



CHAPITRE 37

Transport dans les plantes

Aperçu du chapitre

- 37.1 Les mécanismes du transport
- 37.2 L'absorption d'eau et de minéraux
- 37.3 Le transport par le xylème
- 37.4 L'intensité de la transpiration
- 37.5 Les réponses au stress hydrique
- 37.6 Le transport par le phloème

Introduction

Les plantes terrestres sont confrontées à deux défis majeurs : maintenir un équilibre hydrique et minéral d'une part, assurer un soutien structural suffisant pour une croissance en hauteur. Le système conducteur transporte l'eau, les minéraux et les molécules organiques sur de grandes distances. Alors que dans les arbres la croissance secondaire des tissus conducteurs permet d'atteindre des hauteurs considérables, ce sont les équilibres hydriques qui assurent le port érigé des plantes herbacées. Le présent chapitre traite la manière dont l'eau, les minéraux et les composés organiques se déplacent entre les racines et les tiges feuillées, tant des petites que des grandes plantes.

37.1 Les mécanismes du transport

Objectifs

1. Prévoir la direction du mouvement de l'eau sur base du potentiel hydrique
2. Calculer le potentiel hydrique d'une cellule

Comment l'eau se déplace-t-elle des racines jusqu'au sommet d'arbres géants ? Cette question a suscité la curiosité de nombreux chercheurs. Les plantes ne disposent pas de tissus musculaires ni d'un système circulatoire pompant les fluides dans l'ensemble de leur organisme. L'eau migre cependant dans la plante via a) les espaces situés entre les membranes plasmiques de cellules voisines, b) les plasmodesmes (des connexions entre cytoplasmes), c) les membranes plasmiques et d) les éléments interconnectés du xylème qui s'étendent dans toute la plante (figure 37.1). L'eau pénètre d'abord dans les racines, où elle aboutit au xylème, le plus interne des tissus conducteurs des plantes. Elle monte ensuite dans le xylème en vertu d'une combinaison de facteurs. La majeure fraction de cette eau quitte enfin la plante via les stomates des feuilles (figure 37.2).

Des changements locaux aboutissent à l'ascension de matériel sur de longues distances

C'est dans le xylème que les molécules d'eau et les minéraux dissous parcourent les plus grandes distances. L'eau se déplace à travers les membranes plasmiques des cellules des racines, dans la stèle et le xylème. C'est ainsi par exemple que lorsque de l'eau entre dans le xylème d'un séquoia, elle peut s'y déplacer vers le haut sur une distance de cent mètres (voir figure 37.2). L'essentiel de la force impliquée est une aspiration vers le haut causée par la **transpiration** (l'évaporation) d'eau au niveau des stomates. Ceci est possible grâce à la cohésion des molécules d'eau entre elles et à leur adhérence aux parois des trachéides et des

vaisseaux. Il en résulte une colonne de liquide remarquablement stable atteignant des hauteurs considérables.

Le phloème est aussi le siège de transport sur de longues distances, dont il sera question dans la suite du chapitre (section 37.6). Contrairement au transport xylémien, dont le transport est unidirectionnel, le transport phloémien est bidirectionnel (figure 37.2).

Les aquaporines accélèrent l'osmose

Si l'on plonge une cellule végétale dans l'eau, la concentration en solutés dans la cellule est supérieure à celle du milieu extérieur et de l'eau entre dans la cellule par un mécanisme dénommé **osmose**, comme déjà décrit au chapitre 5 à propos des membranes. La vitesse de déplacement d'eau par osmose est cependant limitée.

Les scientifiques ont longtemps été surpris par l'observation que le déplacement de l'eau est plus rapide que ce que permettrait l'osmose seule. On sait maintenant que c'est la présence d'aquaporines, canaux à eau des membranes décrits au chapitre 5, qui rend compte de ce phénomène (voir figure 37.3). On trouve des aquaporines aussi bien chez les animaux que chez les végétaux ; chez ces derniers elles sont présentes dans les membranes plasmiques et dans les tonoplastes, où elles assurent le transport en masse de l'eau.

On connaît plus de 30 gènes codant pour l'aquaporine dans *Arabidopsis*. Les aquaporines accélèrent le mouvement de l'eau mais ne modifient pas la direction du mouvement ; elles sont importantes pour maintenir l'équilibre hydrique dans la cellule et pour assurer le flux dans le xylème.

Le potentiel hydrique et les gradients de pression sont à la base de notre compréhension des transports locaux et à longue distance dans les plantes. Les sections suivantes de ce chapitre explorent plus en détail le transport dans et entre les divers tissus et organes de la plante.

Le potentiel hydrique régule le mouvement de l'eau dans la plante

Les botanistes expliquent les forces agissant sur l'eau dans la plante en termes de potentiel. Le *potentiel* est une façon de représenter l'énergie libre (le potentiel d'effectuer un travail ; voir chapitre 5). Le potentiel hydrique, symbolisé par la lettre grecque Ψ affectée de l'indice w (Ψ_w), sert à prédire la direction du mouvement de l'eau. Il suffit de se souvenir

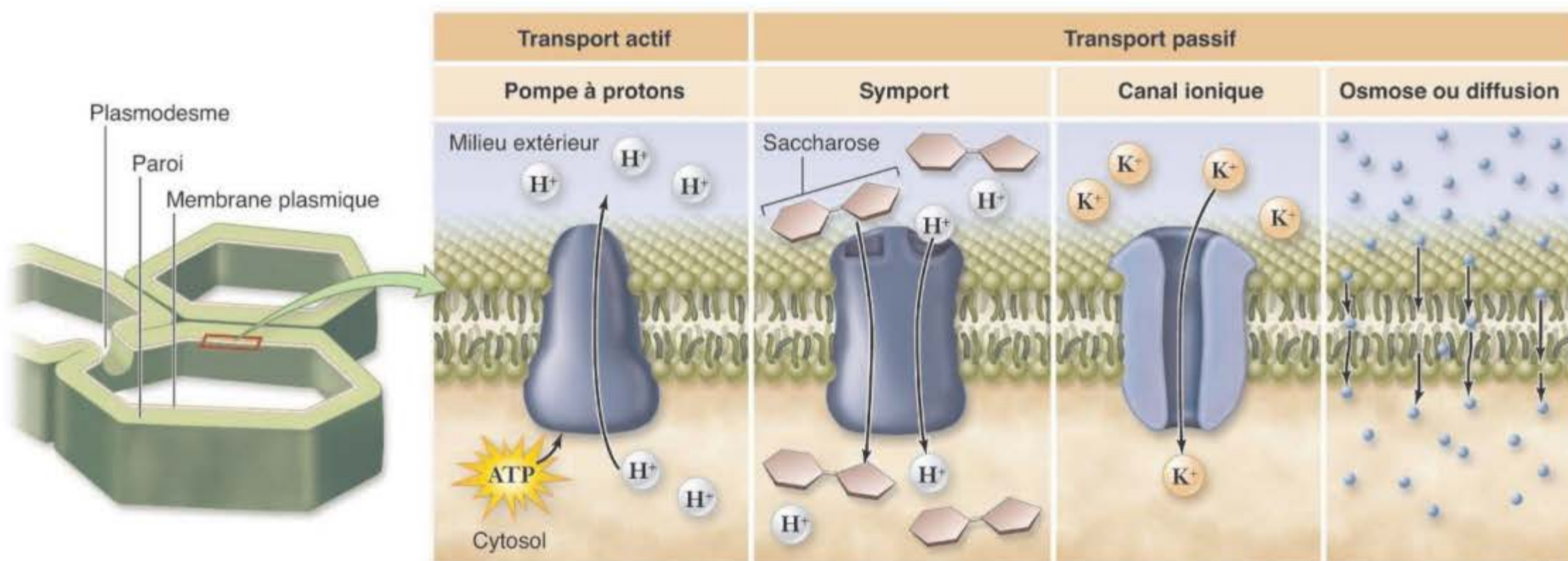


Figure 37.1 Transport entre cellules. L'eau, les minéraux et des molécules organiques peuvent diffuser à travers les membranes, être transportés activement ou passivement par des transporteurs membranaires ou passer par les plasmodesmes. Les détails du transport membranaire sont décrits au chapitre 5.

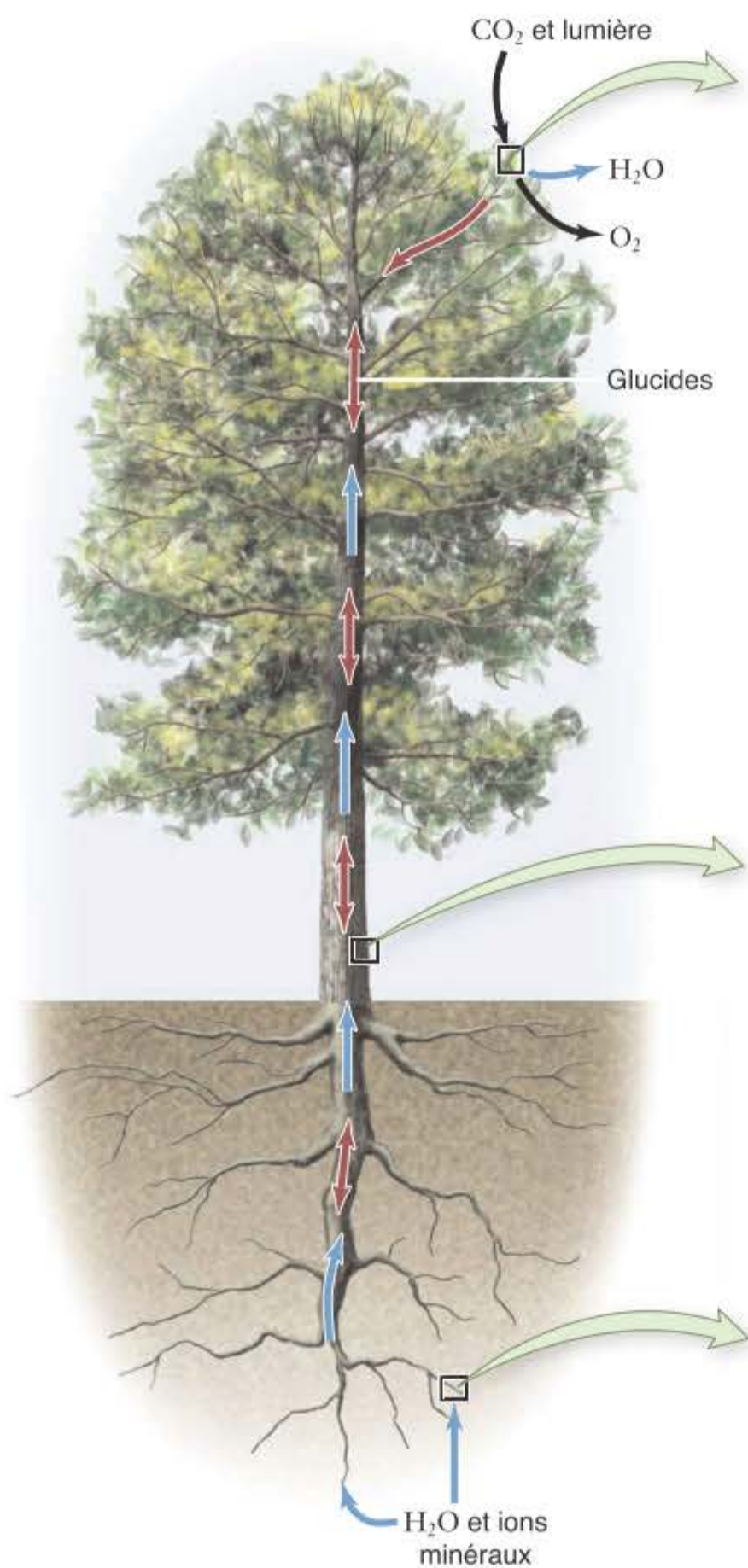
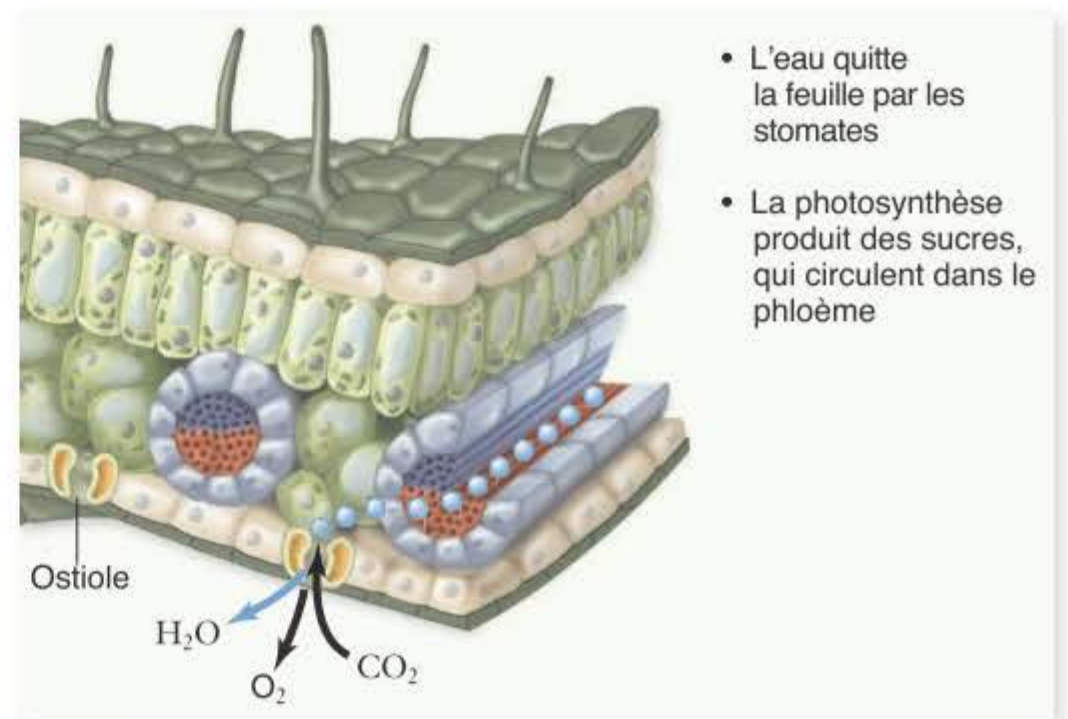


Figure 37.2 Les mouvements des ions minéraux dans la plante sont unidirectionnels tandis que ceux des glucides sont bidirectionnels.

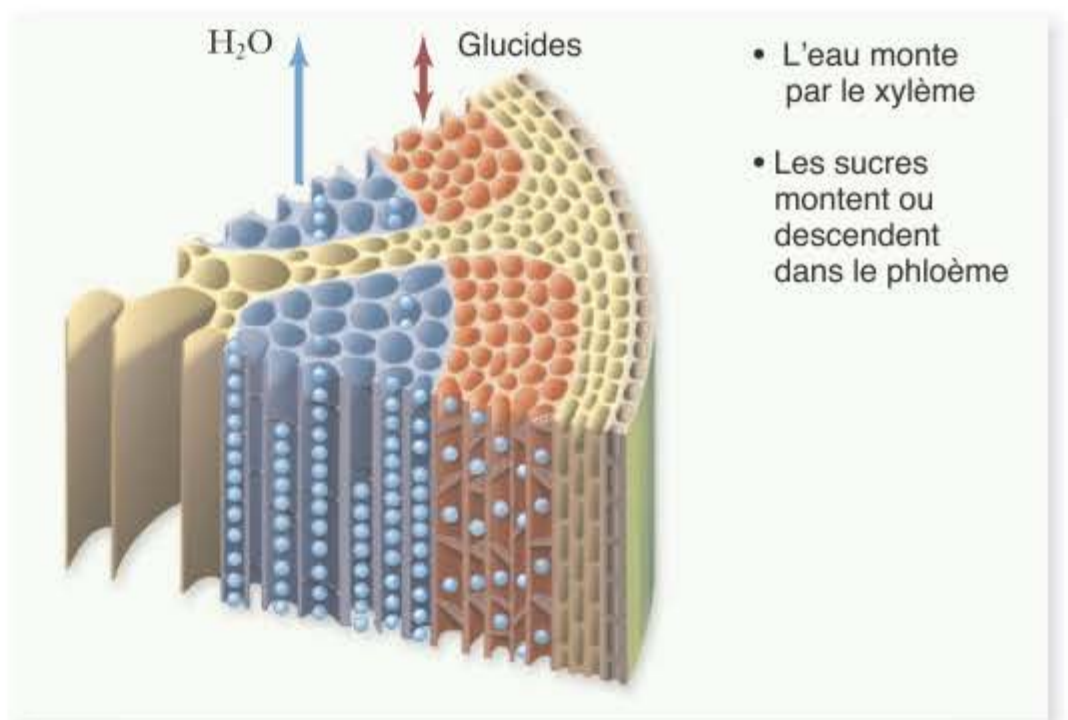
que l'eau se dirige d'une cellule ou d'une solution à potentiel hydrique élevé vers une cellule ou une solution à potentiel hydrique faible. Le potentiel hydrique se mesure en unité de pression, le **mégapascal (MPa)**. Ouvert complètement, un robinet de cuisine ou de salle de bain développe une pression située entre 0,2 et 0,3 MPa.

Potentiel hydrique et turgescence des cellules

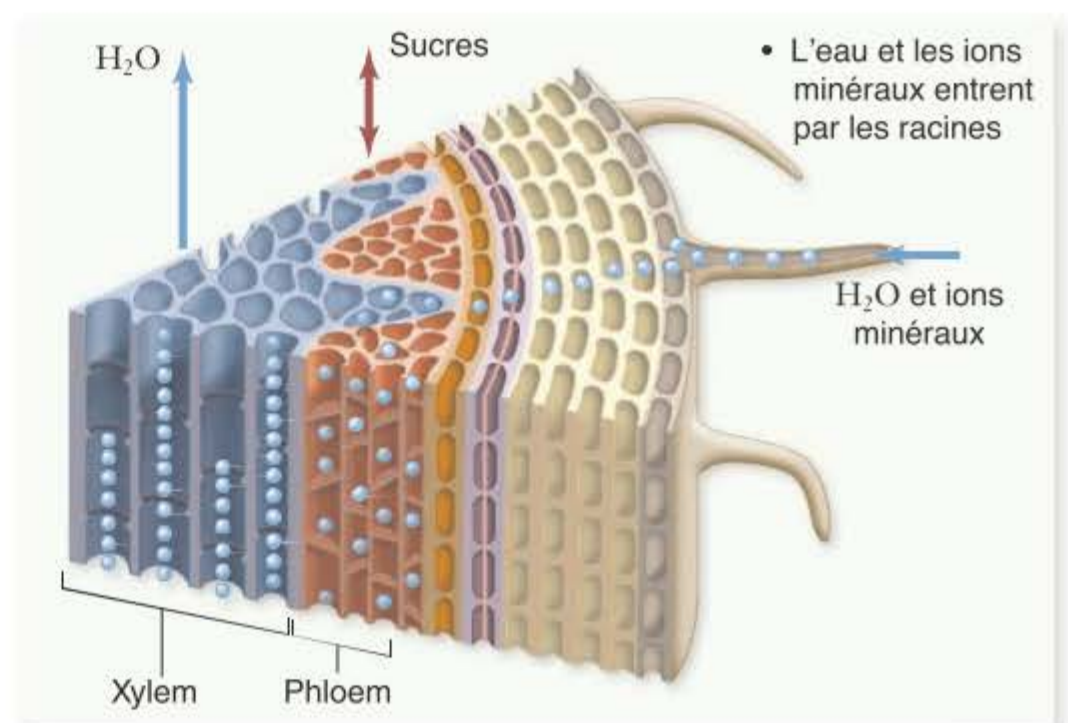
Le gonflement d'une cellule végétale plongée dans une solution de c_w supérieur à celui de la cellule est limité par la paroi. La cellule gonfle et



- L'eau quitte la feuille par les stomates
- La photosynthèse produit des sucres, qui circulent dans le phloème



- L'eau monte par le xylème
- Les sucres montent ou descendent dans le phloème



- L'eau et les ions minéraux entrent par les racines

exerce une pression sur sa paroi, en raison de l'augmentation de la pression de *turgescence*. Inversement, si une cellule est plongée dans une solution concentrée, de saccharose par exemple, de l'eau quitte la cellule et la pression de turgescence chute. La membrane plasmique s'écarte de la paroi en se contractant, phénomène dénommé **plasmolyse** ; si la cellule perd trop d'eau, elle meurt. Il suffit d'un léger changement de volume cellulaire pour entraîner des changements importants de pression de turgescence ; lorsque celle-ci devient nulle, la plupart des plantes fanent.

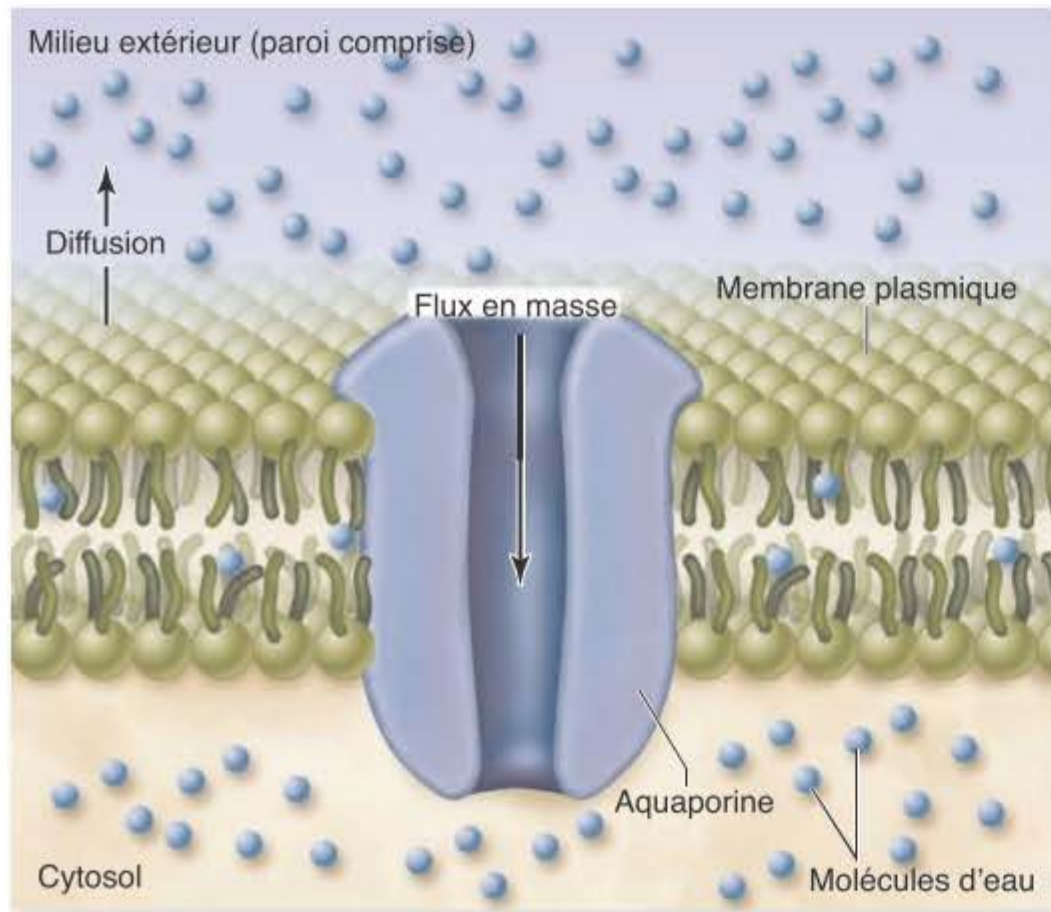


Figure 37.3 Les aquaporines. Les aquaporines sont des pores de la membrane sélectifs pour l'eau ; elles accélèrent l'osmose en permettant un flux en masse de l'eau à travers la membrane. Elles ne modifient pas la direction du mouvement.

Calcul du potentiel hydrique

On peut prédire le changement de pression de turgescence en calculant les potentiels hydriques d'une cellule et de la solution dans laquelle elle baigne. Le potentiel hydrique a deux composantes : (1) des forces physiques, telles qu'une pression sur une paroi cellulaire végétale ou la pesanteur et (2) la concentration en soluté de chaque solution (figure 37.4a). L'eau se déplace toujours, par osmose, dans la direction du potentiel hydrique le plus faible. De la même manière une chute d'eau se dirige toujours de haut en bas, le principal facteur intervenant étant la gravité : le potentiel hydrique à la base de la chute est plus faible qu'à son sommet.

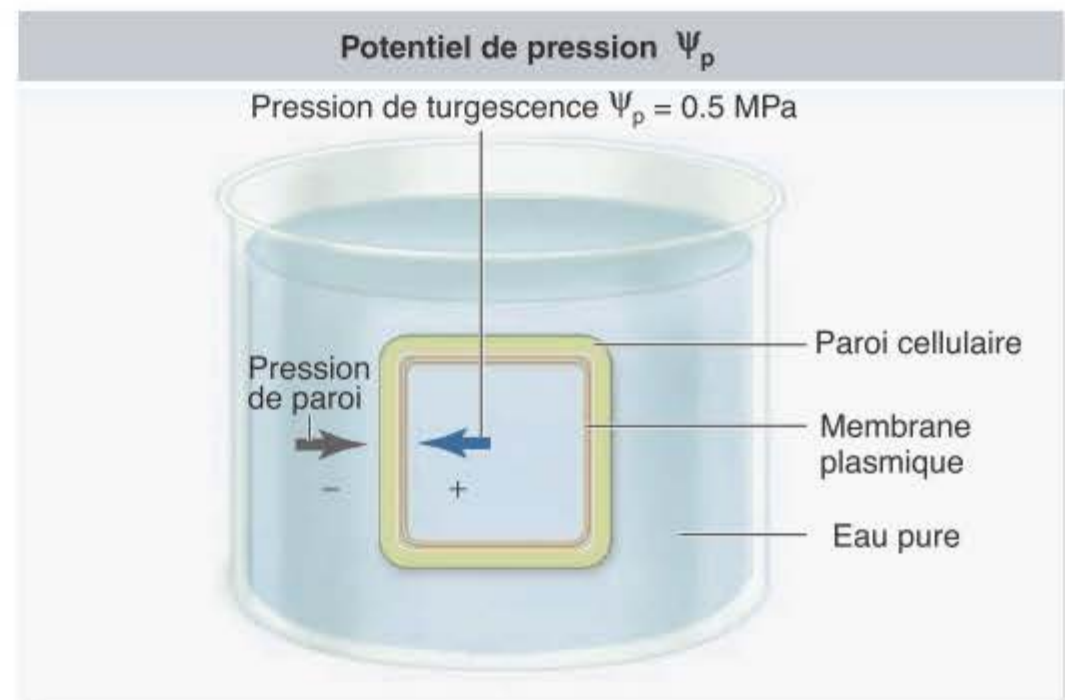
Commençons par les forces physiques. La contribution de la gravité dans le potentiel hydrique au niveau de la cellule est si faible qu'elle n'est généralement pas incluse dans les calculs, sauf lorsqu'il s'agit de très grands arbres. La pression de turgescence, qui résulte de la pression exercée sur la paroi, est désignée **potentiel de pression** (Ψ_p). Lorsque la pression de turgescence augmente, Ψ_p augmente. Un verre d'eau contenant du saccharose dissous n'est cependant pas enfermé dans une membrane ou une paroi ; des solutions qui ne sont pas enfermées dans une membrane ne peuvent présenter de pression de turgescence, la valeur de leur Ψ_p est toujours de 0 MPa.

Le potentiel hydrique est aussi dépendant de la concentration en solutés, désignée **potentiel de soluté** ou **potentiel osmotique** (Ψ_s). L'eau pure a un potentiel osmotique nul. Lorsque la concentration en soluté d'une solution augmente, son Ψ_s diminue (MPa < 0, figure 37.4b). L'addition de soluté a pour effet de lier des molécules d'eau aux molécules de soluté ; le nombre de molécules d'eau libres diminue donc, ce qui diminue le potentiel hydrique. Plus une solution est concentrée, plus son Ψ_s est négatif.

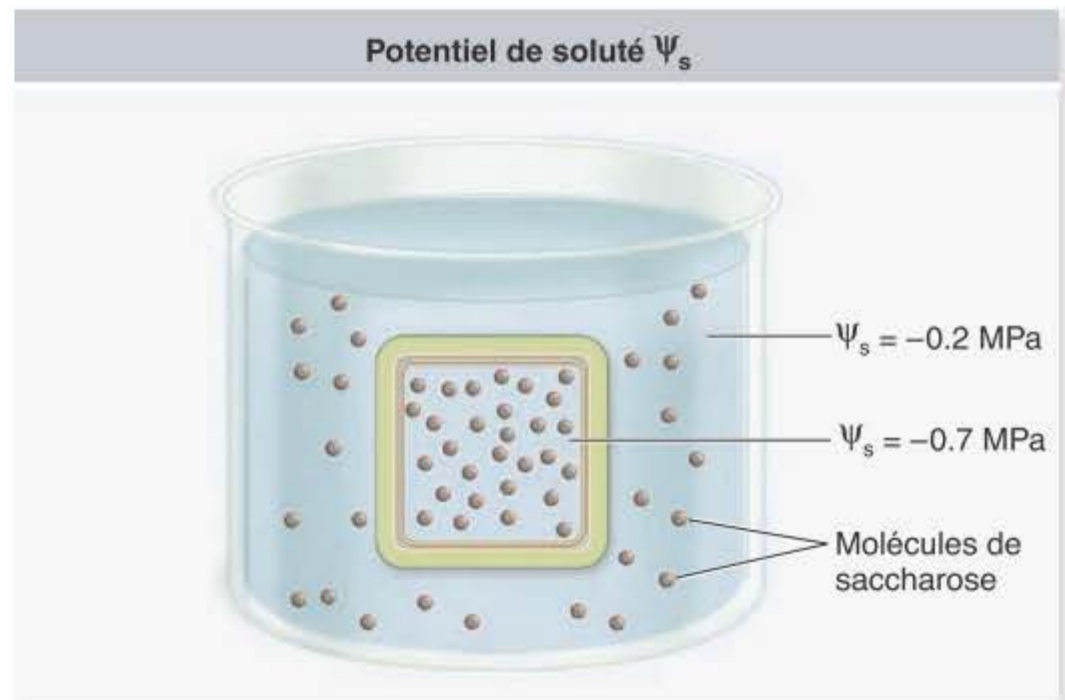
Le **potentiel hydrique** (Ψ_w) d'une cellule végétale est la somme de son potentiel de pression (Ψ_p) et de son potentiel de soluté (Ψ_s) ; il représente l'énergie potentielle totale de l'eau dans la cellule :

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$$

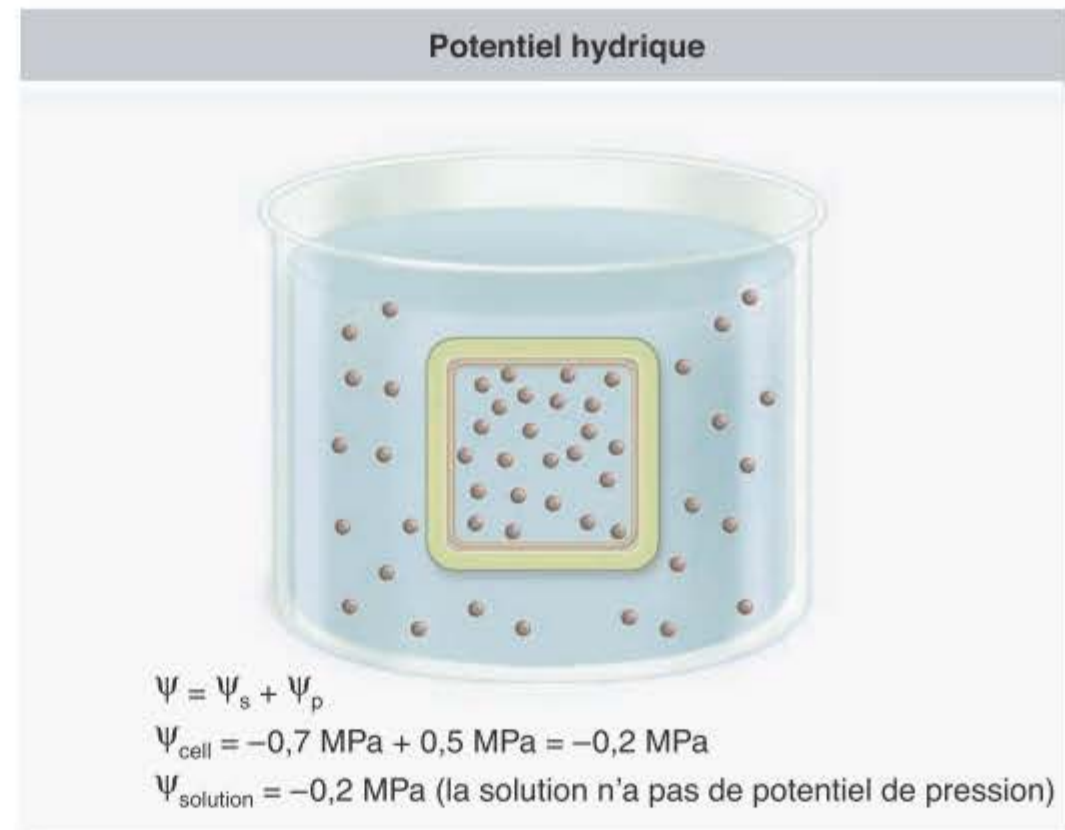
Lorsque le Ψ_w à l'intérieur de la cellule égale celui de la solution externe, il n'y a pas de mouvement net d'eau (figure 37.4c). Lorsque les Ψ_w



a.



b.



c.

Figure 37.4 Détermination du potentiel hydrique. a. La paroi cellulaire exerce une pression dans une direction opposée à celle de la pression de turgescence. b. En se basant sur les potentiels de soluté indiqués, prédire la direction du mouvement d'eau. c. Le potentiel hydrique est la somme de Ψ_s et de Ψ_p . Puisque le potentiel hydrique à l'intérieur de la cellule égale celui de la solution, il n'y a pas de mouvement net de l'eau.

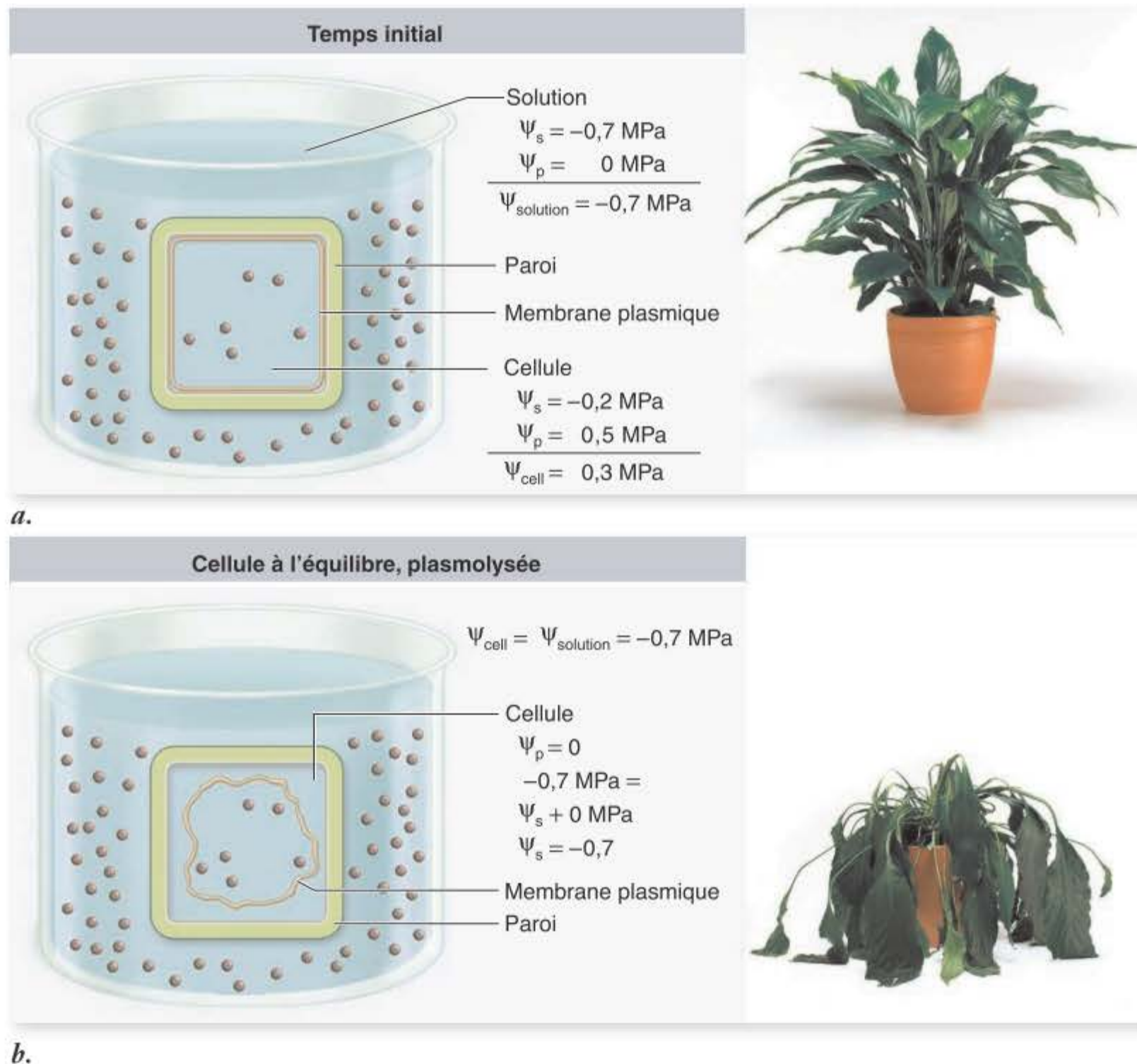


Figure 37.5 Potentiel hydrique à l'équilibre. *a.* Initialement, cette cellule avait un Ψ_w plus élevé que celui de la solution l'entourant. *b.* À l'équilibre osmotique, le Ψ_w de la cellule et celui de la solution sont les mêmes. Si on convient que la cellule baigne dans un très grand volume de solution, dont la concentration est quasi constante, le Ψ_w final de la cellule serait donc égal au Ψ_w initial de la solution. Lorsqu'une cellule est plasmolysée, son $\Psi_p = 0$. Lorsque la cellule perd de l'eau, le cytosol se concentre.

différent, l'eau a tendance à migrer dans la direction qui mènera à l'équilibre, c'est-à-dire où les deux compartiments auront le même Ψ_w (figure 37.5). Les valeurs de Ψ_p et de Ψ_s de la cellule et de la solution peuvent être différentes mais leur somme (Ψ_w) doit être la même.



Analyse de données Quelles seraient les valeurs, à l'équilibre, de Ψ_w , Ψ_p et Ψ_s de la cellule représentée à la figure 37.5a si elle avait été placée dans une solution dont le Ψ_s était de $-0,5$?

Synthèse 37.1

La turgescence des cellules végétales est déterminée par la direction de l'osmose, qui peut être prédite sur base des potentiels hydriques de la cellule et de la solution extérieure. Le potentiel hydrique est la somme du potentiel de pression et du potentiel de soluté ; l'eau se déplace d'une région à haut potentiel hydrique vers une région à potentiel plus faible.

- Expliquer comment la pression physique et la concentration en solutés contribuent au potentiel hydrique.

37.2 Absorption d'eau et de minéraux

Objectifs

1. Comparer les trois voies de transport de l'eau dans la plante
2. Décrire la fonction du cadre de Caspary

La majeure fraction de l'eau absorbée par la plante y pénètre par les poils absorbants (figures 37.6 et 37.7). On a vu, au chapitre 36, que les poils absorbants sont des extensions des cellules rhizodermiques situées juste sous l'apex de la racine.

Dans de nombreuses espèces, la surface d'absorption d'eau et d'ions minéraux est encore accrue par l'interaction de la plante avec des champignons mycorhiziens. Ces champignons étendent la surface d'absorption de la racine bien au-delà des poils absorbants ; ils sont particulièrement utiles à l'absorption du phosphore du sol. Les mycorhizes sont considérées plus en détail au chapitre 32.

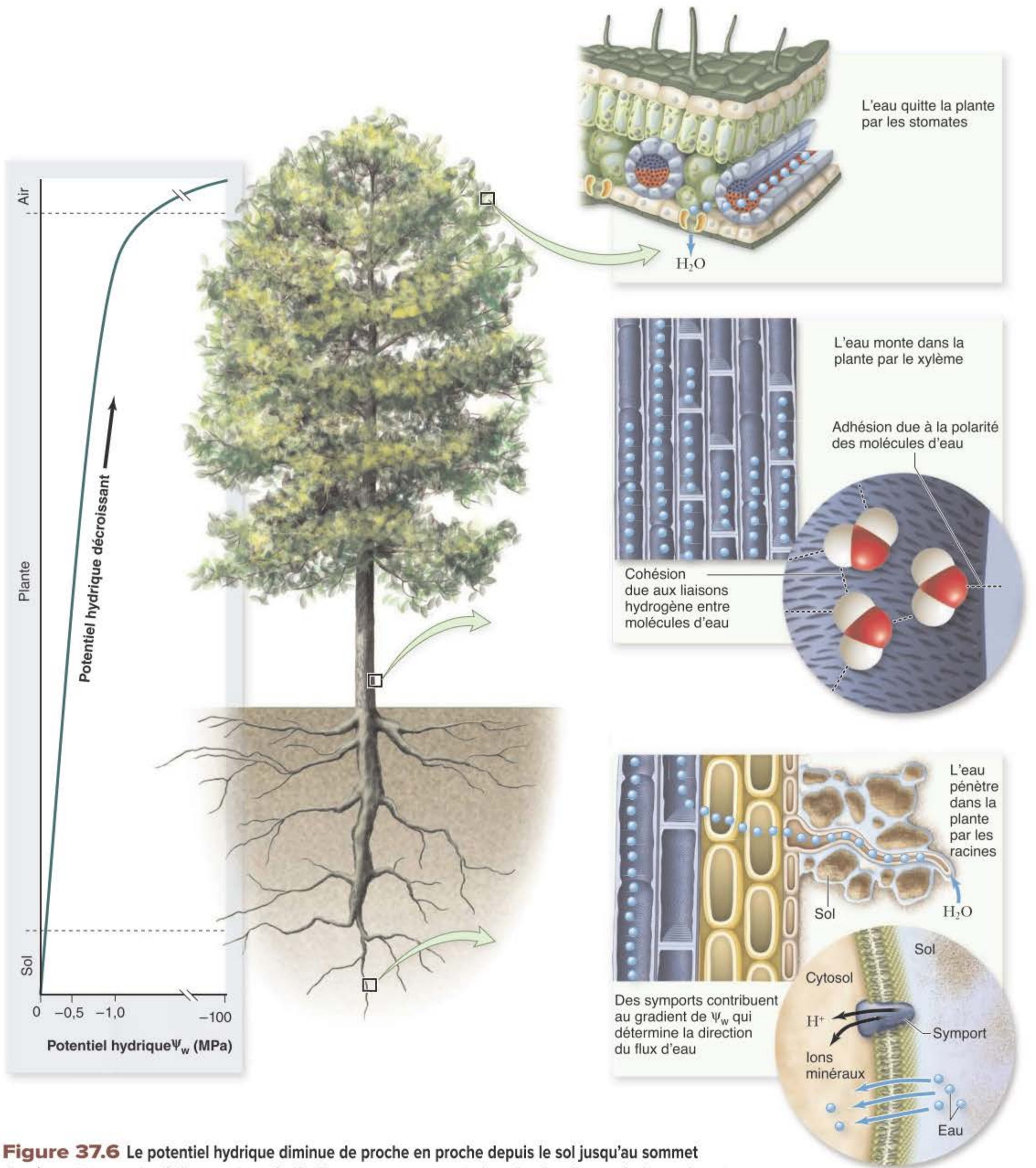


Figure 37.6 Le potentiel hydrique diminue de proche en proche depuis le sol jusqu'au sommet des tiges. L'évaporation de l'eau au niveau des feuilles provoque une montée d'eau dans le xylème et finalement l'entrée d'eau dans les racines. Le potentiel hydrique chute sensiblement dans les feuilles en raison de la transpiration.



Figure 37.7 L'eau et les ions minéraux pénètrent dans la racine par les poils absorbants.

Une fois absorbés par les poils absorbants, l'eau et les ions minéraux doivent traverser des assises de cellules avant d'atteindre les tissus conducteurs ; ils entrent alors dans le xylème où ils sont transportés dans toute la plante.

Trois voies de migration de cellule en cellule sont disponibles

L'eau et les minéraux peuvent suivre trois voies pour atteindre le xylème dans la racine (figure 38.8). La **voie de l'apoplasme** est constituée des parois et des espaces intercellulaires ; cette voie évite le transport membranaire. La **voie du symplasma** est constituée de l'ensemble des cytoplasmes connectés par les plasmodesmes ; dès que des molécules se trouvent à l'intérieur d'une cellule, elles ont accès aux autres cellules par les plasmodesmes, sans donc devoir traverser une nouvelle fois une membrane. La **voie transmembranaire** enfin, comporte le passage à travers des membranes plasmiques et parfois à travers le tonoplaste dans les cellules ; c'est cette voie qui exerce un contrôle des entrées et sorties de substances. Ces trois voies ne sont pas exclusives,

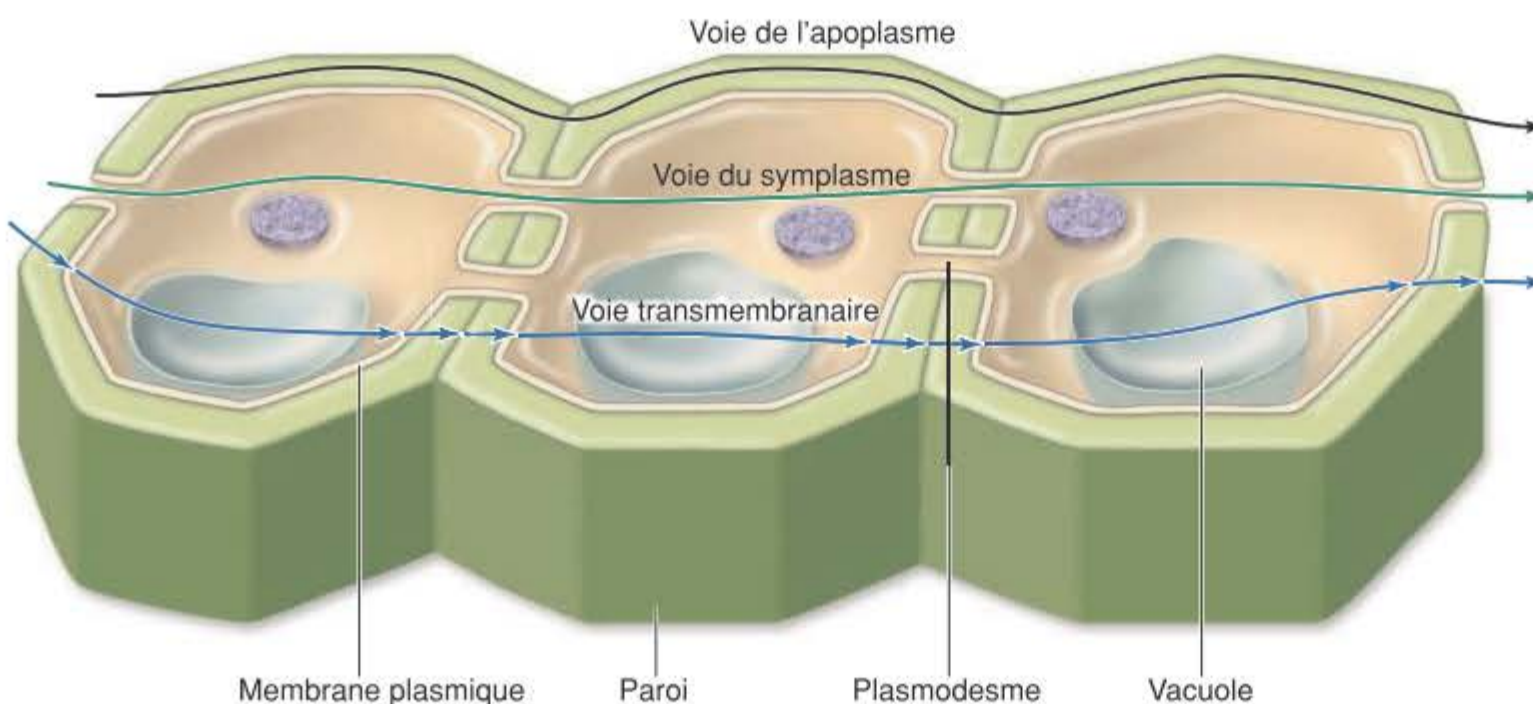


Figure 37.8 Voies de transport entre les cellules.

et des molécules peuvent modifier leur parcours depuis le poil absorbant jusqu'à l'endoderme.

? **Question** Quelle est la voie la plus rapide pour la migration de l'eau ? Est-elle toujours la meilleure voie de migration des sels minéraux ?

Le transport à travers l'endoderme est sélectif

Dans leur pérégrination vers le centre de la racine, les molécules finissent par atteindre l'endoderme, où tout passage par les parois est impossible à cause du cadre de Caspary. On a vu au chapitre 36 que toutes les parois communes des cellules de l'endoderme sont imprégnées de subérine, matériau imperméable à l'eau (figure 37.9). Pour atteindre le xylème, les molécules doivent donc nécessairement traverser la membrane plasmique et le cytoplasme des cellules de l'endoderme. Par sa structure spécifique, l'endoderme contrôle le flux d'eau et d'ions minéraux vers le xylème, régulant ainsi le potentiel hydrique et limitant le retour de l'eau vers le sol.

La concentration ionique de l'eau du sol est habituellement beaucoup plus faible que celle de la plante ; l'augmentation de concentration des ions dans la stèle est assurée par un transport actif au niveau de l'endoderme. La membrane plasmique des cellules d'endoderme contient divers canaux protéiques par lesquels des pompes à protons transportent des ions spécifiques, à l'encontre de leur gradient de concentration (voir figure 37.1). Arrivés dans la stèle conductrice, les ions, qui sont des nutriments pour les plantes, sont transportés dans leurs divers organes par le xylème.

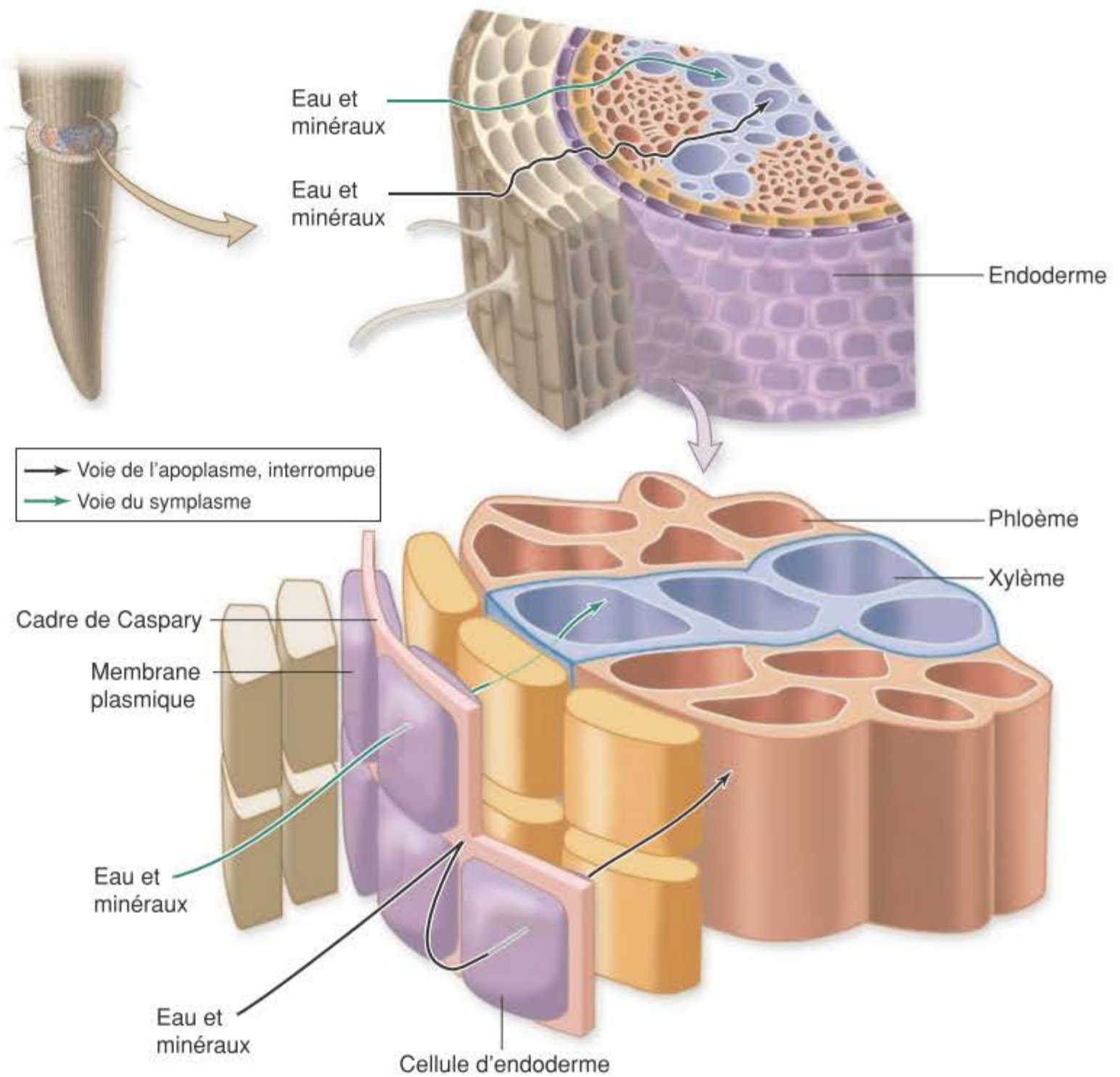
Synthèse 37.2

C'est essentiellement au niveau de la région pilifère que l'eau et les minéraux passent du sol dans la plante. Les trois voies de transport de l'eau sont la voie de l'apoplasme (parois et espaces intercellulaires), la voie du symplasma (cytoplasmes interconnectés par les plasmodesmes) et la voie transmembranaire (traversant les membranes plasmiques et éventuellement les tonoplastes). Le cadre de Caspary oblige l'eau et les ions minéraux à traverser la membrane plasmique des cellules de l'endoderme, ce qui permet un contrôle sélectif.

- *Laquelle des trois voies de transport de l'eau à travers l'endoderme est-elle bloquée par le cadre de Caspary ?*

Figure 37.9 Les voies de transport des ions minéraux.

Les minéraux sont absorbés à la surface de la racine. Pour atteindre le cortex, ils peuvent entrer directement dans un cytoplasme en traversant une membrane plasmique et poursuivre leur route de cytoplasme en cytoplasme via les plasmodesmes. Une autre possibilité est de circuler par les parois et les espaces intercellulaires ; dans ce cas cependant, la poursuite de leur migration via l'apoplasme est bloquée par le cadre de Caspary ; ils doivent donc traverser la membrane plasmique des cellules d'endoderme pour atteindre le xylème.



37.3 Le transport par le xylème

Objectifs

1. Analyser les effets du potentiel hydrique sur le transport de l'eau dans le xylème
2. Expliquer comment les propriétés de l'eau augmentent la transpiration

La solution aqueuse qui traverse les membranes de l'endoderme entre dans les cellules du xylème ; lorsque les ions sont ainsi pompés activement dans la stèle ou déplacés par diffusion facilitée, leur présence y diminue le potentiel hydrique. L'eau se déplace alors dans la plante par osmose, ce qui provoque une augmentation de la pression de turgescence.

La pression racinaire est indépendante de la transpiration

La pression racinaire, souvent présente même la nuit, à des moments où la transpiration est faible ou nulle au niveau des feuilles, est causée par l'accumulation d'ions dans la racine. Cette accumulation entraîne une augmentation de la concentration en ions qui, à son tour, provoque une

augmentation de l'absorption osmotique d'eau par les poils absorbants. Le transport d'ions décroît le Ψ_s de la racine. Il en résulte une montée d'eau dans le xylème malgré l'absence de transpiration.

Dans certaines circonstances, la pression racinaire est si forte que de l'eau suinte d'une souche d'arbre fraîchement abattu pendant des heures ou même des jours. Quand la pression racinaire est très élevée elle peut forcer l'eau jusqu'aux feuilles, qu'elle quitte sous forme liquide par un processus dénommé **guttation** ; celle-ci n'est pas capable d'amener l'eau à de grandes hauteurs ni rapidement. Ce n'est pas par les stomates que la guttation a lieu mais par des groupes spéciaux de cellules appelés hydathodes, situés près des extrémités de petites nervures, qui ne fonctionnent que lors de ce processus. La guttation contribue à la formation de rosée sur les feuilles.

La pression racinaire est insuffisante pour expliquer à elle seule le transport par le xylème. C'est la transpiration qui fournit la force principale nécessaire à l'ascension de l'eau et des sels dissous depuis les racines jusqu'aux feuilles.

C'est un gradient de potentiel hydrique qui assure le transport des racines aux feuilles

Le potentiel hydrique régule le mouvement de l'eau dans la plante comme il le fait au niveau des membranes plasmiques. Le point d'entrée est la racine. L'eau ne passe du sol à la racine que si le potentiel hydrique du sol est plus élevé que celui de la racine. Un excès d'engrais, de même que des conditions

de sécheresse, abaisse le Ψ_w du sol et limite l'entrée d'eau dans la plante. Dans la plante, l'eau migre le long d'un gradient de Ψ_w depuis le sol (ou le Ψ_w est généralement proche de zéro en milieu humide) jusqu'à l'atmosphère, en passant successivement par la racine, les tiges et les feuilles, dont les potentiels hydriques sont de plus en plus négatifs (voir figure 37.6).

La transpiration dans la feuille crée une pression négative (autrement dit une tension) dans le xylème, qui aspire littéralement l'eau de la tige depuis la racine. La force motrice de la transpiration est le gradient d'humidité : l'humidité relative dans les espaces intercellulaires sous-jacents aux stomates est de 100 %, celle du milieu extérieur est généralement bien moindre. Les molécules d'eau qui s'évaporent sont remplacées par de l'eau migrant vers le haut dans le xylème.

Vaisseaux et trachéides conditionnent le flux

L'eau possède une **résistance à la tension** qui résulte de la cohésion de ses molécules, qui forment entre elles des liaisons hydrogène (voir chapitre 2) ; c'est la base de la théorie de la cohésion-tension rendant compte du courant de masse de l'eau dans le xylème. La résistance à la tension d'une colonne d'eau varie inversement avec le diamètre de la colonne ; plus faible est le diamètre, plus forte est la résistance. Étant donné que les vaisseaux et trachéides des plantes sont très étroits, les forces de cohésion qui y règnent sont plus élevées que l'attraction de la gravité. Les molécules d'eau adhèrent aussi aux surfaces des trachéides et des vaisseaux, ce qui contribue à stabiliser la longue colonne d'eau.

Compte tenu de ce que la résistance à la tension est d'autant plus grande que le diamètre de la colonne est étroit, on peut s'étonner de l'abondance des vaisseaux, plus larges que les trachéides, chez de nombreuses plantes. La différence de diamètre influence en fait plus la masse d'eau dans la colonne que la résistance à la rupture. À pression constante, le volume de liquide se déplaçant par seconde dans une colonne est proportionnel à r^4 , où r est le rayon de la colonne : un doublement du rayon a pour effet un volume de liquide transporté 16 fois plus élevé. Pour une surface donnée de section transversale de xylème, une plante possédant des vaisseaux larges transporte plus d'eau qu'une plante dont les vaisseaux sont plus étroits.



Analyse de données Comment le mouvement de l'eau dans la plante serait-il affecté par une mutation qui triplerait le rayon des vaisseaux ?



Analyse de données L'analyse de plantes vasculaires, tant actuelles que fossiles, révèle que le diamètre des trachéides ne dépasse pas 80 μm , alors que celui des vaisseaux peut atteindre plus de 500 μm . Quel est le rapport entre la quantité d'eau transportée, par unité de temps et en conditions idéales, respectivement par les vaisseaux et les trachéides les plus larges ? Quels autres facteurs seraient-ils susceptibles d'affecter le transport dans les trachéides et dans les vaisseaux ?

L'effet de la cavitation

La résistance à la tension dépend de la continuité de la colonne d'eau ; l'introduction de bulles d'air dans la colonne suite à une blessure d'un vaisseau interrompt la continuité et la cohésion. La formation d'une bulle gazeuse, phénomène appelé **cavitation**, bloque les trachéides et les vaisseaux. En supprimant l'apport d'eau, la cavitation peut mener à la mort de tout ou partie de la plante (figure 37.10).

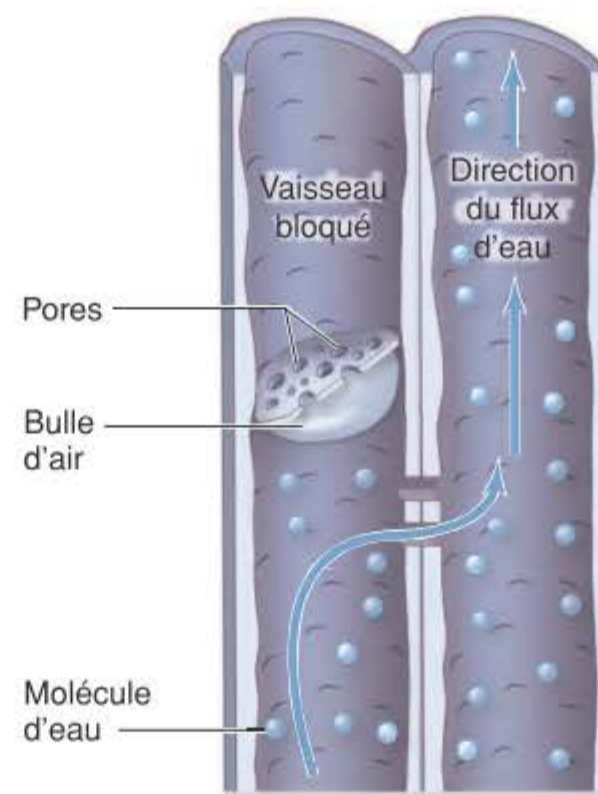


Figure 37.10

Cavitation. Une bulle d'air peut rompre la résistance à la tension de la colonne d'eau. Les bulles sont plus grandes que les ponctuations, bloquant le transport jusqu'à la trachéide ou le vaisseau voisin en surplomb. L'eau passe alors dans une trachéide ou un vaisseau voisins.

Le problème de la cavitation peut être surmonté par des adaptations anatomiques, en particulier la présence de voies alternatives utilisables au cas où une voie est bloquée. Les trachéides individuelles et les éléments de vaisseaux sont connectés à d'autres trachéides ou vaisseaux par des ponctuations dans leurs parois, dont le diamètre est généralement plus faible que celui des bulles gazeuses, qui ne peuvent donc pas passer. Le gel et la déformation de cellules peuvent également provoquer la formation de petites bulles d'air dans les cellules xylémiennes, en particulier lors des changements de saison. La cavitation est une des raisons pour lesquelles le xylème âgé cesse de conduire l'eau.

Le transport des ions minéraux

Trachéides et vaisseaux sont essentiels pour le transport en masse des ions minéraux. Les minéraux, qui ont été introduits de manière active dans la racine, sont transportés par le xylème, qui les amène aux diverses régions de la plante les requérant pour leur métabolisme. Le phosphore, le potassium, l'azote et parfois le fer sont abondants dans le xylème pendant certaines saisons. Les éléments essentiels des organes en fin de vie (feuilles, rameaux), sont souvent récupérés et transférés vers des régions en croissance, en particulier les méristèmes. Il y a lieu de signaler que les minéraux relocalisés via le xylème doivent suivre le courant ascendant qui s'y déroule.

Certains éléments ne peuvent réintégrer le xylème ; le calcium par exemple, un élément essentiel, est définitivement immobilisé à l'endroit où il a été amené.

Synthèse 37.3

La guttation se produit lorsque la pression racinaire est élevée et la transpiration faible ; c'est généralement la nuit, lorsque l'air est frais et l'humidité élevée, qu'elle a lieu. La résistance de l'eau à la tension résulte de la cohésion des molécules d'eau entre elles et de leur adhérence aux parois du xylème, toutes deux liées à des liaisons hydrogène. La cavitation, qui bloque le mouvement de l'eau, est due à la formation de bulles gazeuses qui rompent la cohésion dans le xylème.

- Comparer les rôles d'une différence de potentiel entre le sol et les cellules de racine d'une part, de la transpiration de l'autre, dans la guttation et dans le transport global dans le xylème.

37.4 La transpiration

Objectifs

1. Comparer l'état des stomates dans diverses conditions du milieu
2. Expliquer comment les mécanismes de contrôle de l'ouverture des stomates répondent aux conditions tant internes qu'externes

Plus de 90 % de l'eau absorbée par les racines d'une plante sont en fin de compte libérés dans l'atmosphère. L'eau passe de l'extrémité des nervures des feuilles aux cellules du mésophylle, et des parois de ces cellules aux espaces intercellulaires de la feuille. Comme décrit au chapitre 36, ces espaces intercellulaires sont en contact avec l'air externe par les stomates. C'est à l'état de vapeur que l'eau quitte la feuille.

Les stomates s'ouvrent et se ferment en fonction des besoins en H₂O et en CO₂

L'eau est essentielle au métabolisme de la plante, mais elle est constamment dissipée dans l'atmosphère. Par ailleurs, les cellules de chlorenchyme requièrent une alimentation en CO₂ provenant de l'atmosphère pour réaliser la photosynthèse. Il en résulte deux exigences quelque peu contradictoires : la nécessité de minimiser les pertes d'eau dans l'atmosphère et celle de permettre l'entrée de dioxyde de carbone. Des caractéristiques structurales telles que les stomates et la cuticule ont évolué en réponse à ces exigences.

Le degré de transpiration dépend des conditions climatiques, entre autres de l'humidité et du moment de la journée. Comme on l'a déjà dit (section 37.4), la transpiration des feuilles diminue à l'obscurité, lorsque les stomates sont fermés et que le gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'atmosphère diminue. Durant le jour, la feuille est réchauffée par le soleil, mais refroidie par la transpiration.

La fermeture des stomates peut contrôler les pertes d'eau à court terme. C'est ce qui se passe dans de nombreuses plantes lorsqu'elles sont

soumises à un stress hydrique. Les stomates doivent néanmoins rester ouverts au moins pendant une partie du temps, pour permettre l'entrée de CO₂. Lorsque le CO₂ pénètre dans les espaces intercellulaires, il se dissout dans l'eau avant d'entrer dans les cellules de la plante, où il servira à la photosynthèse. C'est principalement dans l'eau située à la surface des parois des espaces intercellulaires sous-jacents aux stomates que le gaz se dissout. Le courant continu d'eau qui atteint les feuilles à partir des racines maintient humides ces parois.

L'ouverture et la fermeture des stomates dépendent de la pression de turgescence des cellules stomatiques

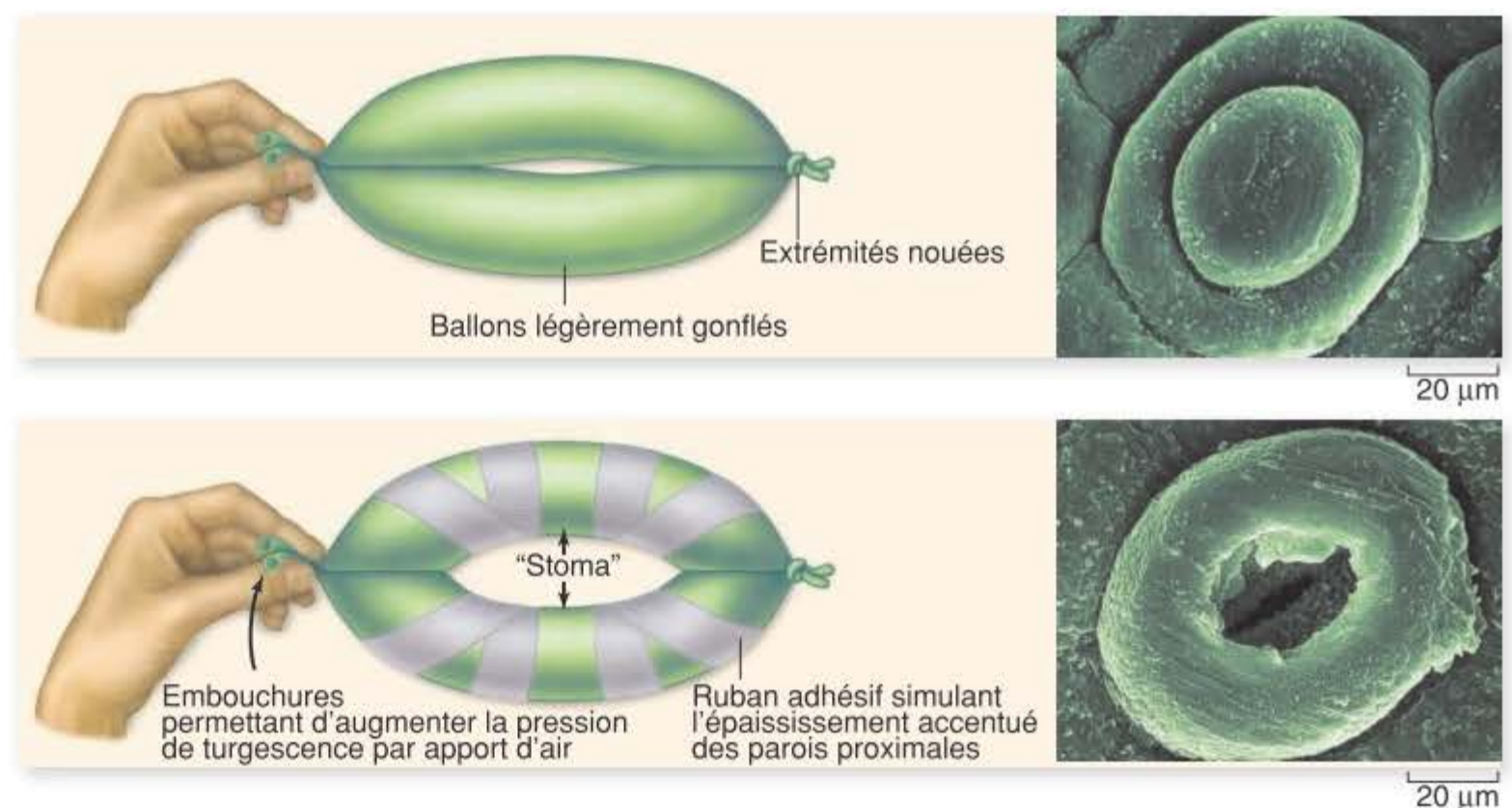
Les cellules stomatiques se distinguent des autres cellules épidermiques non seulement par leur forme de rein mais aussi parce qu'elles sont les seules cellules épidermiques qui contiennent des chloroplastes. La structure particulière de leurs parois, plus épaisses sur leurs faces bordant l'ostiole que sur les autres faces, a pour conséquence qu'elles se bombent lorsqu'elles deviennent turgescents.

On peut facilement construire un modèle de ce comportement en fixant l'une à l'autre les extrémités fermées de deux ballons allongés, que l'on gonfle légèrement. Si on maintient proches l'une de l'autre les deux extrémités ouvertes, l'espace entre les deux ballons restera très étroit. Si on applique un morceau de ruban adhésif comme indiqué à la figure 37.11, que l'on gonfle ensuite un peu plus les deux ballons tout en maintenant les extrémités ouvertes jointes, on obtient une paire de «stomates réniformes» entourant un «ostiole». Dans le cas des stomates réels c'est de l'entrée d'eau, et non d'air, dans les cellules stomatiques que dépend l'ouverture.

La turgescence des cellules stomatiques résulte de l'absorption active d'ions potassium (K⁺), chlorure (Cl⁻) et malate ; une augmentation de concentration en solutés entraîne une diminution du potentiel hydrique des cellules stomatiques et une entrée d'eau par osmose. L'accumulation d'eau dans ces cellules les rend turgescents et provoque l'ouverture de l'ostiole (figure 37.12). L'énergie nécessaire pour faire entrer les ions dans les cellules stomatiques provient de la pompe à protons présentée à la figure 37.1.

Chez de nombreuses espèces de plantes, les cellules de garde deviennent normalement turgescents le matin, quand la photosynthèse

Figure 37.11 Les cellules stomatiques possèdent des parois aux épaississements inégaux qui entraînent l'ouverture du stomate lorsqu'elles deviennent turgescents.



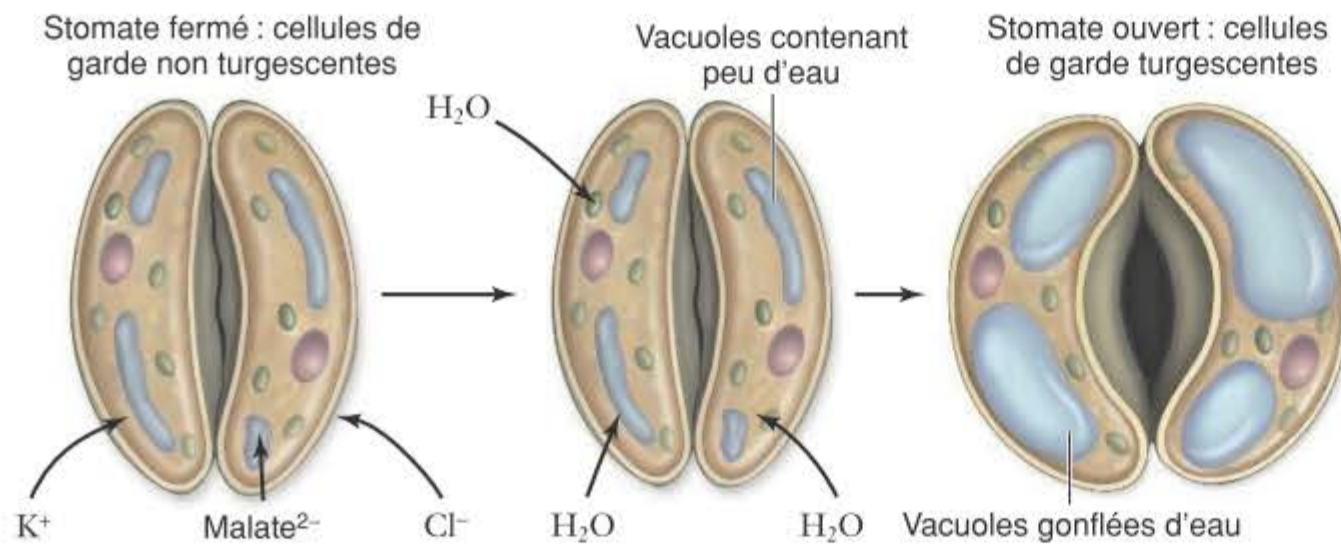


Figure 37.12 Mode d'ouverture des stomates. Lorsque des protons sont pompés hors des cellules de garde, des ions K^+ et Cl^- y entrent ; la pression de turgescence des cellules augmente par entrée osmotique d'eau. Les cellules de garde se déforment en raison des renforcements particuliers de leurs parois proximales, ce qui provoque l'ouverture du stomate.

entre en jeu, et perdent leur turgescence le soir, indépendamment de la disponibilité en eau. Pendant la journée, du saccharose s'accumule dans les cellules de garde ; le soir, le saccharose est extrait activement, provoquant une perte de turgescence et la fermeture de l'ostiole.

La transpiration est influencée par des facteurs du milieu

La transpiration augmente avec la température et la vitesse du vent, qui stimulent l'évaporation. Lorsque l'humidité augmente, la différence de potentiel hydrique entre la cellule et l'atmosphère diminue, mais même à une humidité relative de 95 % dans l'air, le gradient de pression de vapeur suffit encore pour assurer pleinement la transpiration. Lorsque toute la plante fane par manque de disponibilité en eau, les cellules stomatiques perdent leur turgescence, entraînant la fermeture de l'ostiole. Les fluctuations de transpiration sont tempérées par l'ouverture et la fermeture des stomates.

Les données expérimentales sont consistantes avec l'existence de plusieurs voies de régulation de l'ouverture et de la fermeture des stomates. L'acide abscissique (ABA), une phytohormone traitée au chapitre 40, joue

un rôle essentiel en permettant aux ions K^+ de quitter rapidement les cellules stomatiques, provoquant ainsi la fermeture des stomates en réponse à la sécheresse. L'ABA se lie à des récepteurs spécifiques situés dans la membrane plasmique des cellules de garde ; ceci déclenche une voie de signalisation qui ouvre des canaux ioniques pour les ions K^+ , Cl^- et malate. La pression de turgescence décroît en même temps que l'eau quitte les cellules stomatiques, fermant l'ostiole (figure 37.13).

La concentration en CO_2 , la lumière et la température affectent aussi l'ouverture des stomates. Lorsque la concentration en CO_2 est élevée, les cellules de garde de nombreuses espèces sont induites à fermer leurs ostioles ; dans ces conditions, la plante dispose de CO_2 en suffisance et la fermeture des stomates permet de conserver l'eau. Le mécanisme exact du processus est encore à l'étude mais il semble

présenter des similitudes avec les voies de signalisation utilisées par l'ABA pour fermer les stomates.

La lumière bleue stimule l'ouverture des stomates en y augmentant la turgescence lorsque l'insolation accroît le besoin de refroidissement de la feuille. Le transport de K^+ contre un gradient de concentration est promu par la lumière. La lumière bleue en particulier stimule le transport de protons, créant un gradient de protons qui active les canaux à K^+ .

Lorsque la température excède $34\text{ }^\circ\text{C}$ et que les relations hydriques sont défavorables, les stomates se ferment. Pour assurer des échanges gazeux suffisants, ces tomates s'ouvrent la nuit, lorsque la température a baissé. Certaines plantes sont capables de collecter du CO_2 la nuit et de le stocker sous une forme qui sera utilisée par la photosynthèse pendant la journée. Au chapitre 8, on a décrit le métabolisme crassulacéen (CAM), propre à des plantes succulentes, comme les cactus. Dans ces plantes, les stomates s'ouvrent et du CO_2 est fixé sous forme de composés organiques pendant la nuit. Pendant la journée, ces composés sont décarboxylés, servant ainsi de source de CO_2 pour la photosynthèse au moment où les stomates sont fermés. Les plantes CAM ont la capacité de conserver leur eau dans des environnements secs.

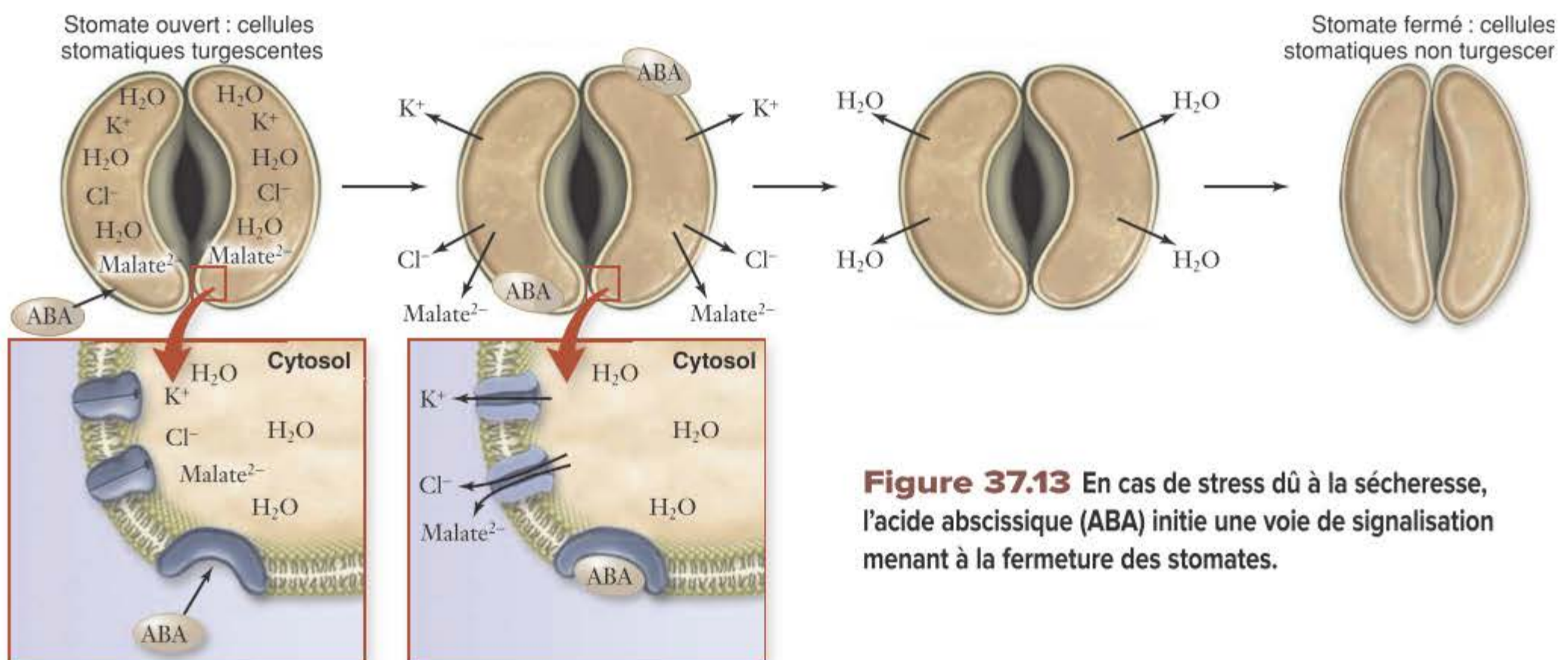


Figure 37.13 En cas de stress dû à la sécheresse, l'acide abscissique (ABA) initie une voie de signalisation menant à la fermeture des stomates.

Synthèse 37.4

Quand les cellules stomatiques absorbent activement des ions, leur potentiel hydrique diminue et elles absorbent de l'eau par osmose. Leur turgescence entraîne une modification de leur forme, qui provoque l'ouverture de l'ostiole. Si la plante subit un stress hydrique, ses stomates se ferment ; si un apport de dioxyde de carbone est nécessaire et s'il n'y a pas risque de transpiration excessive, les stomates s'ouvrent. La transpiration augmente avec la vitesse du vent, les températures élevées et la sécheresse.

- Présenter un schéma de la séquence d'événements déclenchés par la lumière bleue dans les cellules stomatiques un jour où la température est de 28 °C. Quels autres facteurs pourraient-ils affecter le résultat ?

37.5 Les réponses au stress hydrique

Objectifs

1. Décrire les adaptations assurant une meilleure survie des plantes soumises à la sécheresse, à l'inondation et à la salinité

Les plantes étant incapables de se déplacer, elles ont développé des adaptations leur permettant de faire face à des fluctuations environnementales telles que sécheresse, submersion et salinité.

Les adaptations à la sécheresse comportent des stratégies permettant de limiter les pertes d'eau

De nombreux mécanismes de contrôle des pertes d'eau se sont développés dans les plantes au cours de l'évolution. Le mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates fournit une réponse immédiate. Des solutions à plus long terme sont fournies par des adaptations morphologiques. Une de ces solutions implique la dormance de la plante durant les saisons sèches ; une autre implique la perte de feuilles, réduisant ainsi la transpiration. Les espèces décidues sont fréquentes dans les régions qui connaissent périodiquement une sécheresse sévère.

Des feuilles épaisses, coriaces, possédant souvent peu de stomates, souvent localisés sur leur face abaxiale, perdent leur eau beaucoup plus lentement que des feuilles grandes et souples possédant de nombreux stomates. Les feuilles abondamment couvertes de trichomes laineux réfléchissent plus la lumière ; elles s'échauffent donc moins et leur besoin de rafraîchissement par évaporation est significativement réduit.

Les stomates des plantes de milieux arides ou semi-arides sont souvent disposés dans des cryptes de la surface foliaire (figure 37.4) ; la teneur en vapeur d'eau de l'air situé dans ces dépressions peut être élevée, ce qui réduit la vitesse de la transpiration.

Des recherches sont en cours en vue d'identifier les gènes responsables de la tolérance à la salinité. Le gène *enhanced drought tolerance 1* (*edt1*) d'*Arabidopsis* accroît la longueur des racines, diminue la densité des

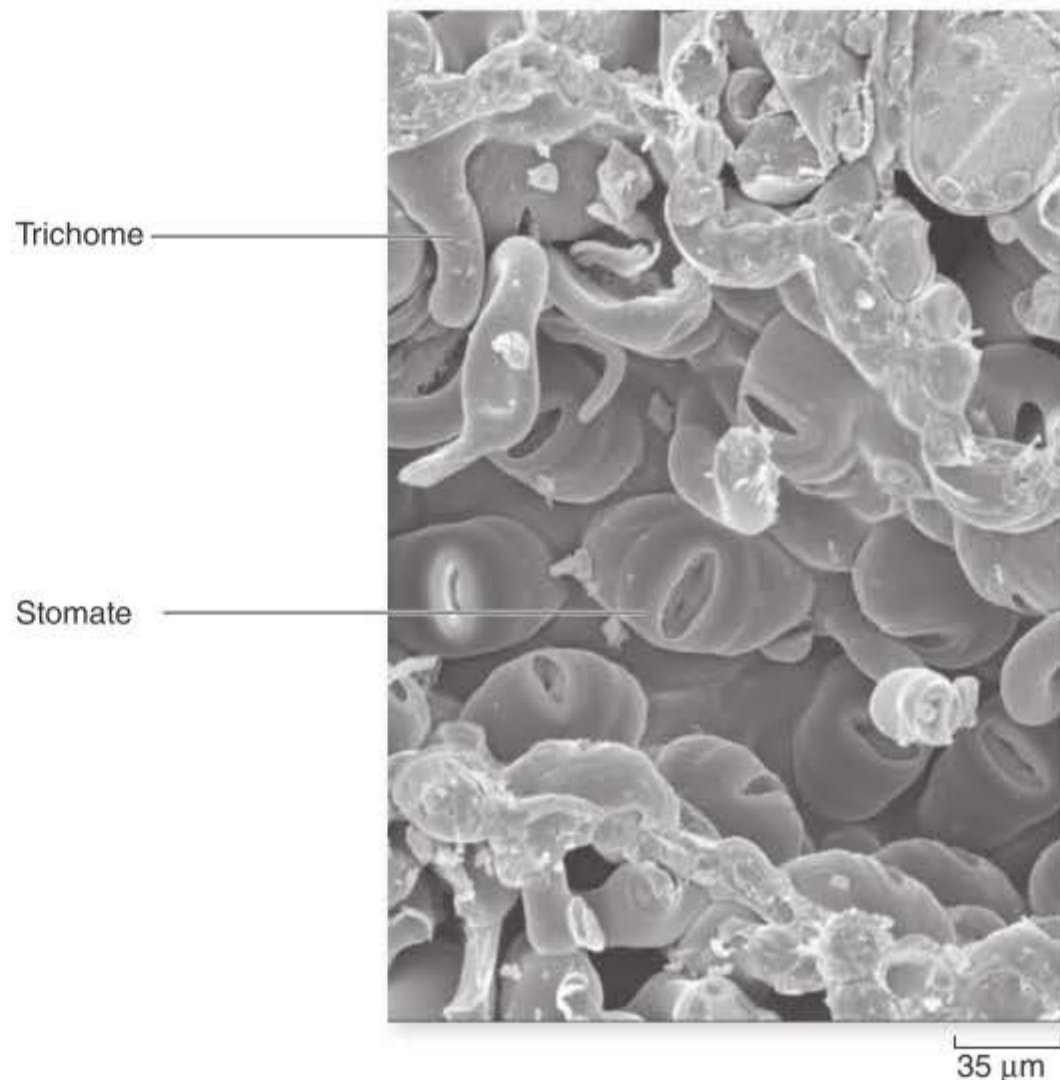


Figure 37.14 Protection anatomique contre la sécheresse.

Cette coupe transversale de feuille montre des trichomes importants ainsi que des stomates enfoncés dans des replis.

stomates et augmente la teneur en ABA en condition de sécheresse, ce qui entraîne la fermeture des stomates. Les plantes pourvues d'*edt1* résistent à des sécheresses qui tuent les plantes témoins.

La réponse des plantes à l'inondation comporte des changements hormonaux à court terme et des adaptations à long terme

Il peut arriver que des plantes reçoivent un excès d'eau et finissent par se «noyer». L'inondation épuise rapidement le dioxygène disponible dans le sol et interfère avec le transport des minéraux et des glucides dans les racines, avec pour conséquence une croissance anormale. Les concentrations en hormones sont modifiées dans les plantes inondées ; la concentration en éthylène, hormone associée à la suppression de l'élongation des racines, augmente, tandis que celle des gibbérellines et des cytokinines, qui stimulent la croissance de nouvelles racines, diminue généralement (voir chapitre 40). Ces changements hormonaux contribuent au mode de croissance anormal.

La privation d'oxygène constitue un des problèmes majeurs car elle entraîne une diminution de la respiration cellulaire. L'eau stagnante est beaucoup moins riche en dioxygène que l'eau courante. En général, l'inondation par des eaux stagnantes est particulièrement nocive pour les plantes ; elle l'est moins pour une plante en état de dormance que pour une plante en activité.

Des changements physiques qui ont lieu dans les racines sous l'effet de l'asphyxie sont susceptibles de bloquer le flux d'eau à travers la plante. On se souviendra qu'un transport actif est requis pour maintenir un gradient de concentration nécessaire à l'absorption d'eau par les racines. En cas de faible disponibilité en dioxygène la synthèse d'ATP, nécessaire au transport actif, est réduite. Paradoxalement, alors même que les racines plongent dans l'eau, les feuilles peuvent se dessécher. Une des réponses des plantes à l'inondation est la production de lenticelles de grande dimension qui facilitent les échanges gazeux (voir figure 36.27) et

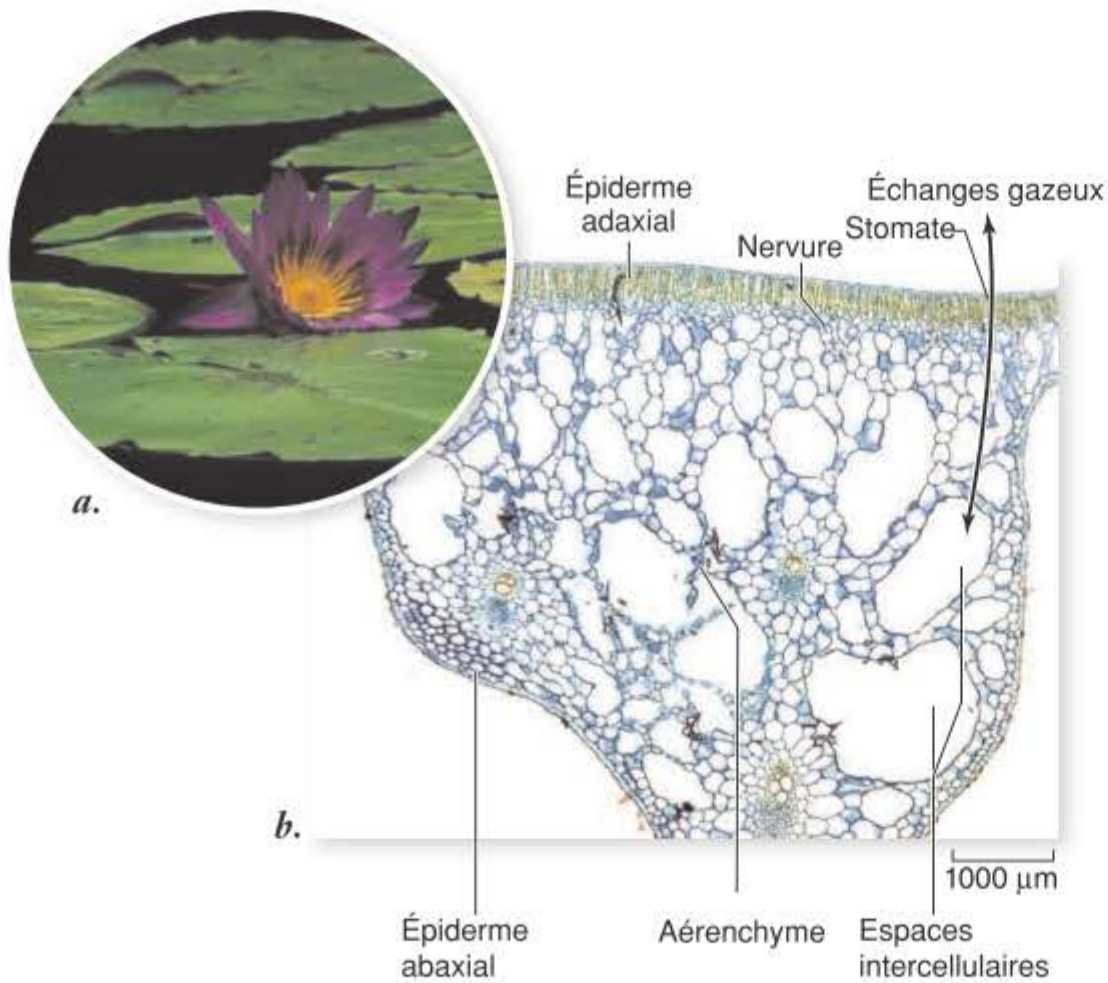


Figure 37.15 Aérenchyme. Ce tissu facilite les échanges gazeux des plantes aquatiques. a. Les feuilles de nénuphar flottent à la surface de l'eau, absorbant le dioxygène et le transportant dans les parties immergées de la plante. b. Les grands espaces intercellulaires contribuent à la flottabilité des feuilles. Le tissu parenchymateux entourant ces espaces est appelé aérenchyme. Les échanges gazeux se réalisent par les stomates, présents uniquement à la face adaxiale des feuilles.

la production, à des fins d'échanges gazeux, de racines adventives situées au dessus du plan d'immersion.

Si certaines plantes ne survivent qu'à des inondations temporaires, d'autres se sont adaptées à la vie dans l'eau douce. Une des adaptations les plus fréquentes parmi ces plantes est la formation d'**aérenchyme**, un tissu parenchymateux peu dense comportant de larges espaces intercellulaires remplis d'air (figure 37.15). Les nénuphars et de nombreuses autres plantes aquatiques possèdent des aérenchymes remarquables. Le dioxygène peut être transporté, par la voie des aérenchymes, depuis les parties émergées de la plante jusqu'aux parties submergées ; cet apport d'oxygène permet aux parties immergées de respirer.

Certaines plantes forment normalement de l'aérenchyme tandis que d'autres, qui sont soumises à des inondations périodiques, n'en produisent qu'en cas de nécessité. En conditions d'inondation, anaérobies, le maïs accroît la synthèse d'éthylène, ce qui induit la formation d'aérenchyme.

Les plantes s'adaptent à des salinités élevées en développant des méthodes d'élimination

Les algues ancêtres des plantes se sont adaptées au passage de l'eau salée à l'eau douce avant de coloniser la terre ferme. Ceci a impliqué un changement majeur dans le contrôle des équilibres ioniques.

La croissance en eau salée

Les plantes qui croissent dans des milieux normalement inondés d'eau salée, comme celles des mangroves, doivent non seulement assurer l'approvisionnement en oxygène de leurs organes submergés mais de plus contrôler leurs équilibres ioniques. Le sel doit être soit exclu, soit excrété activement soit enfin dilué lors de son absorption. Les palétuviers (*Avicennia*) possèdent de longues racines spongieuses, remplies d'air, qui

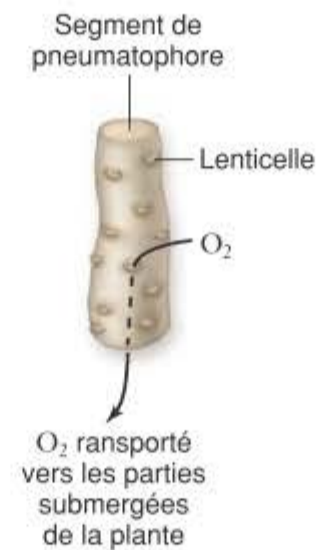


Figure 37.16 Mode d'acquisition du dioxygène dans les mangroves. Le palétuvier noir (*Avicennia germinans*) vit dans des zones régulièrement inondées. Des racines modifiées, appelées pneumatophores, assurent l'apport en dioxygène aux parties submergées de l'arbre : ces pneumatophores émergent en effet à la surface de l'eau et possèdent de grandes lenticelles. Le dioxygène diffuse dans les racines à partir des lenticelles puis dans le reste de la plante via un aérenchyme abondant.

émergent de la vase. Ces racines, appelées *pneumatophores* (voir chapitre 36), possèdent de grandes lenticelles à la surface de leurs parties émergées, par lesquelles le dioxygène pénètre avant d'être transporté dans les parties submergées (figure 38.16). De plus, les feuilles succulentes de certaines espèces des mangroves contiennent de grandes quantités d'eau, qui diluent les sels leur parvenant. De nombreuses plantes qui vivent dans de telles conditions excrètent en outre de grandes quantités de sel ou empêchent leur absorption par les racines.

La croissance en sols salins

La superficie des sols salins est en expansion, en raison particulièrement des techniques d'irrigation. Actuellement, 23 % des sols cultivés présentent des niveaux de salinité qui réduisent le rendement. Le faible potentiel hydrique des sols salins entraîne des stress hydriques chez les plantes. Certaines plantes, appelées **halophytes**, sont tolérantes à la salinité. Les mécanismes de l'halotolérance sont étudiés en vue de produire des plantes de culture adaptées à la salinité. Certaines halophytes produisent des molécules organiques en grande quantité dans leurs racines, modifiant ainsi le gradient de potentiel hydrique entre elles et le sol, ce qui permet l'entrée d'eau dans la racine.

Synthèse 37.5

Les adaptations à la sécheresse comportent dormance, abscission foliaire, limitation des pertes d'eau par les feuilles et enfouissement des stomates dans des dépressions. Des plantes exposées à l'inondation ont une respiration réduite par manque de dioxygène, un transport d'ions et de glucides ralenti et des équilibres hormonaux modifiés. Lorsqu'une plante est exposée à un environnement salin, elle peut empêcher l'entrée du sel, l'excréter après absorption ou le diluer.

- Choisir une adaptation à la sécheresse, à l'inondation et à la salinité et, pour chacune d'entre elles, expliquer comment elle améliore la survie de la plante.

37.6 Le transport par le phloème

Objectifs

1. Expliquer l'hypothèse du flux sous pression
2. Comparer transports phloémien et xylémien

La plupart des glucides synthétisés dans les feuilles sont distribués dans le reste de la plante via le phloème. Ce processus, dénommé translocation, fournit les composants glucidiques nécessaires aux racines et autres organes en croissance de la plante. Les glucides accumulés dans les organes de stockage tels que les tubercules, le plus souvent sous forme d'amidon, sont également transformés en molécules transportables, par exemple le saccharose, et redistribués par le phloème sous cette forme. Cette section est consacrée aux voies de transport de la sève organique ou élaborée, fluide contenant des sucres et d'autres molécules.

Le transport des molécules organiques dans le phloème est bidirectionnel

On peut suivre le mouvement des sucres et d'autres substances dans le phloème par utilisation de traceurs radioactifs (figure 37.17). Du dioxyde de carbone radioactif ($^{14}\text{CO}_2$) est incorporé dans le glucose par le processus de photosynthèse. Ce glucose est transformé en saccharose, qui est transporté dans le phloème. De telles expériences ont montré que le saccharose migre vers le haut et vers le bas dans le phloème.

Les aphides, insectes qui se nourrissent de sève végétale, ont constitué des outils efficaces pour comprendre la translocation. Les aphides enfoncent leur *stylet* (pièce buccale de percement) dans les cellules de phloème des feuilles et des tiges, pour en extraire les sucres qui s'y trouvent en abondance. Lorsqu'un aphide occupé à se nourrir est éliminé en sectionnant son stylet, le liquide contenu dans le phloème continue à s'écouler par le stylet excisé et peut donc être récupéré à l'état pur pour analyse (figure 37.18) ; le principal soluté du phloème est le saccharose. L'utilisation simultanée d'aphides, pour récolter des échantillons représentatifs de sève, et de traceurs radioactifs pour marquer ceux-ci, a permis de démontrer que les substances contenues dans le phloème peuvent y circuler remarquablement vite, jusqu'à 50 ou 100 centimètres par heure.

Le phloème transporte aussi des hormones végétales. Comme on l'étudiera au chapitre 40, des signaux du milieu externe peuvent donner lieu à la translocation rapide d'hormones dans la plante. En outre de l'ARNm circule dans le phloème, fournissant un mécanisme de communication à longue distance entre cellules. La sève organique contient aussi divers sucres, acides aminés, acides organiques, protéines et ions.

Analyse de données Estimer le temps requis pour qu'une molécule de saccharose migre d'une feuille de tournesol à un embryon en développement dans une fleur située 25 cm au-dessus de la feuille.

Le transport phloémien est basé sur des différences de pression de turgescence

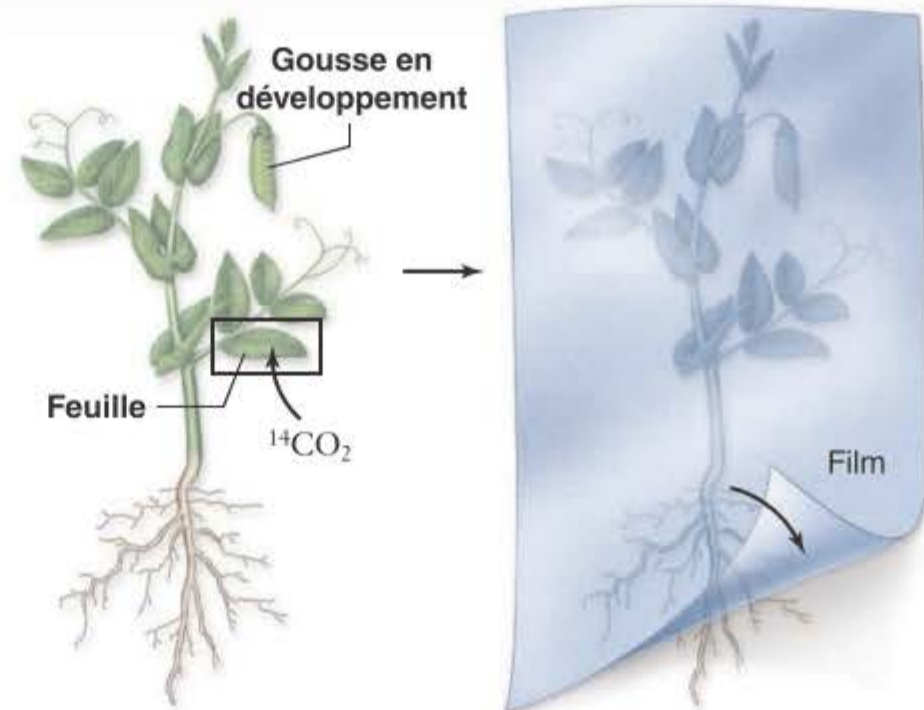
Le modèle explicatif le plus largement accepté concernant le mode de déplacement des glucides dans le phloème a été dénommé **hypothèse**

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

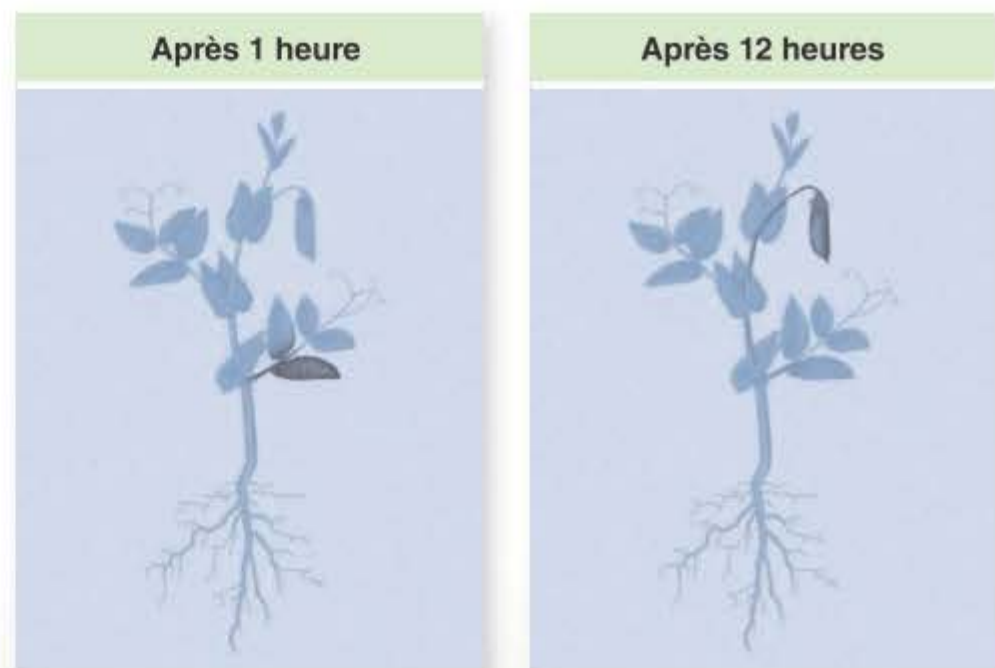
Hypothèse: les embryons en développement dans le fruit (la gousse) du pois reçoivent des sucres qui leur sont apportés par le phloème.

Prédiction: des sucres marqués au ^{14}C s'accumulent dans les embryons.

Expérience: exposer une feuille de plante de pois dans une enceinte contenant du $^{14}\text{CO}_2$; placer un film photographique sur l'ensemble de la plante, après 1 heure et après 12 heures de traitement ; développer le film.



Résultat: après 1 heure, la radioactivité est concentrée au niveau de la zone traitée ; après 12 heures, elle se trouve dans la gousse.



Conclusion: le $^{14}\text{CO}_2$ est incorporé dans des sucres par la photosynthèse et transporté dans le fruit en développement.

Expériences complémentaires: les plantes de carotte fleurissent après deux ans ; au cours de la première année, la racine se développe et des glucides y sont mis en réserve pour servir à la reproduction l'année suivante ; comment tester l'hypothèse selon laquelle des sucres sont apportés à la racine en développement durant la première année ?

Figure 37.17 Flux de saccharose dans le phloème au cours du développement du fruit.

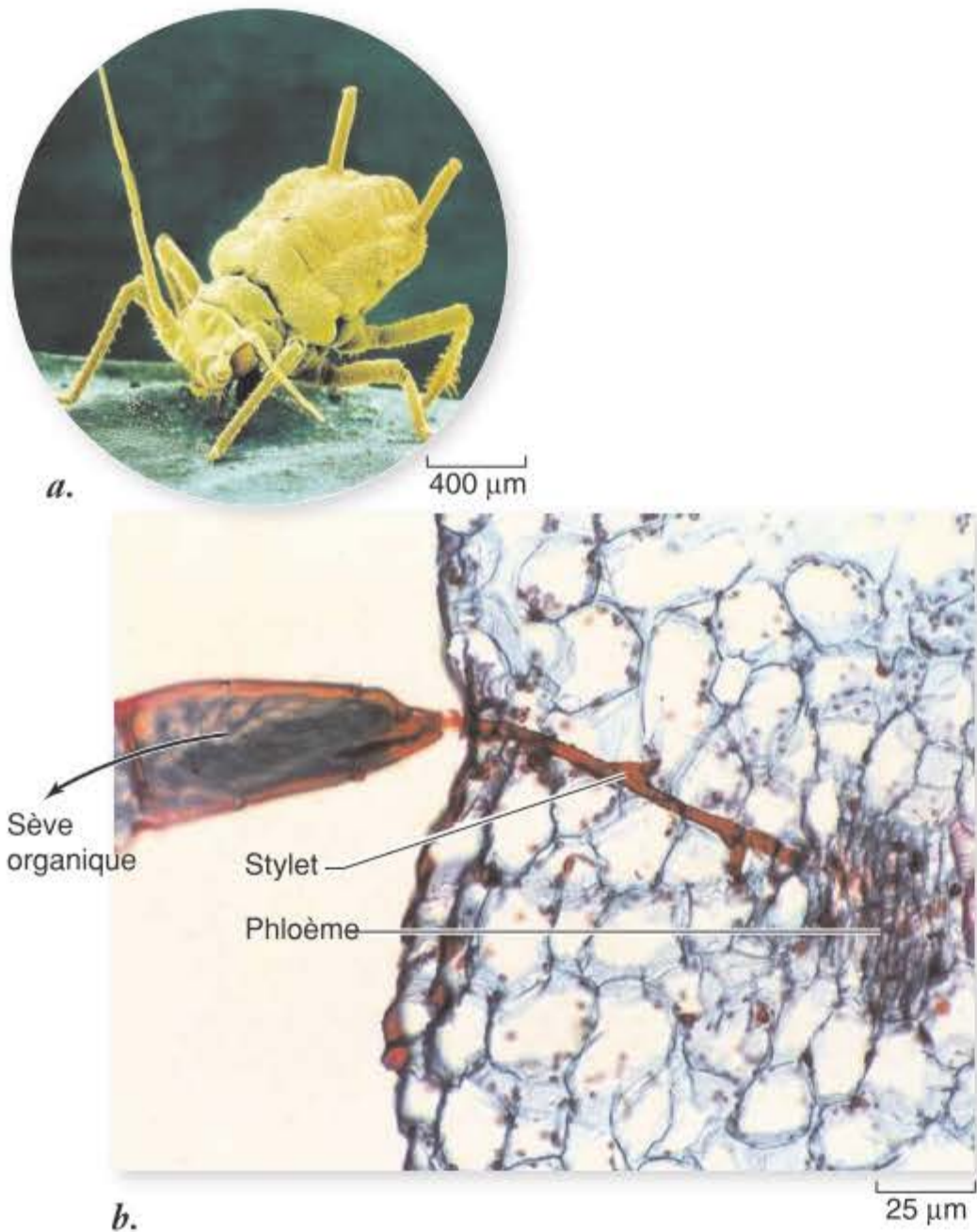


Figure 37.18 Prélèvement de nourriture dans le phloème.

a. Les pucerons, comme celui photographié sur une feuille, se nourrissent du riche contenu du phloème. *b.* Ils extraient la sève à l'aide de pièces buccales appelées stylets. Si l'on ampute le puceron de son stylet en laissant ce dernier en place, la sève continue à suinter et peut être récoltée et analysée.

du flux sous pression. Les glucides dissous s'écoulent depuis une *source* jusqu'à un *puits*, où ils sont déchargés et utilisés. Les sources de glucides sont en particulier les tissus photosynthétiques, principalement le mésophylle des feuilles. Les tissus de stockage de nutriments, comme le cortex des racines, peuvent constituer soit une source soit un puits, selon les circonstances. Les apex en croissance des racines et des tiges ainsi que les fruits en développement constituent des puits. Compte tenu de ce que les rôles de source et de puits peuvent changer selon les circonstances, la direction du flux de sève organique peut elle-même changer.

Par un processus dénommé **chargement du phloème**, du saccharose entre dans les tubes criblés des plus petites nervures situées au niveau de la source. Une fraction de ce saccharose migre depuis les cellules du mésophylle jusque dans les cellules compagnes et les tubes criblés via le symplasma (voir figure 37.8). C'est cependant principalement par l'apoplasme que le saccharose atteint les tubes criblés, dont il traverse la membrane grâce à l'intervention d'un symport saccharose/ H^+ (voir chapitre 5). Cette étape requérant de l'énergie est alimentée par une pompe à protons (voir figure 37.1). Contrairement aux vaisseaux et aux trachéides, les tubes criblés doivent donc être vivants, pour participer au transport actif.

Le flux en masse dans les tubes criblés ne requiert pas d'énergie supplémentaire. Étant donné la différence entre le potentiel hydrique des tubes criblés et celui du xylème voisin, de l'eau pénètre, dans les premiers, par osmose. Il en résulte une augmentation de la pression de turgescence dans les tubes criblés, ce qui provoque le déplacement de la sève élaborée dans la plante. Au niveau du puits, le saccharose est extrait activement des tubes criblés, suivi, osmotiquement, par l'eau. La pression de turgescence chute au niveau du puits, ce qui provoque un flux en masse depuis la source, où la pression de turgescence est élevée (figure 37.19). La majeure part de l'eau du puits rediffuse alors dans le xylème, où elle est soit remise en circulation soit perdue par transpiration.

Le transport de saccharose et d'autres glucides au sein du phloème ne requiert pas d'énergie ; le chargement de ces molécules dans les tubes criblés et leur déchargement par contre sont des processus énergétiques.

Synthèse 37.6

La translocation est le déplacement, par le phloème, de substances dissoutes d'une région de la plante vers une autre région. La sève organique contient du saccharose et d'autres sucres, des hormones, de l'ARNm, des acides aminés, des acides organiques, des protéines et des ions. Selon l'hypothèse du flux sous pression, les sucres sont chargés dans les tubes criblés, ce qui modifie le potentiel hydrique de ceux-ci ; il en résulte une entrée d'eau dans les tubes criblés, ce qui crée la pression permettant à la sève de se déplacer dans le phloème.

- Identifier deux différences entre les mécanismes de transport dans le xylème et dans le phloème.

Il y a guttation lorsque de l'eau est excrétée de la plante en raison de la pression racinaire.

L'eau possède une résistance à la tension élevée, en raison de ses propriétés de cohésion et d'adhérence, liées aux liaisons hydrogène.

Un gradient de potentiel hydrique assure le transport des racines aux feuilles. De l'eau entre dans la plante si le potentiel hydrique du sol est supérieur à celui de la racine. L'évaporation d'eau au niveau des feuilles crée un potentiel hydrique négatif qui aspire l'eau vers le haut par le xylème.

Vaisseaux et trachéides conditionnent le flux

Le volume d'eau transporté par un vaisseau ou une trachéide est fonction de leur diamètre. Si le diamètre est étroit, la résistance à la tension est élevée, mais le volume d'eau transporté diminue.

La cavitation se produit lorsqu'une bulle de gaz se forme dans une colonne d'eau, bloquant le mouvement.

37.4 La transpiration

Les stomates s'ouvrent et se ferment en fonction des besoins en H₂O et en CO₂

Plus de 90 % de l'eau absorbée par les racines sont perdus par évaporation par les stomates. Les stomates doivent s'ouvrir pour alimenter la photosynthèse en dioxyde de carbone et pour permettre la transpiration (figure 37.12).

L'ouverture et la fermeture des stomates dépendent de la pression de turgescence des cellules stomatiques

Les stomates s'ouvrent quand la pression de turgescence des cellules stomatiques augmente suite à l'absorption d'ions. Le changement de forme des cellules qui en résulte provoque l'ouverture de l'ostiole. Les stomates se ferment lorsque les cellules stomatiques perdent leur turgescence.

La transpiration est affectée par des facteurs du milieu

La transpiration augmente avec la température, la vitesse du vent et la diminution de l'humidité de l'air. Les stomates se ferment aux températures et aux concentrations en CO₂ élevées.

37.5 Les réponses au stress hydrique

Les adaptations à la sécheresse comportent des stratégies permettant de limiter les pertes d'eau

Les adaptations à la sécheresse incluent la fermeture des stomates, la dormance, des modifications des caractéristiques foliaires et l'abscission foliaire.

La réponse des plantes à l'inondation comporte des changements hormonaux à court terme et des adaptations à long terme.

L'inondation réduit l'accessibilité au dioxygène nécessaire à la respiration, provoque une croissance anormale et réduit l'efficacité des mécanismes de transport.

Les adaptations à l'inondation comportent le développement des lenticelles, la production de racines telles que les pneumatophores et la différenciation d'aérenchyme assurant l'apport de dioxygène aux parties submergées.

Les adaptations des plantes à la salinité incluent des méthodes d'élimination

Les plantes des eaux salées excluent, excrètent ou diluent le sel.

Les halophytes diminuent le potentiel hydrique de leurs racines par accumulation de molécules organiques, ce qui leur permet de prélever de l'eau des sols salins.

37.6 Le transport par le phloème

La circulation des molécules organiques dans le phloème est bidirectionnelle

Le transport de composés organiques dans le phloème depuis les feuilles jusqu'aux autres régions de la plante est dénommé translocation.

La sève circulant dans le phloème contient des sucres, des phytohormones, de l'ARNm et d'autres substances. Les glucides sont introduits activement dans les tubes criblés.

Le transport phloémien est basé sur des différences de pression de turgescence

Au niveau de la source, une feuille photosynthétisant par exemple, le transport actif de sucre dans le phloème réduit le potentiel hydrique de celui-ci.

L'entrée d'eau dans le phloème y crée une pression de turgescence qui entraîne un mouvement de la sève et le transport du sucre vers un puits, constitué par un tissu de réserve par exemple, où le sucre sera déchargé.



Questions

COMPRÉHENSION

- Lequel de ces termes représente-t-il un mécanisme de transport actif ?
 - pompe à protons
 - canal à ions
 - symport
 - osmose
- Le potentiel hydrique d'une cellule est
 - la somme du potentiel de membrane et de la gravité
 - la différence entre potentiel de membrane et gravité
 - la somme du potentiel de pression et du potentiel osmotique
 - la différence entre potentiel de pression et potentiel osmotique
- Les liaisons hydrogène entre molécules d'eau ont pour conséquence
 - la submersion
 - l'adhérence
 - l'évaporation
 - la cohésion
- Le mouvement de l'eau via les parois cellulaires est
 - apoplastique
 - symplastique
 - à la fois a et b
 - ni a ni b
- Le cadre de Caspary se trouve dans
 - le cortex
 - le tissu de revêtement
 - l'endoderme
 - le xylème
- La formation de bulles d'air dans le xylème est appelée
 - agitation
 - cohésion
 - adhérence
 - cavitation
- La guttation s'observe plus probablement
 - un jour froid d'hiver
 - une nuit fraîche d'été
 - un jour chaud ensoleillé
 - un jour chaud nuageux

8. Les stomates s'ouvrent lorsque les cellules de garde
 - a. absorbent du potassium
 - b. perdent du potassium
 - c. absorbent de l'ABA
 - d. absorbent du chlorure
9. Lequel de ces phénomènes ne constitue-t-il PAS une adaptation à la salinité ?
 - a. l'excrétion de sel
 - b. la diminution du potentiel hydrique de la racine
 - c. l'exclusion de sels
 - d. la formation de pneumatophores
10. La plante doit dépenser de l'énergie pour effectuer
 - a. la transpiration
 - b. la translocation
 - c. a et b
 - d. ni a ni b

APPLICATIONS

1. Laquelle de ces propositions est-elle inexacte ?
 - a. l'eau migre vers les régions de faible potentiel hydrique
 - b. le xylème transporte des substances vers le haut, le phloème les transporte vers le bas de la plante
 - c. le mouvement de l'eau dans le xylème est partiellement dû aux propriétés de cohésion et d'adhérence de l'eau
 - d. le mouvement de l'eau à travers les membranes est souvent dû à des différences de concentration en solutés
2. Si on empêchait les stomates de s'ouvrir, qu'arriverait-il à la plante ?
 - a. la synthèse de sucres serait probablement ralentie
 - b. le transport de l'eau serait probablement ralenti
 - c. la plante s'échaufferait
 - d. a, b et c se vérifieraient
3. Que se passe-t-il si une cellule au potentiel osmotique de $-0,4$ MPa et au potentiel de pression de $0,2$ MPa est placée dans une enceinte remplie d'eau pure sous une atmosphère de $0,5$ MPa ?
 - a. de l'eau sort de la cellule
 - b. de l'eau entre dans la cellule
 - c. la cellule collapse
 - d. la cellule explose
4. Si on était capable d'extraire les aquaporines des membranes plasmiques, quelle en serait la conséquence ?
 - a. l'eau ne traverserait plus les membranes
 - b. la plante ne serait plus capable de contrôler la direction du mouvement de l'eau à travers les membranes
 - c. le symport potassium ne fonctionnerait plus
 - d. la pression de turgescence augmenterait
5. Quelle serait la conséquence d'une suppression du cadre de Caspary ?
 - a. l'eau et les ions minéraux ne seraient plus capables d'atteindre le xylème
 - b. la sélectivité de l'entrée de substances dans le xylème serait diminuée
 - c. l'eau et les ions minéraux migreraient du xylème vers le sol
 - d. l'eau et les ions minéraux ne seraient plus capables de passer par les parois de l'endoderme

RÉVISION

1. Un excès de fertilisation d'une plante d'appartement entraîne son flétrissement alors que le sol est humide. Expliquer ce qui se passe en termes de potentiel hydrique.
2. Comment pourrait-on détecter une plante présentant une mutation d'un gène responsable de la synthèse d'aquaporine ?
3. Comparer les mécanismes de transport de l'eau chez les animaux et les plantes.
4. La mesure du diamètre des troncs montre que celui-ci se contracte durant la journée, la contraction affectant les parties supérieures du tronc avant les parties inférieures. Expliquer en quoi cette observation supporte l'hypothèse selon laquelle l'eau est aspirée vers le haut par la transpiration.
5. La carotte est une plante bisannuelle. La première année, la graine germe et produit une plante formant une racine épaisse bourrée de réserves. La seconde année, une tige émerge de la racine et produit une inflorescence. Suite à la fécondation, des graines sont produites et le cycle recommence. Dessiner une plante de carotte telle qu'elle se présente au printemps, en été et en automne des deux années de sa vie ; indiquer la source et le puits de glucides à chaque saison.