf en conditions saturantes où il est nul. Le potentiel hydrique ψ d'une atmosphère très sèche est de l'ordre de -100 MPa.

La pression de vapeur d'eau saturante augmente beaucoup avec la température, donc à teneur en eau identique, HR diminue suite à une augmentation de la température, entraînant alors une diminution de Ψ : l'air chaud est plus desséchant.

Transfert d'eau selon les potentiels hydriques décroissants

On constate une décroissance du potentiel hydrique du sol jusqu'aux feuilles. Cela permet un déplacement passif de l'eau jusqu'aux feuilles où elle est vaporisée. La forte différence de potentiel hydrique entre l'intérieur de la feuille et l'atmosphère est responsable de la transpiration. Son contrôle permet de moduler le flux hydrique en fonction des conditions environnementales.

Voir chapitre 2,
§ 2.2b

Il y a deux modalités de transfert de l'eau au sein de la plante :

- À courte distance (entre les cellules ou entre les cellules de la racine et le sol) le flux hydrique est diffusif : **diffusion** souvent facilitée par des aquaporines. Les flux entre deux compartiments sont d'autant plus importants que les différences de potentiels hydriques sont fortes. La valeur des potentiels osmotiques des compartiments influence beaucoup les différences de potentiels hydriques.
- À l'échelle des transferts entre organes, la circulation se fait par **convection**, transport en masse de l'eau (solvant), et des solutés minéraux (dans la sève brute) ou organiques (dans la sève élaborée). D'autres composantes que le potentiel osmotique déterminent alors le gradient de potentiel hydrique. Le **potentiel gravitationnel** ne peut être négligé pour le transport vertical ascendant de la sève brute sur plusieurs mètres. La force de rétention exprimée par le **potentiel matriciel** est très élevée au sein des micropores du parenchyme foliaire lacuneux, où se réalise la transpiration ; puis elle est à l'origine de la tension exercée le jour sur la sève brute. L'émission de la sève élaborée sous pression dans les feuilles entraîne un gradient de **potentiel hydrostatique** par lequel la sève élaborée parvient aux organes puits.

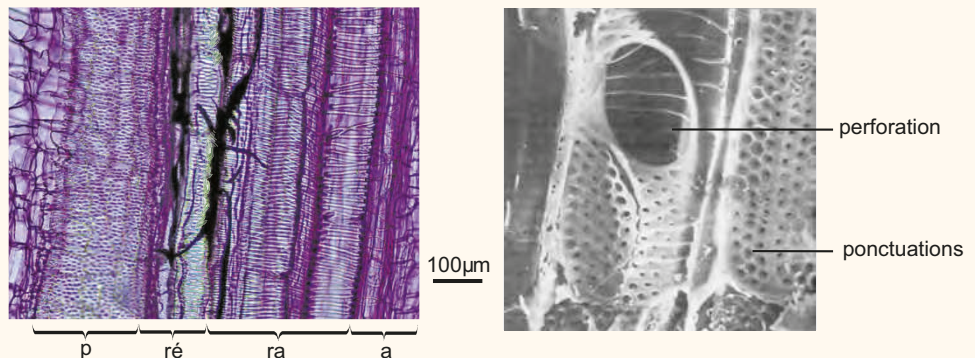
ZOOM 3

Les tissus conducteurs

Chez les angiospermes, deux tissus assurent la circulation des sèves : le xylème pour la sève brute, le phloème pour la sève élaborée.

Conduction de la sève brute par le xylème

Le xylème conduit la sève brute riche en eau et en minéraux depuis les racines vers les organes photosynthétiques. Il est formé d'éléments conducteurs morts, trachéides et vaisseaux à parois imprégnées de lignine formant différentes ornementsations (parois lignifiées) dont le cytoplasme s'est résorbé (circulation par voie **apoplasmique**). Il comprend aussi des cellules parenchymateuses vivantes impliquées dans les transports actifs membranaires, et des fibres lignifiées (rôle de soutien). Entre deux éléments de vaisseau, des **perforations** (interruptions de la paroi) permettent une continuité verticale de la colonne de sève brute ; des ponctuations (dus à une absence de paroi secondaire) permettent des flux latéraux (contournement d'un vaisseau avec cavitation). Entre les trachéides, il n'existe pas de perforations.

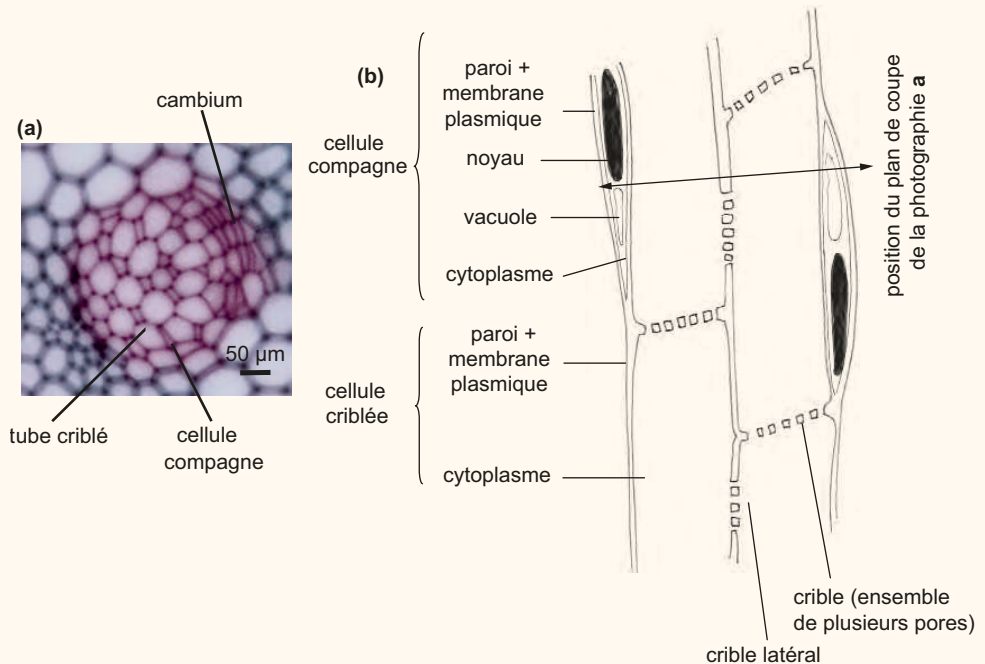


(a) Coupe longitudinale de xylème d'une tige de courge, coloration au carmino-vert ;
 (b) Vaisseau du bois de tilleul (MEB $\times 700$).
 P : vaisseau ponctué, ré : réticulé, ra : rayé, a : vaisseau annelé.

Conduction de la sève élaborée par le phloème

Le phloème conduit la sève élaborée, riche en eau et substances organiques, des organes sources vers les organes puits.

Il est composé de cellules conductrices vivantes à paroi cellulosique, dépourvues de noyau et de vacuole. Elles sont disposées en files, formant des tubes criblés, et bordées de cellules compagnes. La circulation se fait par **voie symplasmique**. Des cellules parenchymateuses et des fibres les entourent. L'ensemble des tubes criblés et des cellules compagnes constitue le complexe phloémien.



Tubes criblés et cellules compagnes du phloème.

(a) Vue en coupe transversale ; (b) schéma d'une coupe longitudinale.

Des tissus conducteurs primaires ou secondaires

L'association du xylème et du phloème primaires constitue les faisceaux cribro-vasculaires, provenant de la différenciation des méristèmes primaires présents dans les jeunes plantules. Ils sont superposés dans les tiges et les feuilles, et alternes dans les racines.

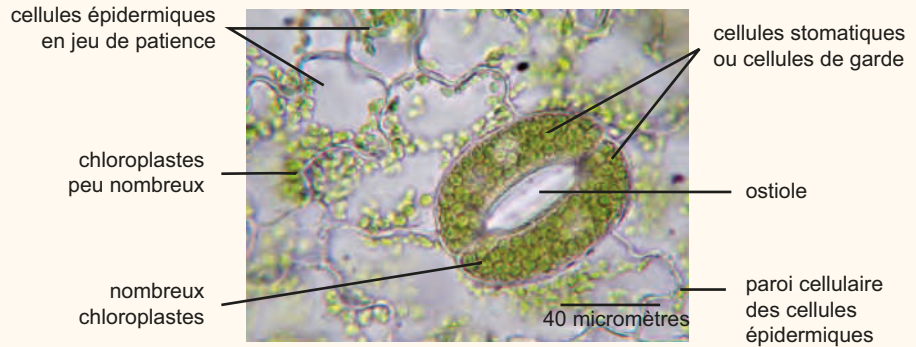
Chez les angiospermes dicotylédones il se forme plus tardivement, à partir d'un méristème secondaire, le cambium. Ce sont des tissus conducteurs secondaires reconnaissables au fait que leurs cellules sont alignées. Le phloème secondaire s'appelle aussi le liber ; le xylème secondaire, le bois. Il joue un rôle important dans le soutien de l'appareil aérien et la mise en réserve de la matière organique pendant l'hiver.

ZOOM 4

Contrôle de l'ouverture des stomates

Organisation des stomates

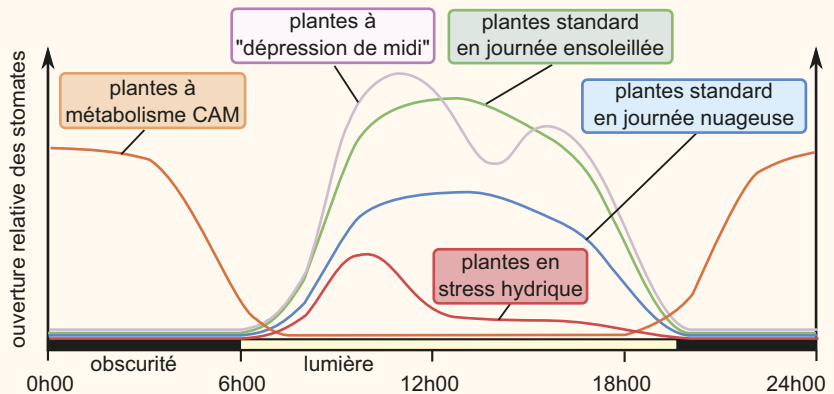
Les stomates sont formés par deux cellules de garde encadrant un ostiole, ouverture de taille variable (de 0 à 100 μm^2 environ). Le nombre de stomates par mm^2 varie de quelques dizaines à quelques centaines. Ils ne représentent que quelques pourcents de la surface foliaire mais constituent la voie privilégiée des échanges gazeux lorsqu'ils sont ouverts. Le nombre des stomates est souvent beaucoup plus élevé sur la face inférieure des feuilles que sur la surface supérieure, davantage exposée à une atmosphère desséchante.



Épiderme de feuille de reine-marguerite monté à plat dans de l'eau (M.O. $\times 400$).

Influence des facteurs du milieu sur la conductance

Le degré d'ouverture de l'ostiole, ou conductance stomatique, détermine le taux de passage du CO_2 entrant ou la sortie de vapeur d'eau. Les stomates s'ouvrent à la lumière. En revanche, la température et le stress hydrique déclenchent la fermeture des stomates.



Paramètre du milieu et ouverture/fermeture des stomates.

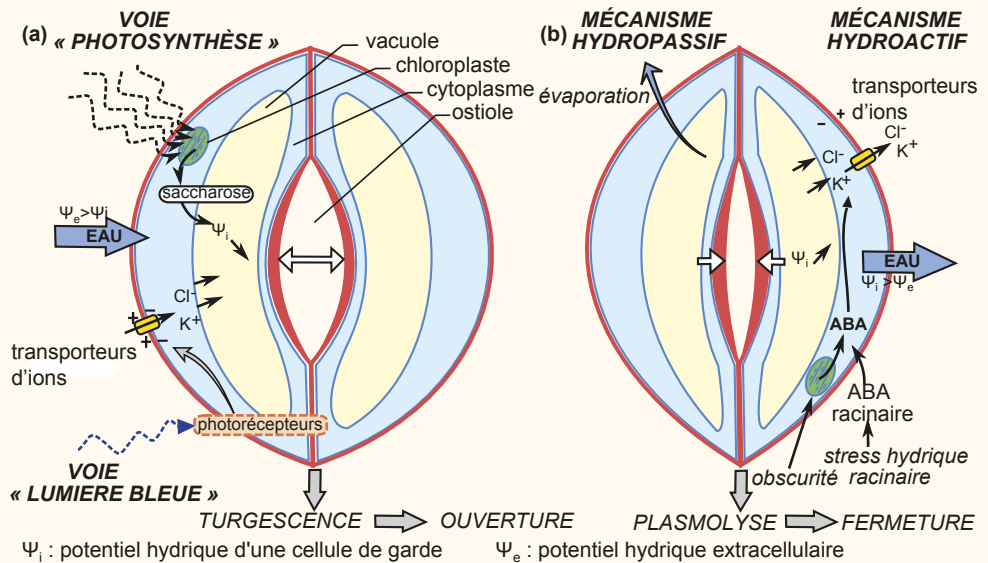
Modalités de contrôle de l'ouverture et de la fermeture des stomates

Le degré d'ouverture de l'ostiole dépend de la turgescence des cellules de garde : il varie entre la **fermeture** et une **ouverture** maximale. À la lumière, la photosynthèse induit une accumulation de saccharose et un abaissement du potentiel hydrique induisant une entrée d'eau dans la vacuole des cellules de garde qui deviennent turgescents : l'ostiole s'ouvre.

Ce mécanisme est amplifié par la voie de la lumière bleue (importante tôt le matin) perçue par des photorécepteurs qui provoquent l'entrée d'ions K^+ et Cl^- dans la cellule avec les mêmes effets.

À l'obscurité, l'arrêt de la photosynthèse fait diminuer la teneur en photosynthétats, augmente le potentiel hydrique des cellules de garde qui se plasmolysent, fermant ainsi l'ostiole.

La fermeture lors d'un stress hydrique résulte soit de l'effet desséchant direct de l'air sur les cellules de garde, soit de l'intervention d'un relais hormonal, l'acide abscissique, signal d'une moindre disponibilité de l'eau, et produit par les racines et les feuilles. Dans les deux cas, les cellules de garde sont plasmolysées et l'ostiole se ferme.



Ouverture (a) et fermeture (b) des stomates.

Conséquences sur le flux d'eau et de CO_2

La plante, en contrôlant l'ouverture des stomates, adapte ses pertes en eau à son **état hydrique**. Quand ils sont ouverts, les stomates permettent une évaporation du film d'eau au niveau du parenchyme foliaire lacuneux, et une diffusion de la vapeur d'eau depuis l'atmosphère interne de la feuille vers l'extérieur via l'ostiole ou à travers la cuticule. La feuille se déshydrate et la colonne de sève monte tractée par la transpiration. La feuille se comporte comme une pompe aspirante alimentée par l'énergie solaire. Plus la transpiration est forte, plus la vitesse de la sève est importante, comme c'est le cas lors des jours chauds et secs.

Si l'ouverture des stomates fait perdre de l'eau à la plante le jour, elle permet en revanche de faire entrer du CO_2 . Si les stomates sont fermés, la plante évite les pertes d'eau mais épuise le CO_2 donc le carbone nécessaire à la photosynthèse. Par ailleurs, la RuBisCO voit alors sa fonction oxygénasique privilégiée, et la plante fait alors de la photorespiration.

Enfin, la transpiration régule la température de la feuille exposée au soleil car l'énergie consommée par la vaporisation de l'eau refroidit la surface foliaire.

ZOOM 5

L'équilibre hydrique de la plante

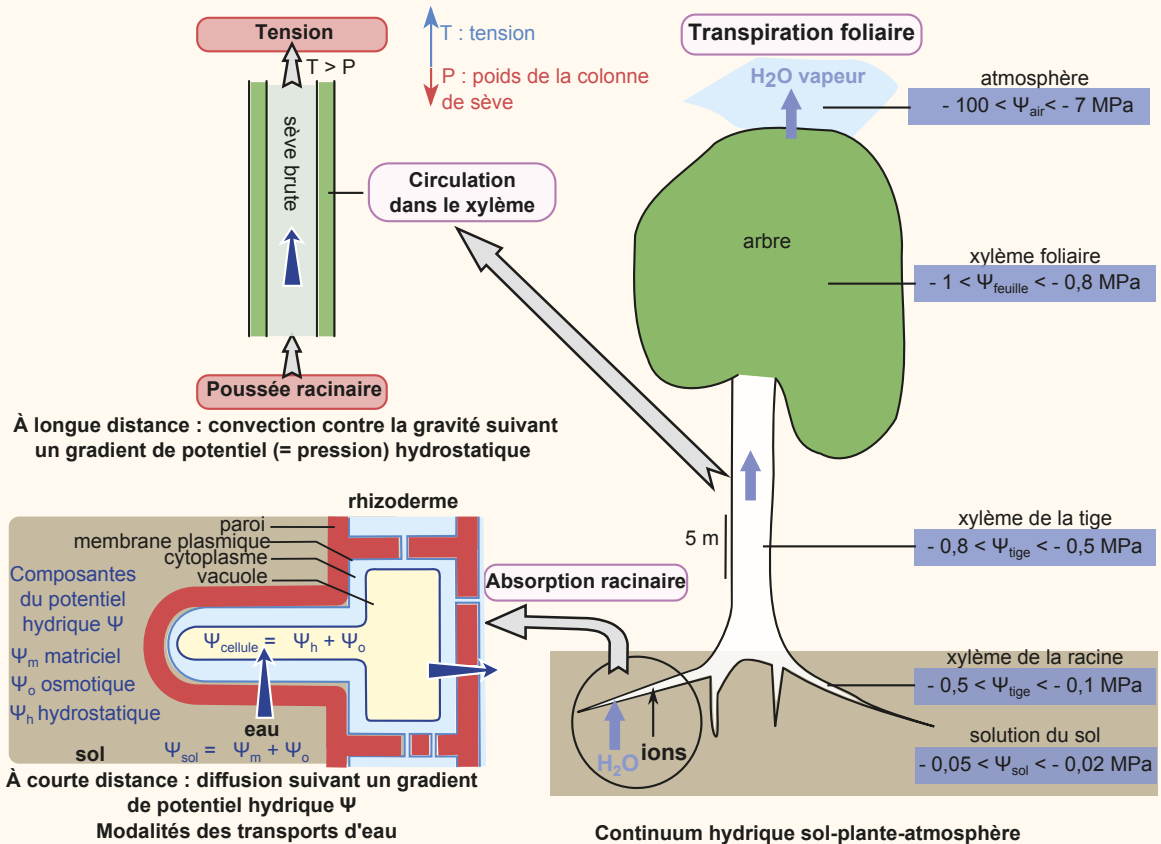
En moyenne, chaque jour, une plante a des besoins en eau équivalents à sa masse. Cette eau sert de solvant et de vecteur des sèves, de métabolite cellulaire, à l'hydratation des organes aériens et à la croissance cellulaire.

Le continuum sol-plante-atmosphère

Que les plantes soient herbacées ou ligneuses, le potentiel hydrique décroît depuis le sol jusqu'aux feuilles, de manière graduelle (au sein du plant) ou brutale (la chute est assez modeste entre sol et racine mais très importante entre l'intérieur et l'extérieur des feuilles). Par conséquent, l'eau se déplace passivement du sol jusqu'aux feuilles où elle est vaporisée. Le végétal est le siège d'une succession de transferts hydriques :

- prélèvement de l'eau par les racines ;
- transfert radial de l'eau vers les vaisseaux du xylème (voies apoplasmique et symplasmique) ;
- transfert vertical de l'eau vers les parties aériennes : transport convectif et apoplasmique dans le xylème ; sous pression la nuit, sous tension le jour ;
- diffusion au niveau des parties aériennes (cellules foliaires, cellules stomatiques) ;
- évaporation au contact de l'atmosphère.

Il existe donc une continuité entre l'eau du sol et la vapeur d'eau de l'air assurée par le plant ; on parle de continuum « sol-plante-atmosphère ».



Modalités de transport de l'eau à travers le continuum hydrique sol-plante-atmosphère.



Maintien de l'équilibre

L'approvisionnement en eau dépend de la disponibilité variable de l'eau dans le sol :

- diminution du potentiel hydrique du sol quand il n'est pas arrosé ;
- potentiel très négatif dans les sols physiologiquement secs (déserts, sols gelés ou salés).

La sécrétion active d'ions dans les cellules de la racine abaisse leur potentiel hydrique, ce qui maintient un gradient favorable à l'absorption d'eau. C'est un contrôle physiologique de l'équilibre hydrique.

Les pertes hydriques dépendent de l'humidité relative de l'atmosphère : la transpiration est accrue dans des atmosphères sèches. La plante répond par un contrôle physiologique : la fermeture des stomates en cas de stress hydrique.

Les végétaux vivant en milieu sec présentent des adaptations de leur appareil végétatif favorisant le prélèvement de l'eau (racines très développées), réduisant la transpiration foliaire (feuilles réduites) ou retenant l'eau dans des parenchymes.

Déséquilibre, rupture et rétablissement du continuum sol-plante-atmosphère

Lorsque des contraintes hydriques fortes s'exercent sur les végétaux, il peut se produire des cas d'embolie. La forte traction foliaire fragmente la colonne d'eau canalisée par les vaisseaux xylémiens et des bulles gazeuses apparaissent qui interrompent la continuité de la sève.

La poussée racinaire participe à la restauration de la colonne de sève lorsque des vaisseaux sont touchés par l'embolie.

Voir ouvrage
de 2^e année

ZOOM 6

La diazotrophie

La diazotrophie est l'aptitude à utiliser le N_2 de l'air comme source d'azote.

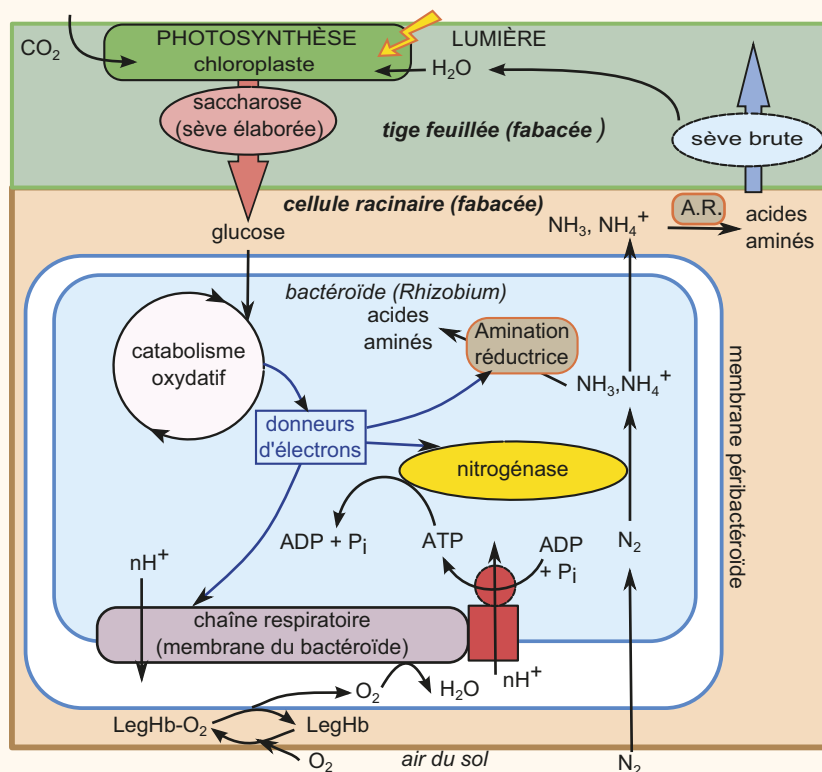
Le fonctionnement des nodosités des fabacées

Des bactéries diazotrophes, du genre *Rhizobium*, provoquent la formation de nodosités sur les racines des fabacées qui produisent des exsudats qui eux-mêmes attirent *Rhizobium*. Un dialogue moléculaire spécifique permettant la reconnaissance mutuelle de la bactérie et de la future plante-hôte se met en place préalablement à la formation des nodosités. Des tissus conducteurs se différencient autour du parenchyme de chaque nodosité ; ils sont reliés aux faisceaux cribro-vasculaires de l'axe racinaire.

La réduction de N_2 en NH_3 ou NH_4^+ est très coûteuse ; elle est catalysée par une enzyme bactérienne, la nitrogénase, inactivée par O_2 . Dans les nodosités, celle-ci est protégée de l'inactivation par la leghémoglobine synthétisée par la plante. Les ions ammonium formés sont transportés dans le xylème, avant d'être utilisés pour la synthèse d'acides aminés. Il s'agit donc d'une endosymbiose dans laquelle la plante fournit les molécules organiques issues de la photosynthèse, et bénéficie en retour des acides aminés.

Les *Rhizobium* sont des bactéries en bâtonnets déformés en X ou en Y ; on les appelle **bactéroïdes** quand elles vivent dans les nodosités racinaires. Si certaines associations sont spécifiques, d'autres le sont beaucoup moins et certaines espèces de *Rhizobium* peuvent s'associer à près d'une centaine d'espèces de fabacées.

Voir TP 6, § 3



Association à bénéfices réciproques pour les partenaires
 La plante, autotrophe au carbone, fournit les photoassimilats carbonés à la bactérie, hétérotrophe au carbone. La bactérie, autotrophe à l'azote, fournit en retour des composés azotés qu'elle utilise pour la biosynthèse de ses acides aminés.

Une coopération moléculaire entre les 2 symbiotes
 La nitrogénase est un complexe enzymatique bactérien. La legHb est synthétisée par la cellule hôte. La membrane pér bactéroïde est une membrane d'endocytose.

LegHb ou leghémoglobine :
 empêche l'inactivation de la nitrogénase par O₂ tout en libérant assez d'O₂ pour le fonctionnement de la chaîne respiratoire bactérienne.

Schéma fonctionnel de la symbiose fabacées - *Rhizobium*.

Diversité des bactéries fixatrices d'azote

Les bactéries capables de fixer l'azote atmosphérique vivent libres dans le sol ou dans les océans (cyanobactéries comme *Trichodesmium*) ou bien en symbiose avec d'autres bactéries du sol, qu'elles soient aérobies (*Nostoc*, *Azotobacter*), anaérobies (*Clostridium*) ou en symbiose avec des angiospermes (fabacées, certains arbres comme l'aulne) ou d'autres embryophytes.

Importance écologique et agronomique

La diazotrophie permet de faire entrer de l'azote de l'air sous forme de protéines dans les chaînes alimentaires. L'azote organique des débris, des cadavres ou des déchets retourne au sol après sa minéralisation. La diazotrophie est donc une alternative à l'utilisation d'intrants tels les engrais azotés aux effets néfastes sur les écosystèmes.

Réviser

Résumé

Les jeunes plants d'angiospermes absorbent l'eau et les ions minéraux par la zone pilifère, rapidement relayée par une association symbiotique avec un champignon, ou **mycorhize**. La racine est le siège d'un **transit radial** d'eau et d'ions, du cortex au xylème, formant une solution hydrominérale différente de celle du sol et diluée. Elle constitue la sève brute. Deux moteurs contribuent à l'ascension de la sève brute : l'**évapotranspiration foliaire** et la **poussée racinaire**.

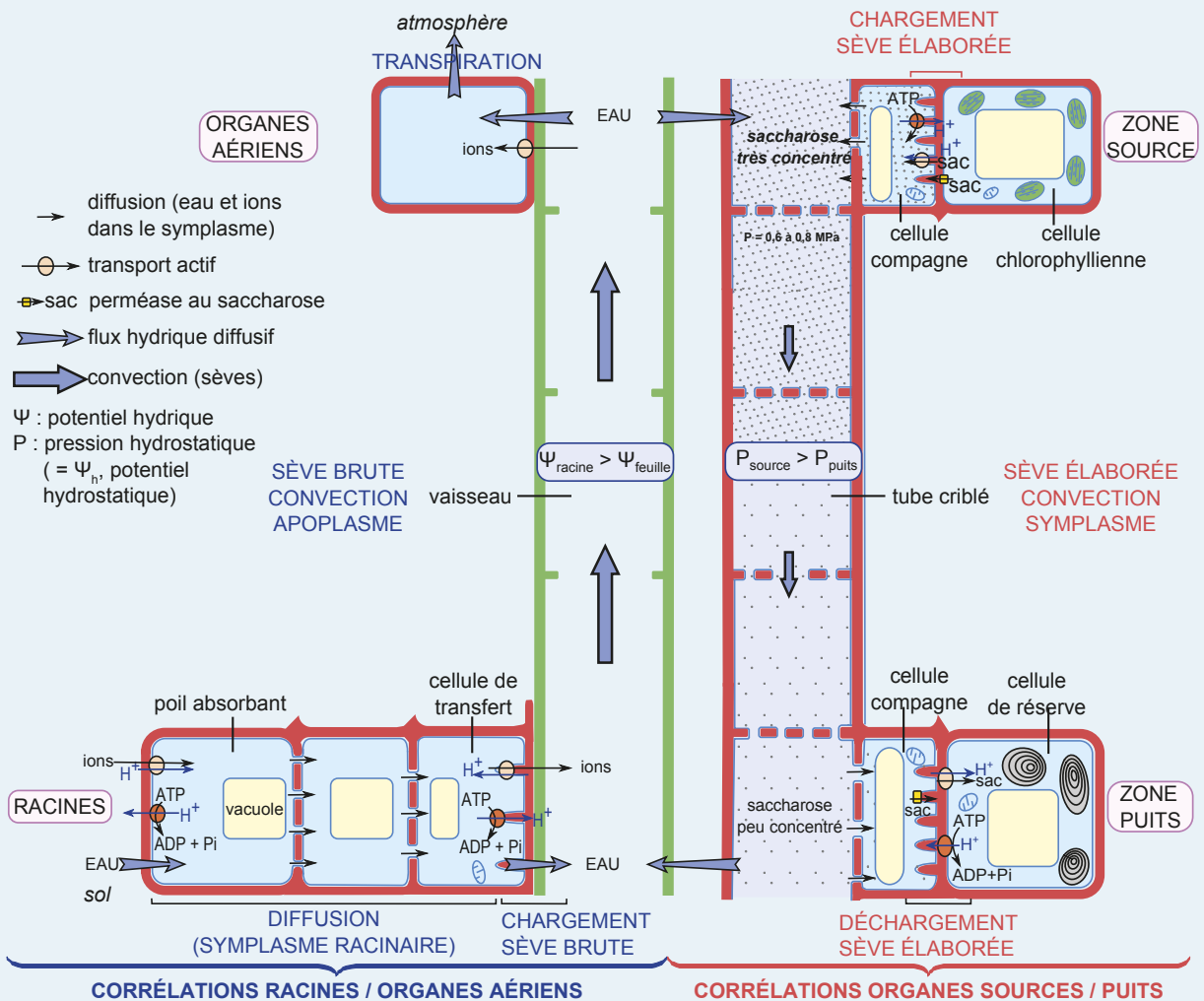


Figure de synthèse Corrélations trophiques au sein du végétal.

Les angiospermes sont ainsi traversées par un **flux hydrique** selon un gradient de potentiel hydrique décroissant. L'eau puisée dans le sol s'évapore en grande partie par transpiration au niveau de la surface foliaire. Le maintien d'un équilibre hydrique passe par le contrôle de l'ouverture de l'ostiole des stomates selon divers paramètres exogènes (ouverture à la lumière, fermeture par la sécheresse de l'air) et endogènes (fermeture par l'ABA, signal d'un stress hydrique).

Les photosynthétats, issus des **organes sources**, sont distribués dans les **organes puits** par la sève élaborée, circulant dans les tubes criblés du phloème. La concentration de photoassimilats dans la sève élaborée au niveau des feuilles entraîne un flux d'eau depuis le xylème, ce qui est à l'origine d'un gradient de pression qui met la sève élaborée en mouvement par convection. Les organes puits attirent d'autant plus le flux de sève élaborée qu'ils déchargent davantage d'assimilats.

Photosynthèse et distribution des assimilats présentent une périodicité quotidienne et saisonnière, en milieu tempéré. Les **corrélations trophiques** entre organes au sein du végétal peuvent changer au cours du développement.

L'établissement de **nodosités** avec des bactéries symbiotiques dans l'appareil racinaire des fabacées permet, selon la fertilité du sol, d'absorber le diazote et de le réduire en ammonium.

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 À propos des flux de matière dans la plante :
 - a. La cuticule et les stomates transportent la sève brute et la sève élaborée.
 - b. Le phloème transporte la sève élaborée.
 - c. Le xylème est parcouru par une circulation descendante de sève.
 - d. Le phloème transporte la sève brute.
- 2 La circulation des gaz et des photosynthétats dans la feuille est réalisée :
 - a. Par diffusion.
 - b. Par convection.
 - c. Par rayonnement.
- 3 Les organes sources :
 - a. Comportent toujours des cellules chlorophylliennes.
 - b. Ont pu être des organes puits lors du développement.
 - c. N'utilisent pas les photosynthétats qu'ils produisent.
 - d. N'utilisent pas l'eau et les ions puisés dans le sol.
- 4 La sève brute :
 - a. Circule sous pression le jour et sous tension la nuit.
 - b. Circule d'autant plus vite que la transpiration foliaire est plus importante.
 - c. Ne contient jamais de molécules organiques.
 - d. Est mise sous pression au niveau des racines.
 - e. Cesse de circuler en hiver.

QCM à partir de documents

L'évolution journalière des glucides foliaires a été mise en relation avec celle du débit d'exportation des assimilats par la feuille chez la vesce, au moyen d'expériences de marquage de ces assimilats (figure 4.9).

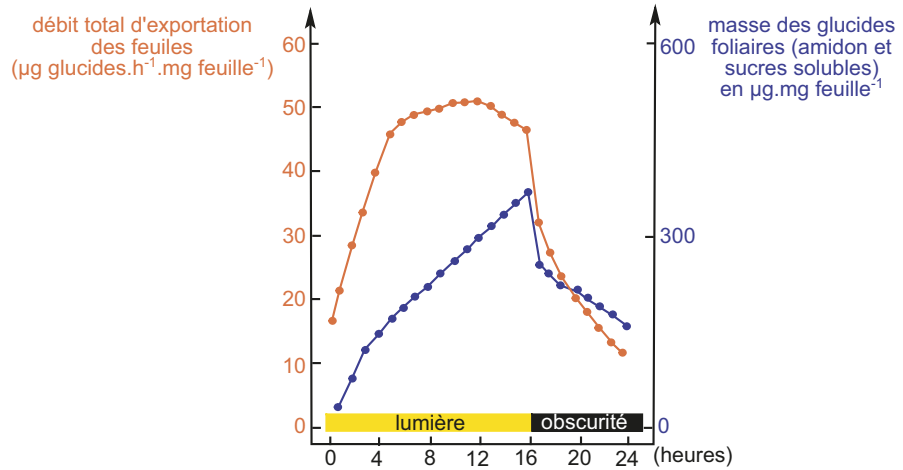


Figure 4.9 Fluctuations journalières des glucides foliaires et du débit d'exportation des feuilles chez la vesce (d'après J. Pearson, 1974).

Parmi les affirmations ci-dessous, lesquelles sont exactes.

- 1 La masse des glucides foliaires :
 - a. Croît au cours de la journée.
 - b. Reste constante à l'obscurité.
 - c. Atteint un plateau dans la journée.
- 2 Le débit total d'exportation des glucides depuis les feuilles :
 - a. Croît constamment au cours de la journée.
 - b. Atteint un plateau au cours de la journée.
 - c. Décroît lentement la nuit.
- 3 Les variations de la masse des glucides foliaires :
 - a. Sont la cause de la photosynthèse, le jour.
 - b. Sont la conséquence de la photosynthèse, le jour.
 - c. Montrent que les feuilles stockent des glucides pendant la journée.
 - d. Montrent que les feuilles stockent de l'amidon pendant la journée.
 - e. Montrent que les feuilles exportent des glucides pendant la nuit.
- 4 Les variations du débit total d'exportation des glucides depuis les feuilles :
 - a. Sont la cause de la variation de la masse des glucides foliaires, la nuit.
 - b. Sont la conséquence de la variation de la masse des glucides foliaires, la nuit.
 - c. Montrent que la feuille est un organe source, le jour, et un organe puits, la nuit.
 - d. Montrent que la feuille est un organe puits, le jour, et un organe source, la nuit.
 - e. Montrent que la feuille est un organe source, le jour et la nuit.

Questions de synthèse courte

- 1 La sève brute.
- 2 L'absorption racinaire.
- 3 La feuille, diversité cellulaire et unité fonctionnelle.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

Exercice 1

- 1 Sur des fragments de feuille de *Vicia faba* (fabacée), on mesure le diamètre de l'ostiole, pour différentes pressions de turgescence des cellules de garde d'un même stomate observé à des moments différents (tableau 4.2). Interprétez ces résultats.

TABLEAU 4.2 Diamètre de l'ostiole d'un même stomate à différents moments de la journée.

Pression de turgescence (MPa)	1	1,5	2	2,5	3	3,5	4	4,5
Diamètre de l'ostiole (% diamètre maximal)	0	24	41	53	65	76	88	100

Des feuilles intactes de *Vicia faba* sont cultivées à l'obscurité puis transférées pendant 5 heures à la lumière avant d'être replacées dans l'obscurité. À intervalles réguliers, des lambeaux d'épiderme sont prélevés ; ceux dont les seules cellules épidermiques intactes sont les cellules de garde sont traités par un colorant à base de cobalt-nitrite de sodium qui forme un précipité noir en présence de K^+ . Le pourcentage de la surface des cellules de garde recouvert par le précipité et le diamètre de l'ostiole sont alors mesurés (figure 4.10).

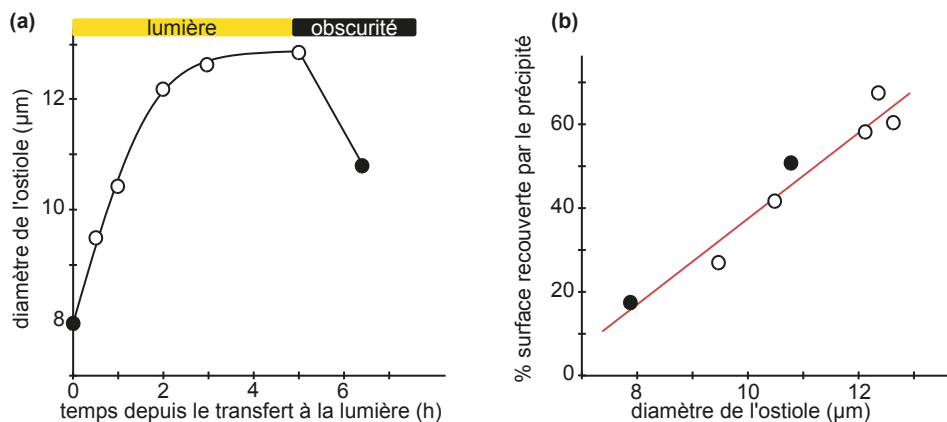


Figure 4.10 Résultats obtenus sur des lambeaux d'épiderme fraîchement prélevés sur des plantes.

- 2 Pourquoi mesure-t-on le pourcentage de la surface des cellules de garde recouvert par le précipité ? Analysez et interprétez les résultats de la figure 4.10.

Deux lots de protoplastes de cellules de garde stomatiques sont préparés. Dans le milieu d'un de ces lots, on ajoute un inhibiteur des ATPases H^+ dépendantes du plasmalemme, le vanadate de sodium (500 µmol/L) ; dans l'autre aucun ajout n'est réalisé (contrôle). Les protoplastes des deux lots sont éclairés par une lumière rouge (LR, 1 000 mmol/m²/s) pendant 30 minutes, puis reçoivent un éclairage supplémentaire de lumière bleue (LB, 50 mmol/m²/s). Le diamètre des protoplastes est mesuré dans les différentes conditions (figure 4.11).

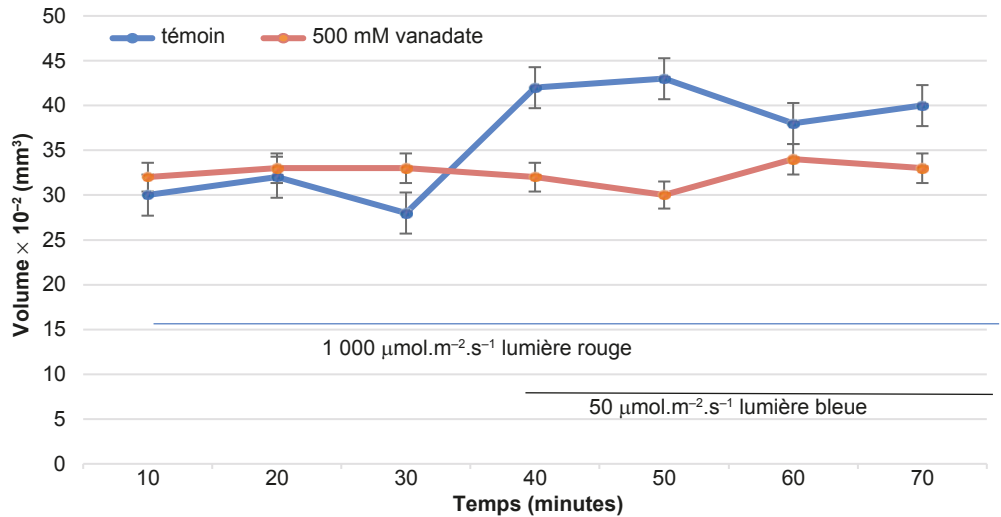


Figure 4.11 Résultats.

A. Les protocoles qui suivent utilisent des bandes d'épiderme détachées du limbe foliaire de trois espèces (*Tradescantia sp.*, *Salpichroa organifolia* et *Vicia faba*). Chacune est traitée de trois façons pendant une heure :

- à l'eau (barres noires) ;
- au nitroprussiate de sodium (SNP, à 200 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) : c'est une molécule qui produit du NO en solution durant 48 heures (barres grises) ;
- au SNP (200 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) associé à 400 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ de c-PTIO. Cette dernière molécule est capable d'extraire spécifiquement le NO du milieu (barres blanches).

Au bout d'une heure d'incubation, les bandes d'épiderme sont observées au microscope pour déterminer le nombre de stomates ouverts. Chaque valeur représente la moyenne d'au moins 90 stomates observés sur des feuilles différentes.

B. Des bandes d'épiderme de *Vicia faba* sont traitées avec des concentrations croissantes de SNP (carrés vides) ou avec des concentrations croissantes de SNP combinées à des concentrations croissantes de c-PTIO (cercles pleins).

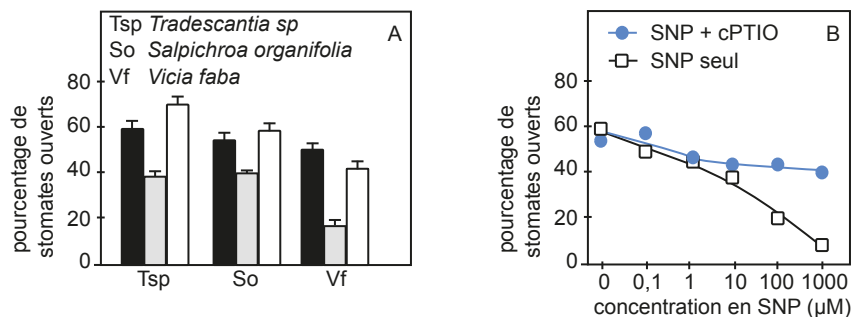


Figure 4.12 Contrôle de l'ouverture des stomates dans différentes conditions et chez différentes espèces.

Analysez les expériences proposées pour mettre en évidence l'un des paramètres responsables de l'ouverture des stomates.

- 3 Quelle information supplémentaire le document B apporte-t-il ?

Exercice 2

Le fonctionnement hydrique du xylème est suivi sur deux espèces d'arbres, le chêne et le hêtre, par détermination du pourcentage d'embolie des vaisseaux au fil des saisons (figure 4.13, graphe a, Cerne 2001 correspondant au xylème formé en 2001, cerne 2002 à celui formé en 2002) et la confrontation à la courbe des relevés de température (figure 4.13, graphe b) (travaux de H. Cochard, 2006).

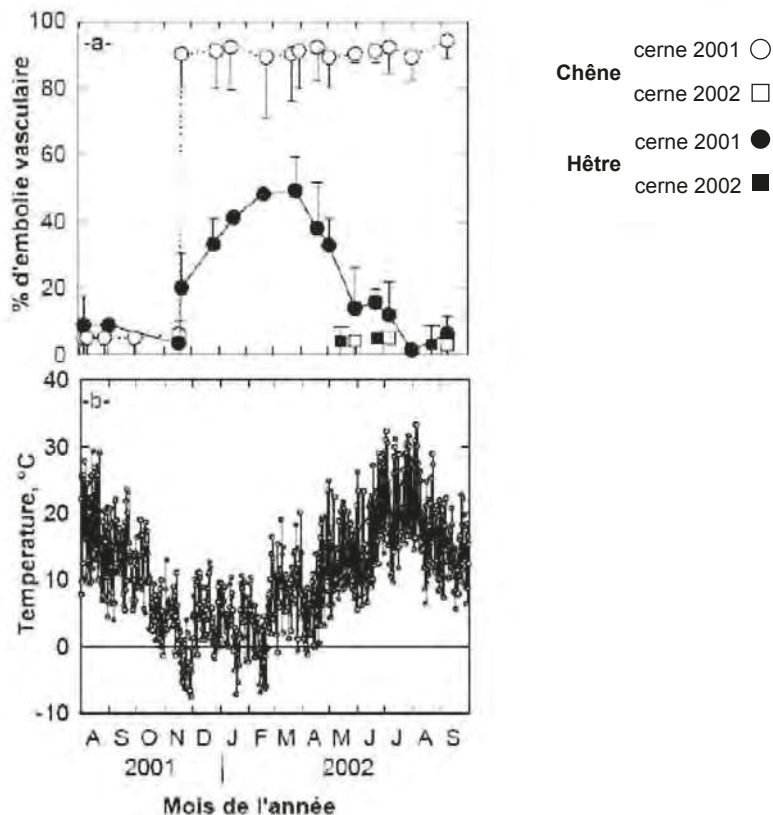


Figure 4.13 Évolution du pourcentage d'embolie d'un chêne et d'un hêtre sur une année.

Tableau 4.3 Solubilité des principaux gaz de l'air selon la température.

Température en °C	Dioxygène (mg/L)	Diazote (mg/L)
< 0 (glace)	négligeable	négligeable
0	14,6	22
5	12,8	20
10	11,3	18
15	10,2	16
20	9,2	14
25	8,4	13,5

- 1 Caractérisez les variations observables au cours de l'année chez les deux espèces étudiées et mettez-les en relation avec le graphique b.
- 2 À l'aide du tableau 4.3, expliquez les raisons du caractère saisonnier.

L'appareil végétatif des angiospermes

Activités pratiques

PLAN DU CHAPITRE

- 1 L'appareil racinaire : relations avec le sol
- 2 Les tissus conducteurs : corrélations au sein de la plante
- 3 L'appareil caulinaire : relations avec l'atmosphère
- 4 Organisation d'une structure de réserve

INTRODUCTION

L'appareil végétatif des angiospermes est organisé en racines, généralement souterraines, au rôle d'ancrage et de nutrition, et en tiges et feuilles aériennes en relation avec l'atmosphère. Ces organes échangent via des tissus conducteurs et certaines angiospermes mettent en place des structures de réserves.

➔ Quelles sont les caractéristiques morpho-anatomiques des différents organes en lien avec leurs fonctions ?

1 L'appareil racinaire : relations avec le sol

1.1 Un ancrage dans le sol en fonction du réseau racinaire

La **racine principale** est issue du développement de la radicule de l'embryon. À partir de la racine principale, des **racines latérales** se développent. On distingue alors (figure TP5.1) :

- le **système pivotant**, dans lequel la racine principale, très développée, permet un ancrage en profondeur tandis que les racines latérales sont très discrètes ;
- le **système fasciculé**, où il n'est pas possible de distinguer facilement les racines principale et latérales les unes des autres et qui permet un ancrage superficiel.

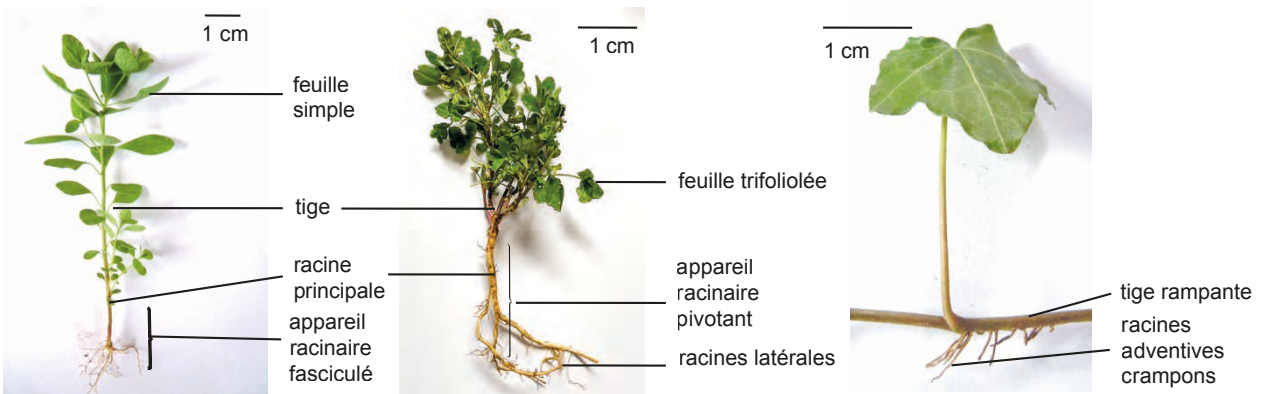


Figure TP5.1 Comparaison de la morphologie d'une euphorbiacée à gauche, d'une luzerne au centre et de lierre à droite.

Certaines plantes développent en plus des racines au niveau des entre-nœuds de la tige : les **racines adventives**. Elles permettent un ancrage à la partie superficielle du sol ou à un support aérien (figure TP5.1).

1.2 Des surfaces d'absorption aux caractéristiques convergentes

Les angiospermes absorbent l'eau et les ions minéraux par leurs racines grâce à deux types de structures, la zone pilifère pour les jeunes racines, et des mycorhizes par la suite.

a) Une zone pilifère

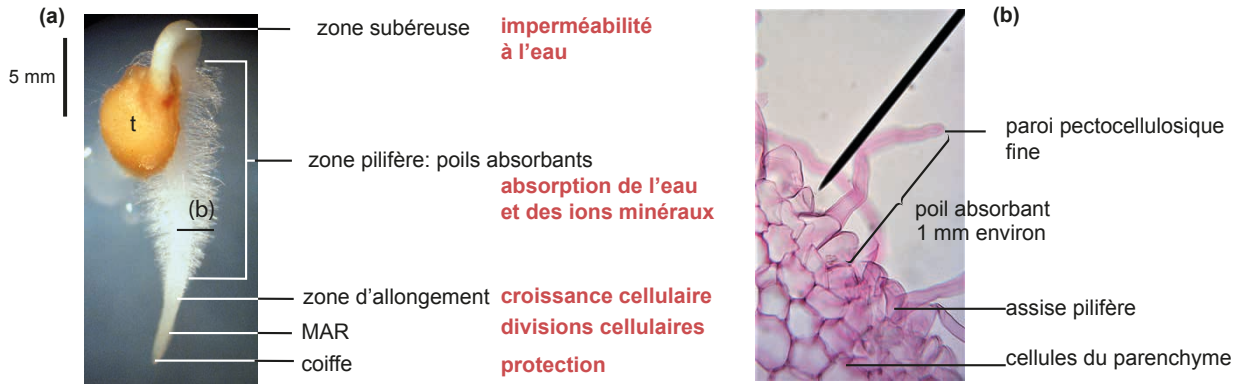


Figure TP5.2 (a) Vue externe d'une jeune racine de tomate (t : tégument, MAR : méristème apical racinaire et localisation de la coupe b) ; (b) coupe transversale dans la zone pilifère (MO)

Voir chapitre 2, § 2.1

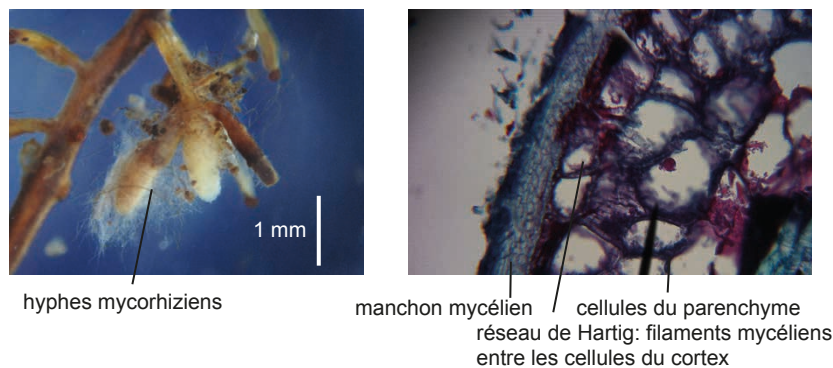
Les racines présentent différentes zones (figure TP5.2) qui leur permettent :

- **d'explorer** le sol en poursuivant leurs divisions cellulaires et leur croissance ;
- **d'absorber** efficacement l'eau et les sels minéraux présents dans la solution du sol et nécessaires à la nutrition du végétal, grâce aux poils absorbants dont la fine paroi pecto-cellulosique représente une grande surface d'échanges (figure TP5.2b).

b) Des mycorhizes

Figure TP5.3 Une mycorhize ectotrophe.

(a) Vue externe (MO) ; (b) coupe transversale de la partie externe d'une racine mycorhizée colorée au bleu coton lactique (MO x40).



Environ 90 % des angiospermes réalisent des associations avec des mycètes. Ils développent des **mycorhizes** (du grec *mykes* = champignon, *rhiza* = racine). Les petites racines avec mycorhizes sont courtes, très ramifiées et présentent un manchon duquel sortent des filaments mycéliens (encore appelés hyphes). Ces derniers présentent une convergence de morphologie avec les poils absorbants auxquels ils se **substituent**. La mise en place de mycorhizes est un facteur important du développement du végétal puisqu'elle **augmente la surface d'absorption de l'eau et des ions**.

1.3 Différents tissus traversés par la solution hydrominérale

Une coloration au carmino-vert d'iode (parois celluliques colorées en rose ; parois lignifiées colorées en vert) permet d'identifier les différents tissus d'un organe végétal (figure TP5.2).

Dans la racine de renoucle, on distingue aisément, de l'extérieur de l'organe vers l'intérieur :

- un tissu de protection (**rhizoderme**) avec éventuellement des poils absorbants ou des mycorhizes qui assurent l'absorption de l'eau et des sels minéraux ;
- le **parenchyme cortical développé**, dans lequel l'eau et les ions transitent ;
- le cylindre central (ou moelle) placé au centre, peu développé, et qui comprend les tissus conducteurs des sèves : **xylème** et **phloème** en alternance, avec une différenciation centripète du xylème (flèche noire sur la figure TP5.4b).

Tableau TP5.1 Caractères anatomiques de la racine de renoucle.

Caractères anatomiques	conclusion
Organe à symétrie radiale	racine à structure primaire
Xylème I et phloème I alternes, pas de formation II	
Xylème I à différenciation centripète	
Écorce développée, cylindre central réduit	
Assise pilifère	
Endoderme différencié à cadres de Caspary	dicotylédone

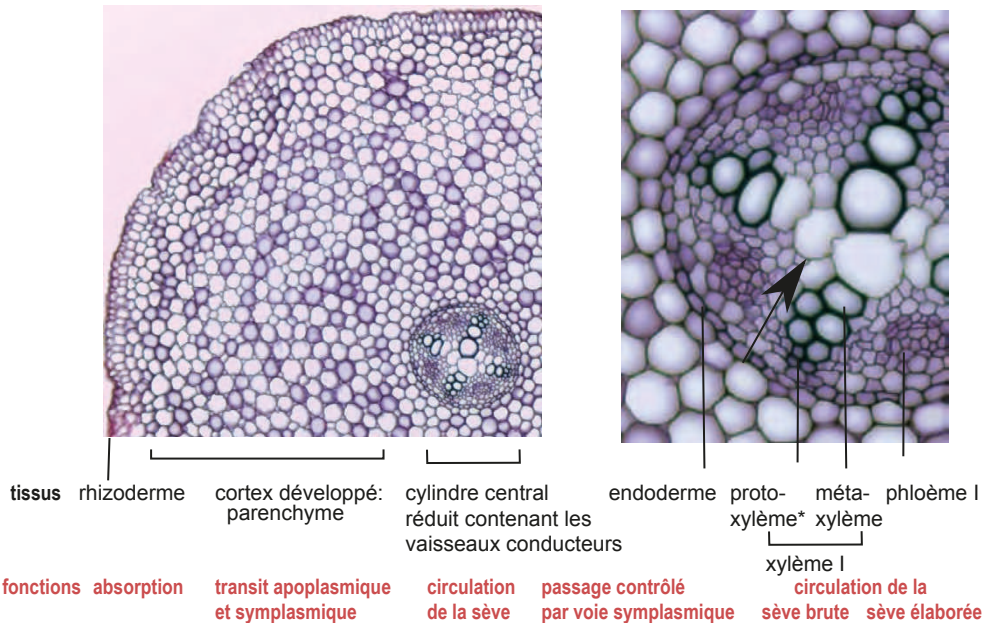


Figure TP5.4 Relations structures-fonctions dans une coupe transversale de racine de renoucle.

(a) Vue générale (b) cylindre central (MO, coloration carmino-vert). *protoxylème formé dès la germination, sens de la flèche = sens de différenciation du proto vers le métaxylème.

La racine, mycorhizée ou non, explore le sol et constitue une vaste surface de contact avec celui-ci. Ainsi l'eau et les ions du sol transitent vers le xylème à travers le parenchyme cortical et l'endoderme.

Voir chapitre 4, figure 4.4

Tableau TP5.2 Reconnaissance des tissus végétaux colorés au carmin - vert d'iode.

Coloration de la paroi	Épaisseur de la paroi	Caractéristiques	Tissu végétal ou méristème	Fonction	
Rose donc paroi cellulosique	Fine	Généralement une seule assise cellulaire. Stomates. Épaississement externe de la paroi par une cuticule.	Épiderme	Protection	
		Cellules isodiamétriques, souvent arrondies aux angles, méats voire lacunes entre les cellules, non alignées.	Parenchyme cellulosique	Trophique	
		Petites cellules rectangulaires alignées radialement. Parois souvent déformées radialement	Cambium	Méristème II	
		Massifs cellulaires compacts, tubes criblés, cellules compagnes souvent de forme triangulaire	Phloème I	Conduction de la sève élaborée	
		Petites cellules alignées	Phloème II		
	Épaisse au moins aux angles ou sur 2 côtés	Massifs cellulaires situés sous l'épiderme	Collenchyme	Soutien	
Vert donc paroi lignifiée	Peu épaisse	Cellules isodiamétriques, de forme angulaire, non alignées.	Parenchyme lignifié		
	Très épaisse	Petits massifs cellulaires ou disposition en anneau. Cellules très anguleuses souvent de petite taille.	Sclérenchyme		
	Épaissie localement	Généralement une seule assise cellulaire. Épaississement de la paroi très caractéristique.	Endoderme		Contrôle du transit à travers la racine
	Épaisse	Cellules conductrices anguleuses de diamètre souvent imposant accompagnées de fibres et de cellules parenchymateuses.	Xylème I		Conduction de la sève brute
	Épaisse	Cellules alignées radialement	Xylème II		

Voir TP9, § 1.1a

Voir ouvrage de 2^e année

1.4 Une croissance indéfinie grâce aux méristèmes

Une coupe réalisée dans une extrémité de racine de bulbe (ail, oignon, jacinthe) permet de mettre en évidence la présence de cellules en files axiales dans lesquelles se produisent des **mitoses**. C'est un **méristème apical racinaire**.

À partir de la racine principale, des ramifications se forment. Par ailleurs, des méristèmes secondaires assurent la croissance en épaisseur, ils sont reconnaissables à leurs cellules alignées.

2

Les tissus conducteurs : corrélations au sein de la plante

Des racines jusqu'aux feuilles, xylème et phloème transportent et distribuent les sèves.

2.1 Réseau apoplasmique pour le xylème

Le **xylème** conduit la sève brute par voie **apoplasmique**, *i.e.* à travers des cellules mortes, dépourvues de cytoplasme et en continuité verticale avec les autres cellules par des ponctuations (interruptions de la paroi). Les vaisseaux sont des cellules allongées dont la paroi présente des épaississements lignifiés caractéristiques (*figure TP5.5*).

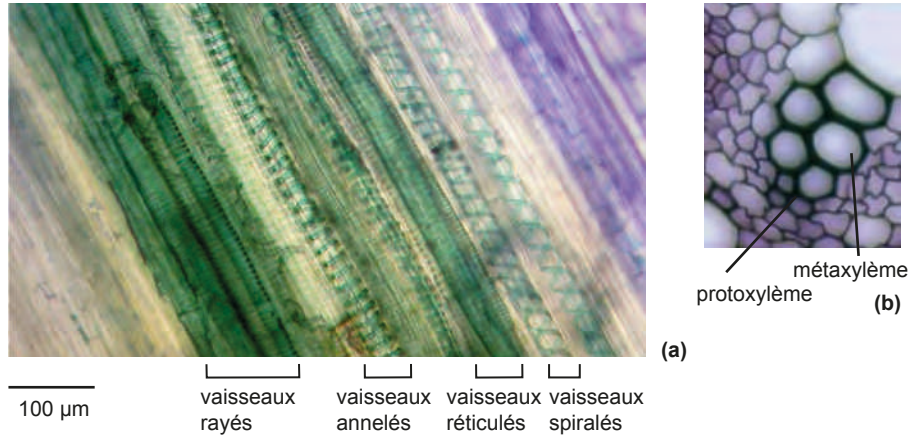


Figure TP5.5 Coupe longitudinale (a) et transversale (b) de xylème d'une tige de chou-fleur (MO, coloration au carmino-vert).

2.2 Réseau symplasmique pour le phloème

La sève élaborée est transportée par le **phloème** formé de cellules vivantes à paroi cellulosique. Le transport de la sève élaborée s'effectue par voie **symplasmique**, dans des tubes criblés associés à des cellules compagnes.

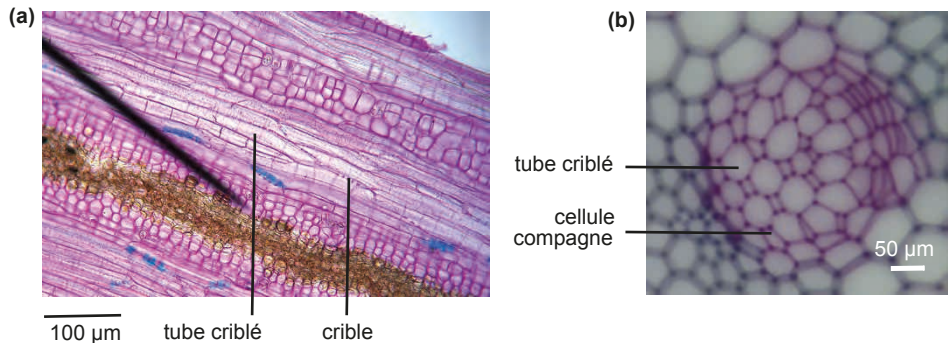


Figure TP5.6 Coupes de tube criblé du phloème (a) longitudinale (b) transversale, au MO coloration carmin-vert d'iode.

3

L'appareil caulinaire : relations avec l'atmosphère

3.1 Les tiges : rôle de soutien

Une coupe transversale de tige présente une **symétrie axiale** et trois zones concentriques :

- un **épiderme** souvent simple, recouvert d'une cuticule et avec des stomates ;
- un cortex moins développé que dans la racine, présentant un **parenchyme cortical** associé à des tissus de soutien : collenchyme et sclérenchyme (tableau TP5.2), en relation avec le port dressé et la vie en **milieu aérien** ;
- des tissus conducteurs associés en faisceaux cribro-vasculaires. Le **xylème** à différenciation centrifuge est en position externe, superposé au **phloème**. Au centre on trouve un parenchyme médullaire.

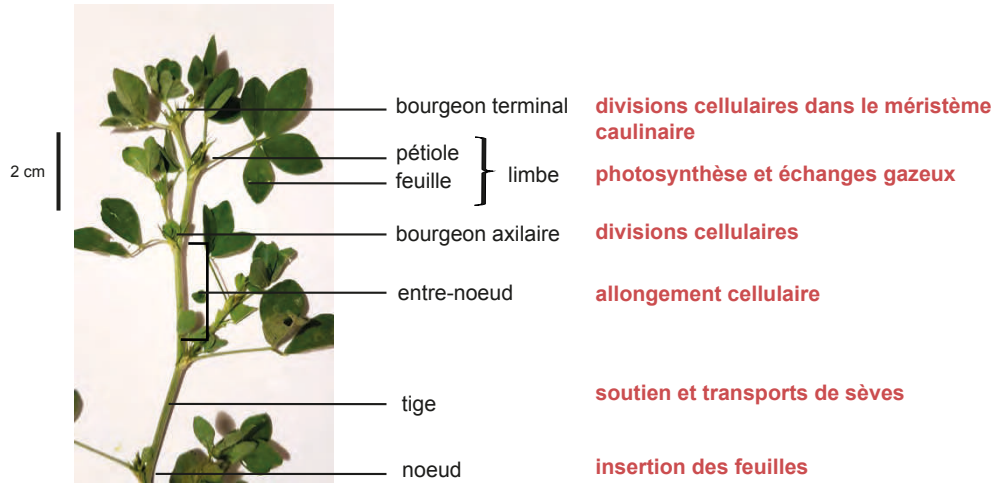


Figure TP5.7 Organisation générale de la tige de luzerne.

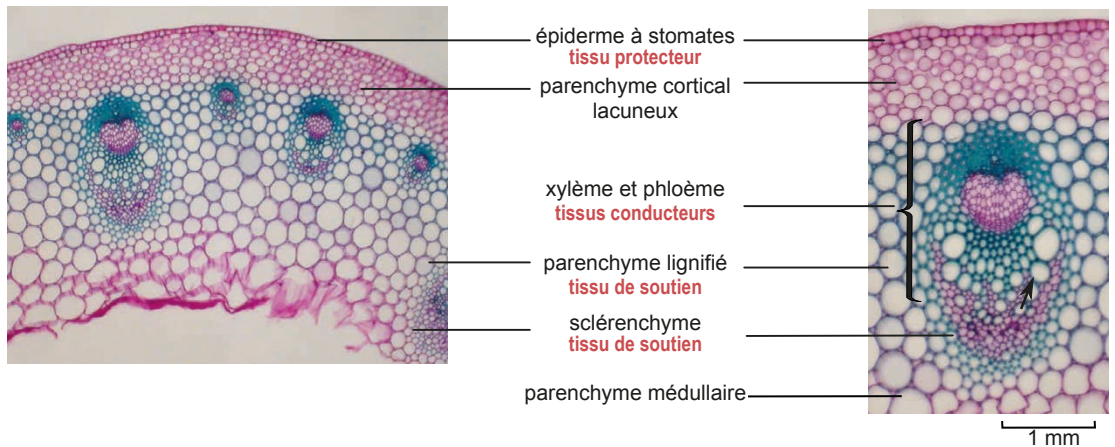


Figure TP5.8 Coupe transversale d'une tige de renoncule (MO, coloration carminover).

Tableau TP5.4 Caractères anatomiques de la tige de renoncule.

Caractères anatomiques	Conclusion
Organe à symétrie radiale	racine ou tige
Présence de tissus de soutien	organe aérien
Xylème à différenciation centrifuge	tige
Xylème et phloème superposés	
Parenchyme médullaire développé (avec lacune centrale ici)	
Faisceaux cribro-vasculaires sur un seul cercle	dicotylédone

3.2 Les feuilles

a) Des surfaces d'échange avec l'atmosphère

Le limbe est la partie aplatie de la feuille, relié à la tige par le pétiole et doté d'un plan de **symétrie bilatérale**. Un limbe foliaire présente un tissu protecteur, l'**épiderme**, à l'interface avec le milieu extérieur. Il autorise les échanges gazeux entre l'atmosphère et le végétal via les **stomates**. Ceux-ci sont souvent plus nombreux sur la **face inférieure (ou dorsale)**, plus abritée (figure TP5.9). La face supérieure (ou ventrale) présente une **cuticule** (revêtement de l'épiderme riche en cires) plus épaisse, limitant la transpiration. Les chambres sous-stomatiques, les méats (espaces intercellulaires) et les lacunes (plus développées sur la face inférieure) sont remplis de gaz et forment un réservoir pour les échanges gazeux photosynthétiques et respiratoires.

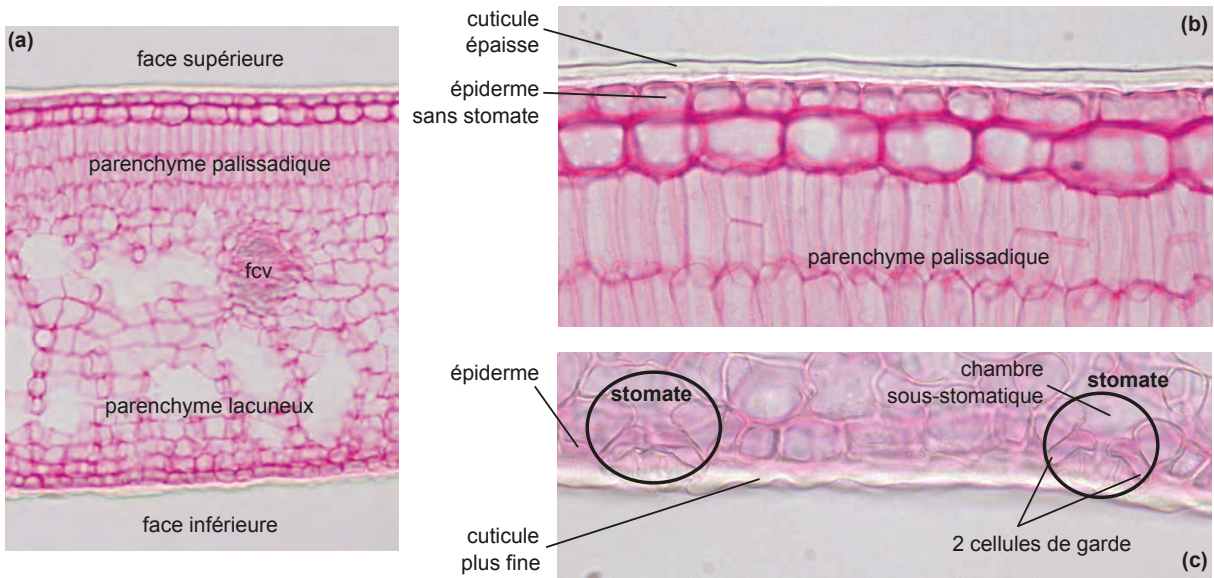


Figure TP5.9 Dissymétrie du limbe de houx.

(a) Coupe transversale (×40) du limbe. (b) face supérieure et (c) face inférieure (×100). fcv = faisceau cribro-vasculaire.

b) Des organes sources

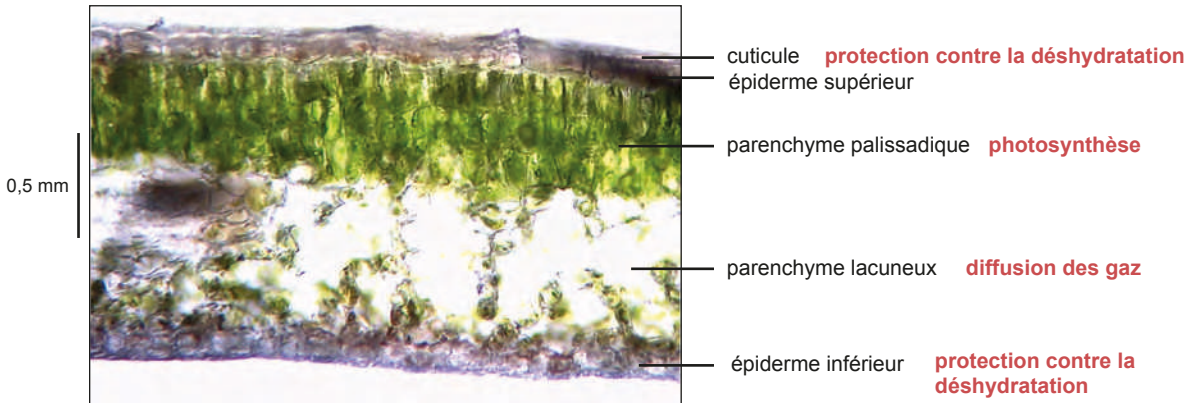


Figure TP5.10 Relations structures-fonctions dans une coupe transversale de limbe de laurier.

En générant un grand rapport de la surface par rapport au volume, la structure d'un limbe favorise les échanges en gaz et la réception de la lumière. De la face supérieure vers la face inférieure, un limbe (figure TP5.10 et tableau TP5.5) est composé :

- d'un **parenchyme chlorophyllien** dont les chloroplastes font la **photosynthèse**. Le parenchyme peut être palissadique et lacuneux (comme sur la figure TP5.10), ou former un mésophylle homogène ;
- des **tissus de soutien** (collenchyme et/ou sclérenchyme) qui rendent la feuille rigide ce qui lui permet d'être plane, forme qui favorise la capture des rayons lumineux ;
- des **tissus conducteurs** chargés d'apporter l'eau et les sels minéraux et d'exporter la matière organique produite ; xylème et phloème sont superposés, constituant un faisceau cribro-vasculaire. Sur des coupes colorées de limbe (figure TP5.11), l'observation des tissus conducteurs dans les nervures permet d'orienter l'organe : le xylème primaire pointe la **face ventrale (ou adaxiale)**, le phloème primaire est du côté **dorsal (ou abaxial)**.
- Les limbes foliaires sont donc des structures adaptées à la photosynthèse et à l'exportation de la matière organique formée.

Tableau TP5.5 Caractères anatomiques du limbe de houx.

Caractères anatomiques	Conclusion
Présence de tissus de soutien	organe aérien
Organe aplati à symétrie bilatérale	limbe de feuille
Mésophylle hétérogène, parenchyme palissadique ventral, parenchyme lacuneux dorsal	dicotylédone
Nervures latérales coupées obliquement	dicotylédone
Cuticule épaisse	vie en milieu sec

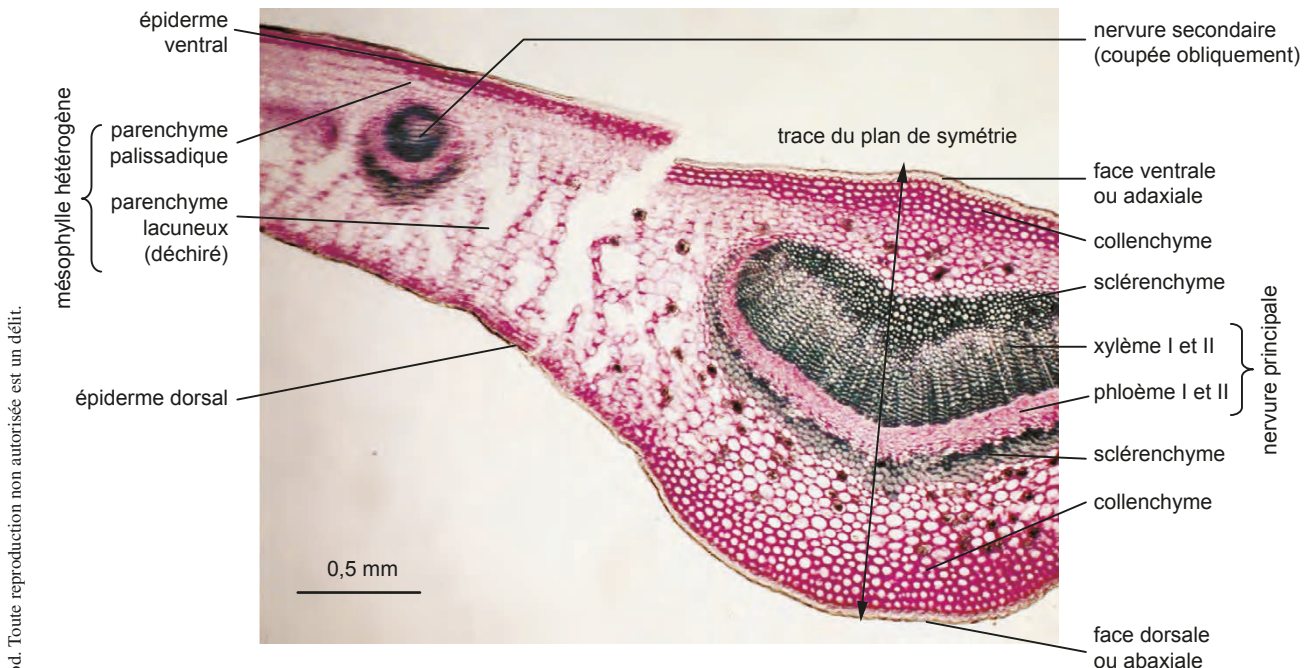


Figure TP5.11 Coupe transversale d'un limbe foliaire de houx coloré au carmin-vert d'iode.

4

Organisation d'une structure de réserve

Une grande partie des angiospermes qui restent en vie pendant l'hiver perd ses feuilles. Au printemps, avant le développement des bourgeons, ces plantes se comportent provisoirement comme des hétérotrophes et utilisent les réserves accumulées avant la mauvaise saison.

Les organes dédiés à la mise en réserve sont souvent souterrains : l'enfouissement contribue à les isoler du froid hivernal. Ils sont **tubérisés** : leur forme courte et massive est liée à l'accumulation des réserves. C'est pourquoi il n'est pas toujours facile de discerner l'origine caulinaire ou racinaire d'un tubercule, organe de réserve ne survivant pas au-delà d'une année.

Le tubercule de pomme de terre ([figure TP5.12](#)) présente à une extrémité une **cicatrice** correspondant à la région qui était rattachée à la plante mère via le stolon et à l'opposé un bourgeon terminal. La surface du liège (« peau » de la pomme de terre) est parsemée de cicatrices foliaires à la base desquelles se trouvent des bourgeons axillaires (œil de la pomme de terre) ; c'est donc une **tige**, c'est un **tubercule caulinaire**. Le plant de pomme de terre, dont l'appareil végétatif aérien est herbacé, présente les caractères d'une plante vivace car il survit aux hivers grâce à ses tubercules souterrains successifs qui assurent une reproduction asexuée.

En réalisant un **frottis** en raclant le parenchyme médullaire puis en montant l'échantillon dans de l'eau iodée, il est possible d'observer des amyloplastes ([figure TP5.12](#)) riches en amidon.

Tous les types d'organes végétatifs sont susceptibles de participer à la mise en réserve au sein du végétal. Les réserves sont de natures variées (molécules organiques, eau, gaz). Elles sont stockées dans des parenchymes.

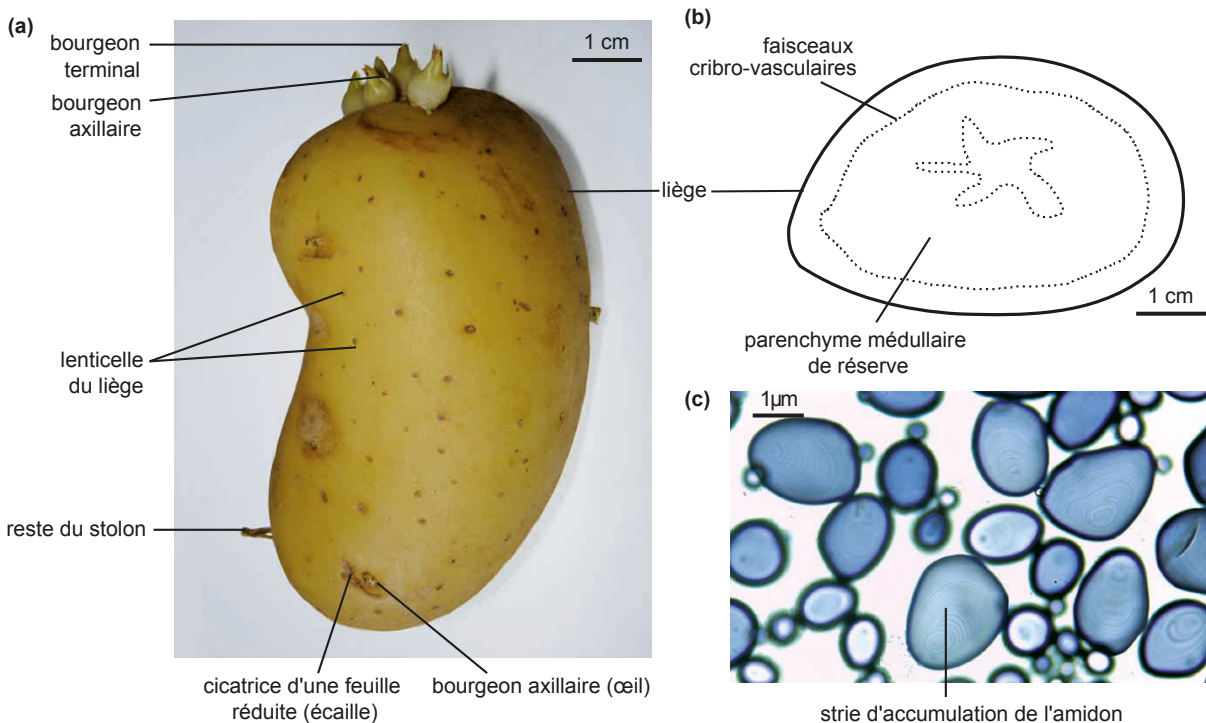


Figure TP5.12 (a) Vue d'ensemble d'un tubercule de pomme de terre (b) coupe transversale ; (c) observation des amyloplastes du parenchyme de réserve.

S'entraîner

- 1 Légendez les deux coupes présentées figure TP5.13 et mettez en relation avec le rôle de chacune d'elles.

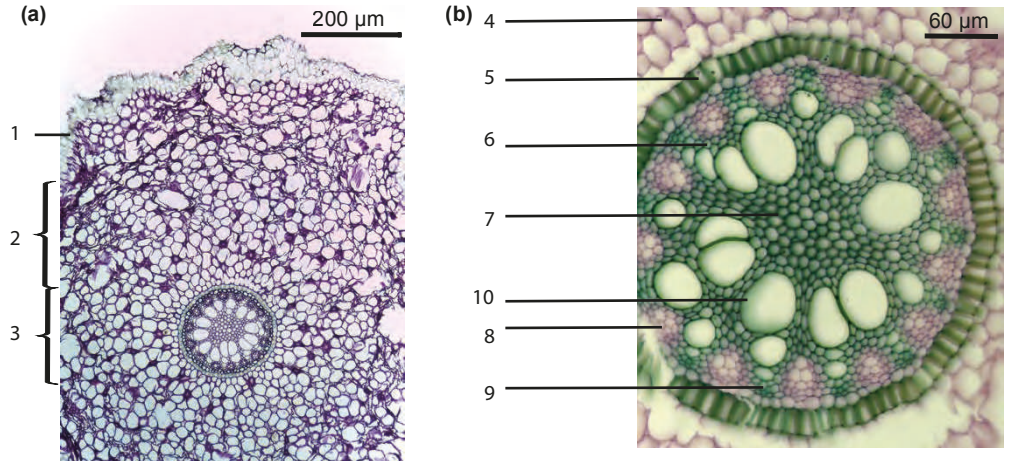


Figure TP5.13 Coupe transversale dans une racine d'iris.

- 2 À l'aide du tableau TP5.6, réalisez un schéma en figurés conventionnels de la coupe de la figure TP5.5.

Tableau TP5.6 Figurés conventionnels des tissus.

Tissus	Figuré correspondant
Épiderme, méristèmes, parenchyme	Pas de figuré conventionnel : le tissu est délimité par un trait mais aucun symbole ne doit être apposé
Xylème primaire	métaxylème → ▽ protoxylème → ▽
Phloème primaire	▢ (pointillés)
Collenchyme	▢ (+ + +)
Sclérenchyme	▢ (croix)
Endoderme	▢ (vagues) ▢ (points)

La cellule dans son environnement

OBJECTIFS DU PROGRAMME

Savoirs visés

L'état pluricellulaire peut être décrit à différentes échelles (tissu, organe, appareil et individu). **chap. 5, § 1**

Les jonctions et les interactions cellule-matrice participent à la cohésion et à la communication entre cellules animales. **chap. 5, § 3 et Zoom 4**

Pour les Angiospermes, ces fonctions sont assurées par la paroi et les plasmodesmes. **chap. 5, § 3 et Zoom 3**

Les matrices extracellulaires présentent une structure en réseau dont l'organisation et la composition varient en fonction des organismes et des tissus. **chap. 5, § 2**

Certaines cellules d'un organisme pluricellulaire interagissent avec d'autres organismes. **chap. 5, § 5 et Zoom 5**

Organisation fonctionnelle de la cellule eucaryote. **chap. 6, § 1** ; d'une bactérie. **chap. 6, § 2**

Les cellules possèdent un squelette interne dynamique : le cytosquelette. Chez les cellules eucaryotes, il est constitué de trois catégories de structures protéiques fibreuses. **chap. 6, § 3**

Les propriétés de la membrane reposent sur son organisation. **chap. 7, § 1**

L'eau, les solutés neutres ou chargés et les gaz dissous peuvent traverser les membranes. Ces échanges transmembranaires sont régis par les différences de potentiel électrochimique, modélisés par des lois physiques. La cinétique des flux transmembranaires peut être linéaire (diffusion simple) ou hyperbolique (diffusion facilitée par un transporteur). **chap. 7, § 2**

La perméabilité de la membrane dépend des propriétés de la substance chimique considérée et de celles de la membrane. **chap. 7, § 3**

Les transferts de matière entre les compartiments sont réalisés par l'intermédiaire de vésicules (endocytose et exocytose). Le transport et le guidage des vésicules mettent en jeu le cytosquelette. **chap. 7, § 4**

Capacités exigibles

– Comparer les techniques de microscopie. **chap. 5, Zoom 1**

– Évaluer les dimensions d'une structure observée ; réaliser des colorations afin de mettre en évidence les structures cellulaires au microscope ; identifier les ultrastructures cellulaires et les jonctions intercellulaires sur des clichés de microscopie électronique. **TP 6, § 1**

– Schématiser l'organisation moléculaire des matrices extracellulaires et celle d'une paroi pecto-cellulosique. **chap. 5, Zoom 2**

– Identifier les partenaires d'une association interspécifique impliquant des microorganismes par observation microscopique. **TP 6, § 3**

– Réaliser une coloration de Gram. **TP 6, § 2**

– Illustrer les rôles du cytosquelette. **chap. 6, Zoom 4**

– Argumenter l'existence de trois types de flux (matière, énergie et information) ; illustrer la coopération fonctionnelle entre les compartiments. **chap. 6, § 1.3, Zoom 3**

– Argumenter le modèle de mosaïque fluide à l'aide de résultats expérimentaux. **chap. 7, Zoom 1**

– Exploiter la notion de potentiel électrochimique **chap. 7, Zoom 2**, celle de potentiel hydrique **chap. 7, § 2.2a** ; la relation de Nernst **chap. 7, Zoom 2** ; la loi de Fick **chap. 7, § 2.3a**

– Relier les caractéristiques des protéines membranaires (canal, transporteur) aux modalités d'échange et les échanges présentés à leurs fonctions biologiques. **chap. 7, Zoom 3**

– Relier l'inégale répartition des ions et les flux transmembranaires à l'existence d'un potentiel de membrane. **chap. 7, § 2.4**

– Relier les échanges présentés à leurs fonctions biologiques. **chap. 7, Zoom 4**