

L'acquisition et le transport des ressources chez les plantes vasculaires

36

VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ Figure 36.1 Pourquoi les feuilles de peupliers faux-trembles frémissent-elles ?

CONCEPTS CLÉS

- 36.1 Les adaptations permettant l'acquisition des ressources ont été des étapes déterminantes dans l'évolution des plantes vasculaires
- 36.2 Différents mécanismes transportent les substances sur de courtes et de longues distances
- 36.3 L'eau et les minéraux absorbés par les racines montent dans le xylème jusqu'aux pousses sous l'effet de la transpiration
- 36.4 Les stomates assurent la régulation de la transpiration
- 36.5 Le phloème transporte les glucides des organes sources aux organes cibles
- 36.6 Le symplasme est hautement dynamique



Des frémississements au moindre souffle

Quiconque marche par temps clair dans une forêt de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*) est émerveillé par le chatolement des feuilles de ces arbres sous le jeu de la lumière (figure 36.1). Même sous le plus doux des vents, les feuilles frémissent et font miroiter les rayons de soleil sur le sol, aussitôt moucheté de mille et un scintillements. Le mouvement passif des feuilles des faux-trembles a une raison bien simple : le pétiole de chaque feuille est aplati sur les côtés, si bien que cette feuille ne peut s'agiter que sur le plan horizontal. Plus intrigante est la façon dont cette singulière adaptation est apparue chez *Populus* au cours de l'évolution.

On a avancé plusieurs hypothèses pour expliquer l'avantage que *Populus* tire du tremblement de ses feuilles. Les expériences ont permis de rejeter les hypothèses voulant que le tremblement des feuilles aide à dissuader les herbivores ou à remplacer l'air pauvre en dioxyde de carbone (CO_2) qui se trouve près de leur surface. L'hypothèse retenue est que le tremblement des feuilles laisse passer plus de lumière jusqu'aux feuilles du bas de l'arbre, améliorant ainsi la productivité photosynthétique de toute la plante. Sans l'ensoleillement intermittent que ce mouvement foliaire permet, les feuilles du bas seraient trop à l'ombre pour produire une photosynthèse suffisante.

Dans ce chapitre, nous examinerons les diverses adaptations qui ont permis aux plantes d'obtenir plus efficacement des ressources comme l'eau, les minéraux, le CO_2 et la lumière. Nous verrons de quelles matières nutritives les végétaux ont besoin et comment leur nutrition fait souvent intervenir d'autres organismes. L'acquisition des ressources, cependant, n'est pas le point final du processus. Il en est plutôt le début, car les ressources doivent être transportées dans la plante

jusqu'aux régions où elle en a besoin. Nous nous pencherons donc également sur la façon dont l'eau, les minéraux et les produits de la photosynthèse (glucides) sont transportés chez les plantes vasculaires.

CONCEPT 36.1

Les adaptations permettant l'acquisition des ressources ont été des étapes déterminantes dans l'évolution des plantes vasculaires

ÉVOLUTION Les végétaux terrestres habitent généralement deux mondes : l'un aérien, où leurs pousses captent la lumière du soleil et le CO₂, et l'autre souterrain, où leurs racines absorbent l'eau et les minéraux. Sans les adaptations qui leur ont permis d'acquérir des ressources essentielles de ces deux environnements différents, les végétaux n'auraient pas été en mesure de coloniser les milieux terrestres.

Les algues vertes, ancêtres des végétaux, absorbaient l'eau, les minéraux et le CO₂ directement du milieu aqueux dans lequel elles vivaient. Dans ces algues, le transport se déroulait assez simplement, étant donné que chaque cellule était située près de la source de ces substances. Les premiers végétaux terrestres étaient des plantes non vasculaires qui produisaient des pousses photosynthétiques au-dessus de l'eau douce peu profonde dans laquelle elles vivaient. Ces pousses dépourvues de feuilles possédaient généralement des cuticules cireuses et quelques stomates qui empêchaient la perte d'eau excessive, tout en permettant un certain échange de CO₂ et de molécules d'oxygène (O₂) pour la photosynthèse. Les fonctions de fixation au substrat et d'absorption des premiers végétaux terrestres ont été assumées par la base de la tige ou par des rhizoïdes filamenteux (voir la figure 29.7).

Au fur et à mesure que les végétaux ont évolué et augmenté en nombre, la compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments s'est intensifiée. Des plantes plus grandes portant des appendices plats et larges possédaient un avantage pour absorber la lumière. Cependant, cette augmentation de la surface favorisait l'évaporation et créait par conséquent un plus grand besoin en eau. Des pousses de plus grande taille nécessitaient également un meilleur ancrage au sol. Ces besoins ont favorisé la production de racines ramifiées multicellulaires. Pendant ce temps, comme les pousses toujours plus hautes accentuaient la distance entre le haut de la pousse photosynthétique et les parties souterraines non photosynthétiques, la sélection naturelle favorisait les végétaux capables d'assurer un transport efficace de l'eau, des minéraux et des produits de la photosynthèse sur de longues distances.

L'évolution des tissus conducteurs constitués de xylème et de phloème a rendu possible le développement de systèmes racinaires et caulinaires importants pour effectuer le transport sur de longues distances (voir la figure 35.10). Le **xylème** transporte l'eau et les minéraux des racines jusqu'aux pousses. Le **phloème** transporte les produits de la photosynthèse de la région où ils sont élaborés ou emmagasinés jusqu'aux régions qui en ont besoin. La **figure 36.2** illustre l'acquisition et le transport des ressources dans une plante en train d'effectuer la photosynthèse.

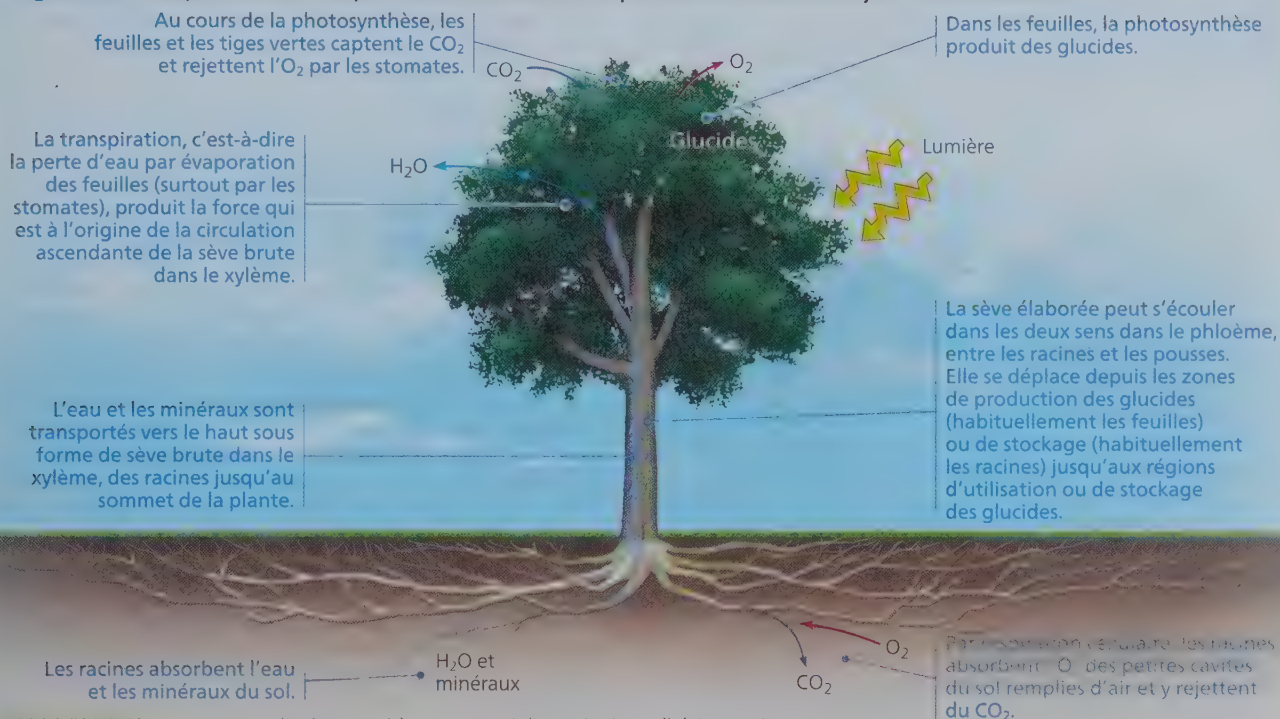
L'architecture des pousses et le captage de la lumière

Comme la plupart des végétaux sont photoautotrophes, leur succès dépend de leur capacité d'effectuer la photosynthèse. Au cours de l'évolution, les végétaux ont acquis toutes sortes de structures caulinaires qui permettent à chaque espèce, dans la niche écologique qu'elle occupe, de rivaliser avec les autres pour obtenir efficacement la lumière du soleil. La longueur et le diamètre des tiges, par exemple, ainsi que le schéma de ramification sont autant de caractéristiques architecturales qui influent sur la capacité d'une plante d'absorber de la lumière. Les tiges assurent le soutien des feuilles et servent de canaux pour le transport de l'eau et des nutriments. Les végétaux de haute taille évitent l'ombrage causé par les végétaux voisins. La plupart des grands végétaux ont besoin de tiges épaisses, ce qui favorise l'écoulement de la sève vers les feuilles et leur fournit un soutien mécanique. Les vignes constituent une exception : elles dépendent d'autres structures (habituellement d'autres végétaux) pour le soutien de leurs tiges. Chez les plantes ligneuses, les tiges deviennent plus épaisses grâce à la croissance secondaire (voir la figure 35.11). Quant aux ramifications, elles permettent généralement aux plantes de capter plus efficacement la lumière solaire pour la photosynthèse. Toutefois, certaines espèces, comme le cocotier (*Cocos nucifera*), ne forment aucune ramification. Pourquoi y a-t-il autant de variations dans les schémas de ramification ? Les plantes n'ont qu'une quantité limitée d'énergie à consacrer à la croissance des pousses. Si la majeure partie de cette énergie sert à la formation de ramifications, il en reste moins pour la croissance en hauteur, si bien que la plante risque de se retrouver à l'ombre des plantes plus hautes. À l'inverse, si la majeure partie de l'énergie sert à la croissance en hauteur, la plante n'exploitera pas de façon optimale la lumière du soleil.

La taille et la structure des feuilles sont responsables de la diversité extérieure de la forme des végétaux. La longueur des feuilles varie entre 1,3 mm dans le cas des minuscules feuilles de la tillée dressée (*Crassula erecta*), une plante indigène des régions sablonneuses arides de l'Ouest des États-Unis, et 20 m dans le cas des feuilles du palmier *Raphia regalis*, qui croît naturellement dans les forêts tropicales humides de l'Afrique. Ces espèces représentent des exemples extrêmes d'une corrélation générale observée entre la disponibilité de l'eau et la taille des feuilles. Les feuilles les plus larges s'observent habituellement chez les espèces vivant dans les forêts tropicales humides, alors que les plus petites sont généralement typiques des espèces des milieux secs ou très froids, où l'eau liquide est rare et les pertes par évaporation des feuilles sont plus susceptibles de causer des problèmes.

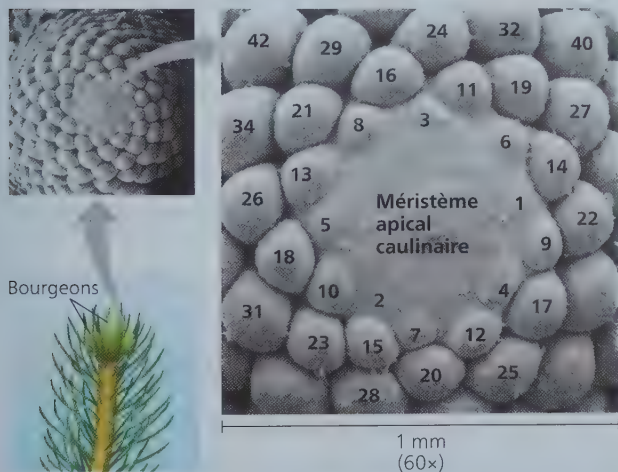
La disposition des feuilles sur la tige, appelée **phyllotaxie**, est une caractéristique architecturale d'une grande importance pour le captage de la lumière. La phyllotaxie est déterminée par le méristème apical caulinaire (voir la figure 35.16) et elle est propre à chaque espèce (**figure 36.3**). Ainsi, une espèce peut avoir une feuille par nœud (phyllotaxie alternée ou spiralée), deux feuilles par nœud (phyllotaxie opposée) ou plus (phyllotaxie verticillée). La plupart des angiospermes possèdent une phyllotaxie alternée, les feuilles étant disposées en spirale ascendante autour de la tige, chaque feuille successive émergeant à 137,5° du site de la précédente. Pourquoi 137,5° ? Une des hypothèses mises de l'avant est que cet angle minimise l'ombrage que les feuilles du haut produisent sur celles du bas. Dans les milieux

▼ **Figure 36.2** L'acquisition et le transport des ressources dans une plante vasculaire durant le jour: vue d'ensemble.



FAITES DES LIENS ► Le soir venu, la photosynthèse cesse, mais la respiration cellulaire continue. Expliquez en quoi cela influe sur les échanges gazeux dans les cellules des feuilles durant la nuit. Reportez-vous à la figure 10.23 pour revoir les échanges gazeux entre les chloroplastes et les mitochondries.

▼ **Figure 36.3** Phyllotaxie de l'émergence des feuilles de l'épinette de Norvège (*Picea abies*). Cette micrographie par MEB, prise du dessus de l'apex d'une tige, montre le schéma d'émergence des feuilles. Les feuilles sont numérotées, le numéro 1 correspondant à la plus jeune feuille. (Certaines feuilles numérotées ne sont pas visibles dans le gros plan.)



HABILITÉS VISUELLES ► Avec votre doigt, tracez la progression de l'émergence des feuilles, de la feuille numéro 29 à la feuille numéro 28, puis 27, et ainsi de suite. Quel est le schéma de l'émergence? Selon ce schéma phyllotaxique, indiquez les deux primordiums foliaires entre lesquels le prochain primordium émergera.

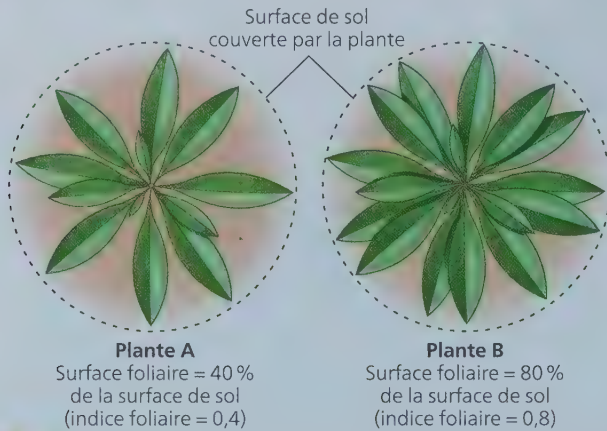
où la lumière du soleil de forte intensité peut endommager les feuilles, la disposition opposée des feuilles, qui produisent ainsi plus d'ombre, peut s'avérer un avantage.

Dans une communauté, la superficie totale de la portion foliaire de toutes les plantes, depuis la couche supérieure de végétation jusqu'à la couche inférieure, influe sur la productivité de chaque plante. Lorsqu'il y a plusieurs couches de végétation, l'ombre sous laquelle se trouvent les feuilles du bas est si dense que la photosynthèse qui s'y effectue est moindre que la respiration. Lorsqu'il en est ainsi, les feuilles ou les branches non productives subissent la mort cellulaire programmée (apoptose) et finissent par tomber. Ce phénomène porte le nom d'*élagage naturel*.

Les caractéristiques qui permettent à une plante de réduire l'ombre qu'elle se fait augmentent le captage de la lumière. Une mesure utile à cet égard est l'*indice foliaire*, qui se définit comme le rapport de la surface totale supérieure des feuilles d'une plante ou d'une culture entière sur la surface de terre où la plante ou la culture se développe (figure 36.4). Des valeurs d'indice foliaire allant jusqu'à 7 sont courantes pour de nombreuses cultures matures, mais, en agriculture, il y a peu d'avantages à atteindre des indices foliaires supérieurs à cette valeur. Augmenter le nombre de feuilles accroît l'ombrage sur les feuilles inférieures au point où survient l'élagage naturel.

L'orientation des feuilles constitue un autre facteur qui influe sur le captage de la lumière. Certains végétaux orientent leurs feuilles horizontalement, tandis que d'autres, comme les graminées, les orientent verticalement. Dans des conditions de faible luminosité, les feuilles horizontales captent la lumière beaucoup plus efficacement que les feuilles verticales. Dans les pâturages

▼ **Figure 36.4 L'indice foliaire.** L'indice foliaire d'une plante est le rapport de la surface supérieure totale des feuilles sur la surface de sol couverte par la plante, comme le montre l'illustration de deux plantes vues du dessus. Quand les couches de feuilles sont nombreuses, l'indice foliaire peut facilement dépasser 1.



? Un indice foliaire plus élevé augmente-t-il toujours la photosynthèse ? Expliquez votre réponse.

ou d'autres régions ensoleillées, cependant, l'orientation horizontale risque d'exposer les feuilles du haut à une lumière trop intense, et, ce faisant, d'endommager les feuilles et de réduire la photosynthèse. Par contre, si les feuilles de la plante sont presque verticales, les rayons lumineux sont alors essentiellement parallèles aux surfaces des feuilles, de sorte qu'aucune feuille ne reçoit trop de lumière, et celle-ci pénètre plus en profondeur vers les feuilles du bas.

Favoriser la photosynthèse ou prévenir la perte d'eau : un compromis à trouver

La grande surface de la plupart des feuilles favorise l'exposition à la lumière, et donc son absorption, tandis que l'ouverture des stomates permet la diffusion du CO_2 dans les tissus photosynthétiques. Lorsque les stomates sont ouverts, toutefois, ils laissent l'eau s'échapper de la plante. En fait, on estime que l'évaporation par les stomates causerait 90 % des pertes d'eau d'une plante. Les adaptations des pousses sont donc des compromis servant à la fois à favoriser la photosynthèse et à prévenir la perte d'eau, surtout dans les environnements où l'eau se fait rare. Plus loin dans le présent chapitre, nous verrons comment la régulation de l'ouverture des stomates permet aux plantes d'améliorer l'absorption de CO_2 tout en réduisant au minimum la perte d'eau.

L'architecture des racines et l'acquisition de l'eau et des minéraux

Tout comme le CO_2 et la lumière du soleil sont des ressources exploitées par le système caulinaire, le sol contient des ressources exploitées par le système racinaire. Les végétaux peuvent adapter l'architecture et la physiologie de leurs racines pour tirer profit des parcelles de terrain contenant des nutriments accessibles dans le sol. Les racines de nombreux végétaux, par exemple, traversent directement les poches de sol pauvre en nitrates au lieu de s'y ramifier. En revanche, quand elles rencontrent une poche de sol riche en nitrates, elles s'y ramifient souvent de façon importante. Par ailleurs, lorsqu'elles rencontrent

des concentrations élevées de nitrates, les cellules des racines synthétisent en grande quantité les protéines qui participent au transport et à l'assimilation de ces ions. Par conséquent, la plante consacre une plus grande partie de sa masse pour exploiter une parcelle riche en nitrates, et les cellules absorbent les nitrates plus efficacement.

Il existe par ailleurs un mécanisme physiologique fascinant qui réduit la compétition dans le système racinaire d'une plante, contribuant ainsi à améliorer l'absorption des nutriments moins abondants. Par exemple, des boutures de stolons d'herbe aux bisons (*Buchloe dactyloides*) produisent moins de racines et des racines plus courtes en présence de boutures du même plant qu'ils ne le font en présence de boutures d'un autre plant d'herbe aux bisons. Les chercheurs poursuivent leurs travaux pour découvrir comment la plante distingue le soi du non-soi.

Les racines forment également des associations mutuellement bénéfiques avec des microorganismes qui leur permettent d'exploiter le sol plus efficacement. Ainsi, l'évolution d'associations symbiotiques appelées **mycorhizes** entre des eumycètes et les racines des végétaux a été une étape importante dans la réussite de la colonisation du milieu terrestre par les plantes vasculaires, notamment en raison des sols pauvres disponibles à cette époque. Les hyphes mycorrhiziennes dotent les racines des eumycètes et des végétaux d'une grande surface permettant d'absorber l'eau et les minéraux, particulièrement les phosphates. Le rôle des mycorhizes dans la nutrition des végétaux sera abordé plus en profondeur au concept 37.3.

Une fois acquises, les ressources doivent être transportées vers d'autres parties de la plante qui en ont besoin. Dans la prochaine section, nous examinerons les processus et les voies qui permettent aux ressources comme l'eau, les minéraux et les glucides d'être transportées dans toute la plante.

RETOUR SUR LE CONCEPT 36.1

1. Pourquoi le transport sur de longues distances est-il important pour les plantes vasculaires ?
2. Certaines plantes peuvent détecter l'augmentation de l'intensité de la lumière réfléchiée par les feuilles de plantes voisines envahissantes. Cette détection provoque l'allongement de la tige, la production de feuilles dressées et la diminution des ramifications latérales. Comment ces réactions aident-elles la plante à affronter la compétition avec les autres plantes ?
3. **ET SI ?** ► Si on taillait les apex des tiges d'une plante, quel serait l'effet à court terme sur sa ramification et sur son indice foliaire ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 36.2

Différents mécanismes transportent les substances sur de courtes et de longues distances

Il n'est pas surprenant que les végétaux emploient une variété de processus de transport, car les substances qui se déplacent dans les plantes sont très variées, tout comme les distances et les

barrières qu'elles doivent franchir. Cependant, avant de nous pencher sur ces processus, nous devons examiner les deux principales voies de transport : l'apoplasme et le symplasme.

L'apoplasme et le symplasme : des ensembles continus pour le transport

Les tissus végétaux comportent deux compartiments principaux : l'apoplasme et le symplasme. L'**apoplasme** est constitué de tout ce qui est extérieur aux membranes plasmiques des cellules vivantes et comprend les parois cellulaires, les espaces extracellulaires et l'intérieur des cellules mortes telles que les éléments de vaisseau et les trachéides (voir la figure 35.10). Le **symplasme** comprend la masse entière du cytosol de toutes les cellules vivantes d'une plante, dont les cellules adjacentes, de même que les plasmodesmes, les canaux cytoplasmiques qui les relient.

La structure des compartiments des végétaux détermine trois voies pour le transport vers un tissu ou un organe : la voie de l'apoplasme, la voie du symplasme et la voie transmembranaire (figure 36.5). Dans la *voie de l'apoplasme*, l'eau et les solutés (substances chimiques dissoutes) se déplacent le long du continuum des parois cellulaires et des espaces extracellulaires. Dans la *voie du symplasme*, l'eau et les solutés se déplacent le long du continuum du cytosol. Cette voie oblige les substances à traverser une membrane plasmique une fois : lorsqu'elles pénètrent dans la plante. Après avoir pénétré dans une cellule, les substances peuvent se déplacer d'une cellule à l'autre par les plasmodesmes. Dans la *voie transmembranaire*, l'eau et les solutés sortent d'une cellule, en traversant la paroi cellulaire, et pénètrent dans la cellule voisine, qui peut les faire passer à la cellule suivante de la même manière. Dans cette voie, les substances doivent donc traverser continuellement les membranes plasmiques, en sortant d'une cellule pour pénétrer dans la suivante. Ces trois voies ne sont pas mutuellement exclusives, et certaines substances peuvent utiliser plus d'une voie à divers degrés.

Le transport des solutés sur de courtes distances à travers les membranes plasmiques

Chez les végétaux comme chez tout organisme, c'est la perméabilité sélective de la membrane plasmique qui régule le transport des substances sur de courtes distances à travers cette membrane (voir le concept 7.2). Les végétaux ont eux aussi des mécanismes de transport actif et de transport passif, et les membranes de leurs cellules sont munies de pompes et de protéines de transport

(canaux, transporteurs et cotransporteurs) qui sont comparables, *de façon générale*, à celles des membranes des cellules animales. Il existe toutefois des différences *spécifiques* entre les mécanismes de transport transmembranaire des cellules végétales et ceux des cellules animales. Dans la présente section, nous examinerons quelques-unes de ces différences.

Contrairement à ce qui se passe dans les cellules animales, ce sont les ions hydrogène (H^+) plutôt que les ions sodium (Na^+) qui jouent un rôle de premier plan dans les principaux processus de transport des cellules végétales. Par exemple, dans les cellules végétales, le potentiel de membrane (la différence de potentiel électrique à travers la membrane) est généré surtout grâce au pompage d'ions H^+ par les pompes à protons (figure 36.6a), plutôt qu'au pompage d'ions Na^+ par les pompes à sodium et à potassium. De plus, chez les végétaux, les H^+ sont le plus souvent déplacés par cotransport, alors que chez les animaux, ce sont les Na^+ qui sont généralement déplacés par cotransport. Au cours du cotransport, les cellules végétales utilisent l'énergie du gradient de H^+ et le potentiel de membrane pour amorcer le transport actif de nombreux solutés différents. Par exemple, le cotransport avec H^+ est responsable de l'absorption des solutés neutres, comme le saccharose, par les cellules du phloème et d'autres cellules végétales. Un cotransporteur de H^+ et de saccharose couple le déplacement du saccharose à l'encontre de son gradient de concentration grâce au déplacement des ions H^+ dans le sens de leur gradient électrochimique (figure 36.6b). Le cotransport avec les H^+ facilite également le déplacement des ions, comme dans l'absorption des nitrates (NO_3^-) par les cellules des racines (figure 36.6c).

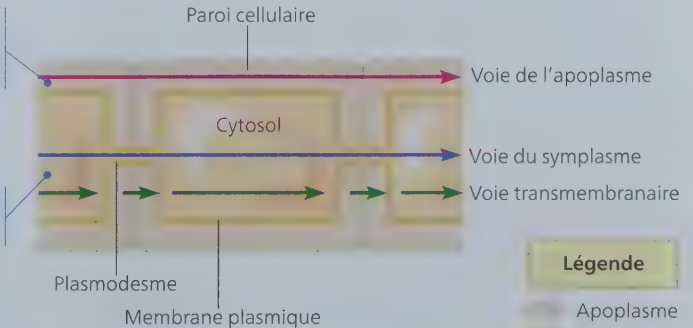
Les membranes des cellules végétales possèdent également des canaux ioniques qui ne laissent passer que certains ions (figure 36.6d). Comme dans les cellules animales, la plupart des canaux possèdent des ouvertures contrôlées, qui s'ouvrent ou se ferment en réaction à des stimulus tels que des substances chimiques, la pression ou la différence de potentiel électrique. Nous verrons plus loin de quelle façon la régulation des canaux ioniques à potassium (K^+) présents dans les membranes des cellules stomatiques (cellules de garde) permet l'ouverture ou la fermeture des stomates. Les canaux ioniques interviennent également dans la production de signaux électriques analogues aux potentiels d'action chez les animaux (voir le concept 48.2). Toutefois, ces signaux sont 1 000 fois plus lents et emploient des canaux anioniques activés par des ions Ca^{2+} plutôt que des canaux ioniques à sodium (Na^+) utilisés dans les cellules animales.

► **Figure 36.5** Les compartiments et les voies cellulaires pour le transport sur une courte distance.

Certaines substances peuvent utiliser plus d'une voie de transport.

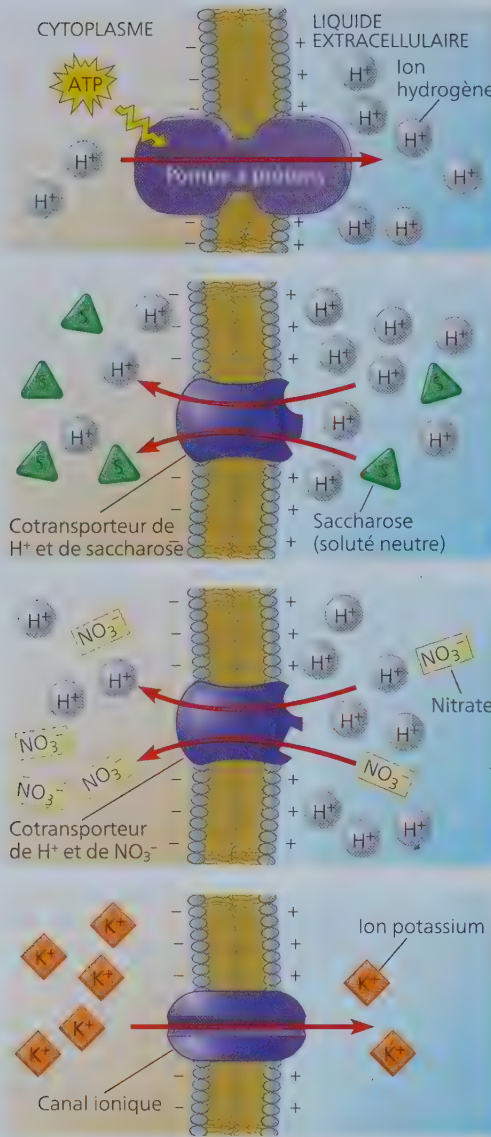
L'apoplasme est l'ensemble continu des parois cellulaires et des espaces extracellulaires.

Le symplasme est le réseau continu des cytosols, que relient les plasmodesmes.



► **Figure 36.6** Le transport des solutés à travers les membranes plasmiques des cellules végétales.

? Supposez qu'une cellule végétale possède les quatre protéines de transport de membrane plasmique illustrées ci-contre et supposez également que vous ayez un inhibiteur spécifique pour chacune de ces protéines. Selon vous, quel serait l'effet de chaque inhibiteur sur le potentiel de membrane de la cellule ?



(a) **Les ions H^+ et le potentiel de membrane.**

Les membranes plasmiques des cellules végétales utilisent des pompes à protons activées par l'ATP pour expulser les H^+ de la cellule. Ces pompes contribuent au potentiel de membrane et à l'établissement d'un gradient de pH à travers la membrane. Ces deux formes d'énergie potentielle peuvent effectuer le transport des solutés.

(b) **Les ions H^+ et le cotransport des solutés neutres.**

Les solutés neutres comme les glucides peuvent être acheminés vers les cellules végétales par cotransport avec des ions H^+ . Les cotransporteurs de H^+ et de saccharose, par exemple, jouent un rôle déterminant en acheminant les glucides vers le phloème avant le transport de ces glucides dans toute la plante.

(c) **Les ions H^+ et le cotransport des ions.**

Les mécanismes de cotransport qui font intervenir les H^+ participent également à la régulation du flux des ions à travers les membranes. Par exemple, les cotransporteurs de H^+ et de NO_3^- dans les membranes plasmiques des cellules des racines sont importants pour l'absorption de NO_3^- par les racines des plantes.

(d) **Les canaux ioniques.**

Les canaux ioniques des végétaux ouvrent et ferment en réaction à une différence de potentiel électrique, à l'étirement de la membrane et à des facteurs chimiques. Lorsqu'ils sont ouverts, les canaux ioniques permettent à des ions spécifiques de diffuser à travers les membranes. Par exemple, un canal ionique à K^+ participe à la libération de K^+ par les cellules stomatiques quand les stomates ferment.

Le transport de l'eau sur de courtes distances à travers les membranes plasmiques

L'**osmose**, ou la diffusion de l'eau libre (c'est-à-dire l'eau qui n'est pas liée aux solutés ou aux surfaces) à travers une membrane, permet à une cellule d'absorber ou de perdre de l'eau (voir la figure 7.12). La propriété physique qui prévoit la direction du déplacement de l'eau est appelée **potentiel hydrique**, une valeur qui inclut les effets de la concentration des solutés et de la pression physique. L'eau libre circule de l'endroit où le potentiel hydrique est le plus élevé vers l'endroit où le potentiel hydrique est le plus bas, s'il n'y a pas de barrière à son écoulement. Le terme *potentiel* dans l'expression *potentiel hydrique* fait référence à l'énergie potentielle de l'eau, c'est-à-dire la capacité de l'eau à effectuer un travail lorsqu'elle se déplace d'un endroit où le potentiel hydrique est élevé vers un endroit où le potentiel hydrique est faible. Par exemple, si une cellule végétale ou une

graine est immergée dans une solution dont le potentiel hydrique est plus élevé que celui de la cellule, l'eau se déplacera vers la cellule ou la graine et y entrera, provoquant leur expansion. L'expansion d'une cellule végétale ou d'une graine peut exercer une force très puissante. Par exemple, les racines d'un arbre peuvent finir par briser le béton d'un trottoir si leurs cellules enflent, et l'expansion de graines céréalières dans la cale d'un navire en mauvais état peut littéralement briser la coque du navire et le faire couler. Compte tenu de l'immense force que peut exercer la simple expansion des graines, il est intéressant de se demander si l'absorption de l'eau par les graines est un processus actif. C'est cette question que vous examinerez dans la rubrique **Habilités scientifiques**. Plus précisément, vous étudierez l'effet de la température sur le processus d'expansion.

L'abréviation du potentiel hydrique est la lettre grecque psi (Ψ). Les biologistes mesurent le Ψ en unités de pression appelées **mégapascals** (MPa). Par définition, la valeur zéro ($\Psi = 0$ MPa)

Calculer et interpréter des coefficients de température

■ L'ABSORPTION INITIALE D'EAU PAR DES GRAINES DÉPEND-ELLE DE LA TEMPÉRATURE ? ■

Une des façons de répondre à cette question est de faire tremper des graines dans de l'eau à différentes températures et de mesurer la vitesse d'absorption de l'eau par les graines à chaque température. Les données peuvent ensuite servir à calculer le coefficient de température, Q_{10} , défini comme le facteur par lequel la vitesse de la réaction (ou du processus) physiologique augmente lorsque la température augmente de 10 °C :

$$Q_{10} = \left(\frac{k_2}{k_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

où t_2 est la température la plus élevée (°C), t_1 , la température la plus basse, k_2 , la vitesse de la réaction (du processus) à la température t_2 , et k_1 , la vitesse de la réaction (du processus) à la température t_1 . (Si $t_2 - t_1 = 10$, comme ici, le calcul est simplifié.)

On peut utiliser les valeurs de Q_{10} pour faire des déductions au sujet du processus physiologique à l'étude. Les processus chimiques (métaboliques) durant lesquels les changements de forme des protéines sont importants dépendent en grande partie de la température et ils ont un Q_{10} (coefficient de température) plus élevé, proche de 2 ou 3. Par contre, de nombreux paramètres physiques (mais pas tous) sont relativement indépendants de la température et leur Q_{10} est plus proche de 1. Par exemple, le Q_{10} du changement de viscosité de l'eau est de 1,2-1,3. Dans le présent exercice, vous allez calculer le Q_{10} à partir de données obtenues sur des graines de radis (*Raphanus sativum*) et déterminer si l'absorption initiale d'eau par les graines est un processus physique ou chimique.

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont pesé des échantillons de graines de radis et les ont immergés dans de l'eau à quatre températures différentes. Après 30 minutes, ils ont retiré les graines de l'eau, les ont séchées et les ont pesés une seconde fois. Ensuite, pour chaque échantillon, ils ont calculé le pourcentage d'augmentation de la masse dû à l'absorption d'eau.

■ RÉSULTATS ■

Température	% d'augmentation de la masse dû à l'absorption d'eau après 30 minutes
5 °C	18,5
15 °C	26,0
25 °C	31,0
35 °C	36,2

Source des données: J. B. Murphy et T. L. Noland. Temperature effects on seed imbibition and leakage mediated by viscosity and membranes, *Plant Physiology* 69: 428-431 (1982).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- D'après les données du tableau, l'absorption d'eau par les graines de radis varie-t-elle en fonction de la température ? Quelle est la relation entre la température et l'absorption d'eau ?
- (a) À partir des données pour les températures de 35 °C et de 25 °C, calculez le Q_{10} pour l'absorption d'eau par les graines de radis. Refaites le même calcul, mais avec les températures de 25 °C et de 15 °C, puis avec les températures de 15 °C et de 5 °C. (b) Quel est le Q_{10} moyen ? (c) Vos résultats donnent-ils à penser que l'absorption d'eau par les graines de radis est essentiellement un processus physique ou bien un processus chimique (métabolique) ? (d) Étant donné que le Q_{10} du changement de viscosité de l'eau est de 1,2-1,3, est-il possible que le faible lien entre la température et l'absorption de l'eau par les graines témoigne du faible lien entre la température et la viscosité de l'eau ?
- Outre la température, quelles autres variables indépendantes pourriez-vous modifier pour vérifier si le gonflement des graines de radis est essentiellement un processus physique ou essentiellement un processus chimique ?
- Diriez-vous que la croissance d'une plante a probablement un Q_{10} proche de 1 ou proche de 3 ? Pourquoi ?

est attribuée au potentiel hydrique de l'eau pure dans un récipient ouvert à l'air libre dans des conditions normales (au niveau de la mer et à température ambiante). Ainsi, 1 MPa équivaut à environ 10 fois la pression atmosphérique au niveau de la mer. La pression interne dans une cellule végétale vivante due à l'absorption d'eau par osmose est d'environ 0,5 MPa, soit environ 2 fois la pression avec laquelle on gonfle un pneu d'automobile.

L'influence des solutés et de la pression sur le potentiel hydrique

La concentration de solutés et la pression physique sont les deux principaux déterminants du potentiel hydrique d'une plante hydratée, comme le montre l'équation du potentiel hydrique :

$$\Psi = \Psi_o + \Psi_p$$

où Ψ est le potentiel hydrique, Ψ_o , le potentiel osmotique, et Ψ_p , le potentiel de pression. Le **potentiel osmotique** ou potentiel de soluté (Ψ_o) d'une solution est directement proportionnel

à sa concentration molaire volumique (ou molarité). Chez les végétaux, les solutés sont généralement des ions minéraux et des glucides. Par définition, le Ψ_o de l'eau pure est égal à 0*. Quand on ajoute des solutés, ils se lient à des molécules d'eau. Par conséquent, le nombre de molécules d'eau libre diminue, ce qui réduit la capacité de l'eau de se déplacer et d'effectuer un travail. De cette façon, une augmentation de la concentration de solutés a un effet négatif sur le potentiel hydrique ; c'est pour cette raison que le Ψ_o d'une solution est toujours exprimé par un nombre négatif. Par exemple, une solution de 0,1 mol/L d'un

* La contrainte de la convention qui fixe le Ψ_o à 0 MPa conduit à une aberration pour les physiciens. En effet, des valeurs négatives de pression apparaissent dans les mesures et les calculs. Or, selon les physiciens, la pression négative n'existe pas et, par conséquent, on ne peut pas la mesurer. On aurait pu éviter ce problème si l'on avait donné au Ψ de référence une valeur conventionnelle supérieure à zéro et prenant en compte la pression atmosphérique et la pression exercée par la paroi du récipient. Comme aucun auteur ne propose une valeur de ce genre, nous devons pour le moment respecter la convention, malgré ses écueils.

glucide a un Ψ_O de $-0,23$ MPa. À mesure que la concentration de solutés augmente, le Ψ_O devient plus négatif.

Le **potentiel de pression** (Ψ_P) est la pression physique exercée sur une solution. Contrairement au Ψ_O , le Ψ_P peut être positif ou négatif par rapport à la pression atmosphérique. Par exemple, une solution aspirée dans une seringue est sous pression négative, tandis qu'une solution expulsée par une seringue est sous pression positive. L'eau contenue dans les cellules vivantes subit habituellement une pression positive causée par l'absorption de l'eau par osmose. En particulier, le **protoplaste** (la partie vivante de la cellule, qui comprend également la membrane plasmique) exerce une pression sur la paroi cellulaire, créant une **pression de turgescence**. L'effet de poussée résultant de cette pression interne, comparable à l'air dans un pneu gonflé, est indispensable au fonctionnement de la plante parce qu'elle contribue à maintenir la rigidité des tissus végétaux et sert également de force motrice pour l'élongation cellulaire. À l'opposé, l'eau contenue dans les cellules mortes et creuses du xylème (trachéides et éléments de vaisseau) d'une plante est souvent sous un potentiel de pression (tension) négatif inférieur à $-2,0$ MPa.

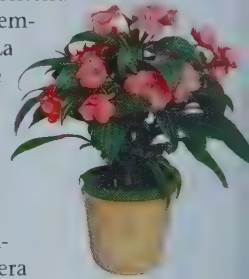
En apprenant à vous servir de l'équation du potentiel hydrique, souvenez-vous du principe fondamental suivant : *l'eau circule de l'endroit où le potentiel hydrique est le plus élevé vers l'endroit où le potentiel hydrique est le plus bas*.

Le déplacement de l'eau à travers les membranes de cellules végétales

Voyons maintenant comment le potentiel hydrique influe sur l'absorption et la perte d'eau dans les cellules végétales vivantes. Dans un premier temps, imaginons une cellule **flasque** (molle), à la suite de la perte d'eau. Son Ψ_P est de 0 MPa. Supposons que cette cellule baigne dans une solution dont la concentration de solutés est plus élevée (potentiel osmotique plus négatif) que

celle de la cellule (**figure 36.7a**). Comme la solution externe a le potentiel hydrique le plus faible (plus négatif), l'eau sortira de la cellule. Il se produira ainsi une **plasmolyse**, c'est-à-dire que le protoplaste de la cellule rétrécira et que sa membrane plasmique s'éloignera de la paroi cellulaire. Plaçons maintenant cette cellule flasque dans de l'eau pure ($\Psi = 0$ MPa ; **figure 36.7b**). La présence de solutés dans la cellule rend le potentiel hydrique de cette dernière plus faible que celui du milieu environnant (l'eau). L'eau entre alors dans la cellule par osmose. Le contenu cellulaire se met à gonfler et pousse la membrane plasmique contre la paroi cellulaire. La paroi, partiellement élastique, exerce une pression de turgescence et confine ainsi le protoplaste comprimé. Lorsque cette pression sera suffisante pour s'opposer à l'entrée d'eau dans la cellule en raison de la présence des solutés, le Ψ_P et le Ψ_O auront la même valeur, et le Ψ sera égal à 0. Le potentiel hydrique du contenu cellulaire égalera celui du milieu extracellulaire (0 MPa dans cet exemple). Un équilibre dynamique sera atteint, ce qui fera cesser tout déplacement *net* de l'eau.

Contrairement à la cellule flasque, la cellule à paroi dont la concentration en solutés est supérieure à celle de son milieu environnant est **turgescence**, c'est-à-dire très ferme. Lorsque les cellules turgescences dans un tissu non ligneux poussent les unes contre les autres, le tissu est renforcé. Le **flétrissement** d'un plant montre les conséquences d'une perte de turgescence, lorsque les feuilles et les tiges commencent à se faner à la suite de la perte d'eau par les cellules.

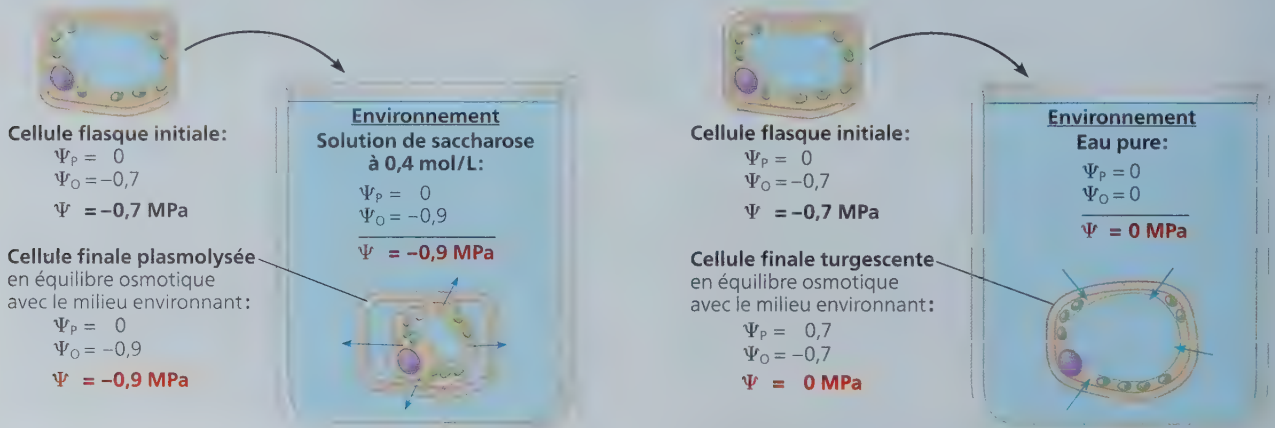


Turgescence



Flétri

▼ **Figure 36.7** Les cellules végétales et la diffusion de l'eau. Dans ces deux expériences, des cellules flasques (cellules dans lesquelles le protoplaste est en contact avec la paroi des cellules, mais n'exerce pas de pression de turgescence) sont placées dans deux milieux différents. Les flèches bleues indiquent la direction du déplacement net de l'eau dans les conditions initiales.



(a) **Conditions initiales:** Ψ intracellulaire $>$ Ψ extracellulaire. Le protoplaste perd de l'eau, et la cellule subit une plasmolyse. Quand celle-ci est terminée, le potentiel hydrique de la cellule est identique à celui du milieu environnant.

(b) **Conditions initiales:** Ψ intracellulaire $<$ Ψ extracellulaire. Grâce à l'osmose, l'eau pénètre dans la cellule et la rend turgescence. Lorsque la pression exercée par la paroi cellulaire élastique vers l'intérieur de la cellule compense cette tendance qu'a l'eau de pénétrer dans la cellule, le potentiel hydrique de la cellule devient identique à celui du milieu environnant. (La variation du volume de la cellule est amplifiée dans cette illustration.)

Les aquaporines : l'aide à la diffusion de l'eau

Une différence dans le potentiel hydrique détermine la *direction* du déplacement de l'eau à travers les membranes, mais comment les molécules d'eau traversent-elles ces membranes ? En fait, les molécules d'eau sont suffisamment petites pour diffuser à travers la bicouche de phospholipides, bien que l'intérieur de cette bicouche soit hydrophobe. Cependant, leur déplacement à travers les membranes biologiques est trop rapide pour s'expliquer uniquement par la diffusion simple. De fait, le transport des molécules d'eau à travers les membranes s'effectue avec l'aide de protéines de transport appelées **aquaporines** (voir la figure 7.1 et le concept 7.2). Ces canaux sélectifs, qui peuvent s'ouvrir et se fermer, influent sur la *vitesse* à laquelle l'eau traverse la membrane par osmose. Leur perméabilité est réduite par les augmentations de Ca^{2+} ou les diminutions du pH du cytosol.

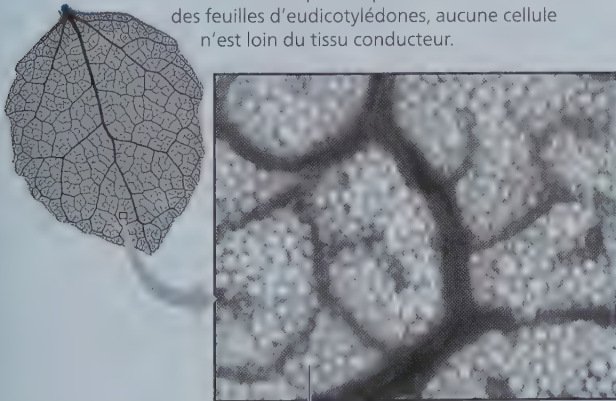
Le transport sur de longues distances : le rôle du courant de masse

La diffusion est un mécanisme de transport efficace à l'échelle cellulaire. Cependant, elle s'effectue beaucoup trop lentement pour permettre le transport de substances sur de longues distances. Bien que la diffusion d'une extrémité à l'autre d'une cellule s'effectue en quelques secondes, la diffusion des racines jusqu'à la cime d'un séquoia prendrait plusieurs siècles. C'est plutôt le **courant de masse** qui assure le transport sur de longues distances. Le courant de masse désigne le déplacement de liquides sous l'effet d'un gradient de pression. Ce courant de substances se produit toujours de la pression la plus élevée vers la pression la plus faible. Contrairement à l'osmose, le courant de masse est indépendant de la concentration de solutés.

Grâce à ce courant, l'eau et les solutés se déplacent sur de longues distances dans des cellules spécialisées des tissus conducteurs, plus précisément dans les trachéides et les vaisseaux du xylème ainsi que dans les éléments de tube criblé du phloème. Dans les feuilles, la nervation (disposition des nervures) fait en sorte qu'aucune cellule n'est séparée du tissu conducteur par plus de quelques cellules (**figure 36.8**).

▼ Figure 36.8 La nervation d'une feuille de peuplier faux-tremble.

Grâce à la ramification de plus en plus fine des nervures des feuilles d'eudicotylédones, aucune cellule n'est loin du tissu conducteur.



HABILITÉS VISUELLES ► Dans cette feuille, quel est le nombre maximum de cellules entre une cellule du mésophylle et une nervure ?

La structure des cellules conductrices du xylème et du phloème contribue au courant de masse. Les trachéides matures et les éléments de vaisseau sont des cellules mortes, et, par conséquent, elles ne contiennent pas de cytoplasme ; par ailleurs, le cytoplasme des éléments de tube criblé est presque dépourvu d'organites internes (voir la figure 35.10). Si le drain de votre évier a déjà été partiellement bouché, vous avez pu constater que la vitesse d'écoulement de l'eau dépendait du diamètre du tuyau d'évacuation ; les déchets de nourriture réduisent le diamètre efficace du tuyau. Cette analogie aide à comprendre comment la structure des cellules végétales spécialisées dans le courant de masse est compatible avec leur fonction. De la même façon que pour la désobstruction d'un évier de cuisine, l'absence ou la faible quantité de cytoplasme dans la « plomberie » d'une plante facilite le passage du courant de masse dans le xylème et le phloème, tout comme les plaques perforées aux extrémités des éléments de vaisseau et les plaques criblées poreuses qui joignent les éléments de tube criblé.

La diffusion, le transport actif et le courant de masse agissent de concert pour transporter les ressources partout dans la plante. Par exemple, le courant de masse induit par une différence de pression est le mécanisme de transport sur de longues distances des glucides dans le phloème, mais le transport actif des glucides à l'échelle cellulaire maintient cette différence de pression. Dans les trois prochaines sections, nous allons étudier plus en détail le transport de l'eau et des minéraux des racines jusqu'aux parties aériennes, la régulation de la transpiration et le transport des glucides.

RETOUR SUR LE CONCEPT 36.2

1. Si une cellule végétale immergée dans de l'eau pure a un Ψ_o de $-0,7$ MPa et un Ψ de 0 MPa, quel est son Ψ_p ? Si on plaçait la même cellule dans un bécher ouvert contenant une solution dont le Ψ est de $-0,4$ MPa, quel serait le Ψ_p cellulaire à l'équilibre ?
2. Comment la réduction du nombre de canaux d'aquaporines influence-t-elle sur la capacité d'une cellule végétale à s'adapter à de nouvelles conditions osmotiques ?
3. Si les trachéides et les éléments de vaisseau étaient vivants à maturité, comment cela influencerait-il sur le transport de l'eau sur de longues distances ? Expliquez votre réponse.
4. **ET SI ?** ► Qu'arriverait-il si on plaçait des protoplastes végétaux dans l'eau pure ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 36.3

L'eau et les minéraux absorbés par les racines montent dans le xylème jusqu'aux pousses sous l'effet de la transpiration

Imaginez-vous en train de peiner pour monter en haut d'un escalier un contenant de 19 L rempli d'eau et pesant 19 kg, et imaginez que vous faites ce déplacement 40 fois par jour.

Considérez alors le fait qu'un arbre de taille moyenne, même s'il n'a ni cœur ni muscles, transporte chaque jour et sans effort à peu près autant d'eau. Comment les arbres accomplissent-ils un tel exploit ? Pour répondre à cette question, nous allons suivre chaque étape du parcours de l'eau et des minéraux, depuis les racines jusqu'aux feuilles.

L'absorption de l'eau et des minéraux par les cellules des racines

Bien que toutes les cellules végétales vivantes absorbent les nutriments à travers leurs membranes plasmiques, les cellules près de l'apex des racines sont particulièrement importantes, car c'est là que s'effectue la majeure partie de l'absorption de l'eau et des minéraux. Dans cette région, les cellules de l'épiderme sont perméables à l'eau ; elles sont nombreuses à se différencier en poils absorbants. Ces derniers sont des cellules modifiées qui comptent pour beaucoup dans l'absorption de l'eau par les racines (voir la figure 35.3). Les poils absorbants absorbent la solution du sol, composée de molécules d'eau et d'ions minéraux dissous qui ne sont pas fortement liés à des particules du sol.

▼ Figure 36.9 Le transport de l'eau et des minéraux des poils absorbants jusqu'au xylème.

HABILETÉS VISUELLES ▶ Étudiez ces schémas, puis expliquez comment la bande de Caspary force l'eau et les minéraux à traverser les membranes plasmiques des cellules de l'endoderme.



1 Voie de l'apoplasme. La paroi hydrophile des poils absorbants permet l'entrée de la solution du sol et ouvre la voie de l'apoplasme. L'eau et les minéraux peuvent alors diffuser dans le cortex en suivant cet ensemble de parois cellulaires et d'espaces extracellulaires.

2 Voie du symplasme. L'eau et les minéraux qui traversent la membrane plasmique des poils absorbants peuvent pénétrer dans le symplasme.

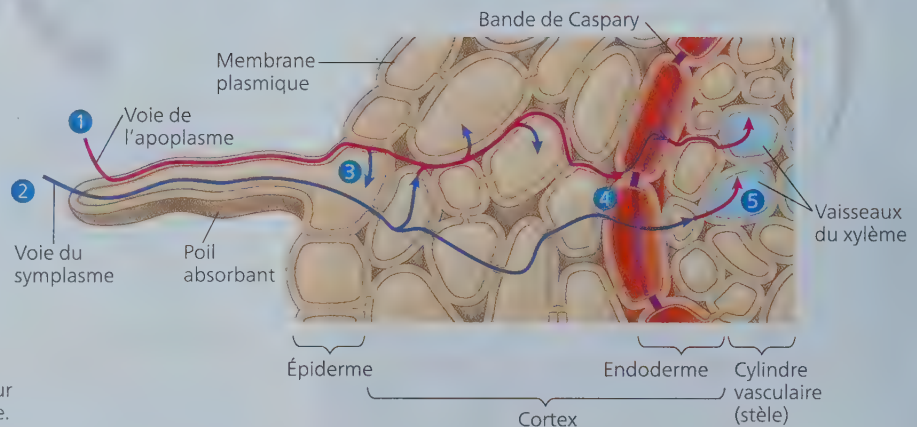
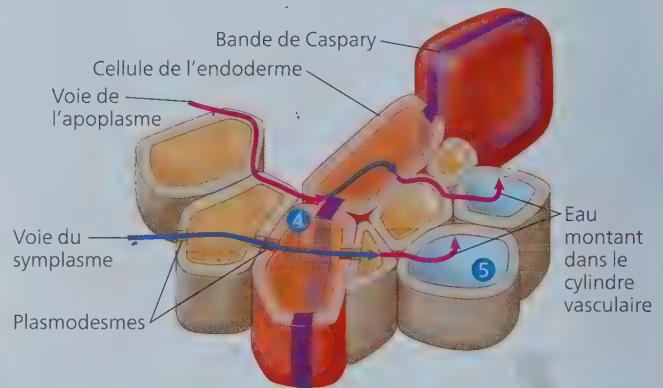
3 Voie transmembranaire. Tandis que la solution du sol circule dans l'apoplasme, certaines molécules d'eau et de minéraux passent dans le protoplasme des cellules de l'épiderme et du cortex, et se déplacent ensuite vers l'intérieur en empruntant la voie du symplasme.

4 Endoderme : la régulation de l'entrée dans le cylindre vasculaire (stèle). Il y a, dans les parois transversale et radiale de chaque cellule endodermique, une ceinture constituée d'une substance cireuse, la bande de Caspary (représentée ici par la bande violette). Cette ceinture bloque le passage de l'eau et des minéraux dissous. Seuls les minéraux dissous qui se trouvent déjà dans le symplasme ou qui empruntent cette voie en traversant la membrane plasmique d'une cellule endodermique peuvent contourner la bande de Caspary et passer dans le cylindre vasculaire (stèle).

Cette solution est attirée dans la paroi hydrophile des cellules épidermiques et circule librement le long des parois cellulaires et des espaces extracellulaires dans le cortex de la racine. L'écoulement augmente le contact des cellules du cortex avec la solution du sol, de sorte que la surface membranaire d'absorption est bien plus grande que la seule surface de l'épiderme. La solution du sol a habituellement une faible concentration en minéraux, mais le transport actif permet aux racines d'accumuler certains minéraux essentiels, comme les ions K^+ , à des concentrations des centaines de fois plus élevées.

Le transport de l'eau et des minéraux dans le xylème

L'eau et les minéraux présents dans le cortex de la racine ne peuvent passer dans le reste de la plante tant qu'ils n'ont pas pénétré dans le xylème du cylindre vasculaire, ou stèle. L'**endoderme**, la couche cellulaire interne du cortex des racines, effectue une dernière sélection des minéraux avant leur passage du cortex vers le cylindre vasculaire (figure 36.9). Lorsqu'ils atteignent l'endoderme, les minéraux qui se trouvent déjà



5 Transport dans le xylème. Les cellules endodermiques et les cellules vivantes du cylindre vasculaire font passer l'eau et les minéraux dans leur paroi (apoplasme). Les éléments de vaisseau du xylème transportent ainsi l'eau et les minéraux par courant de masse jusque dans le système caulinaire.

dans le symplasme traversent les plasmodesmes des cellules endodermiques et pénètrent dans le cylindre vasculaire. Ces minéraux ont déjà fait l'objet d'une sélection lorsqu'ils ont traversé la membrane plasmique pour pénétrer dans le symplasme de l'épiderme ou du cortex.

Les minéraux qui atteignent l'endoderme par la voie de l'apoplasme butent quant à eux contre une barrière qui les empêche de pénétrer dans le cylindre vasculaire. Cette barrière, située dans les parois transversale et radiale de chaque cellule endodermique, est la **bande de Caspary**, une ceinture composée d'une cire, la subérine, qui est imperméable à l'eau et aux minéraux dissous (voir la figure 36.9). La bande de Caspary empêche l'eau et les minéraux d'emprunter la voie de l'apoplasme pour traverser l'endoderme et de pénétrer dans le cylindre vasculaire. Elle force plutôt l'eau et les minéraux, qui se déplacent passivement dans l'apoplasme, à traverser la membrane plasmique *sélectivement perméable* d'une cellule endodermique avant de pouvoir entrer dans le cylindre vasculaire. Ainsi, l'endoderme peut transporter les minéraux nécessaires du sol vers le xylème et retenir à l'extérieur un grand nombre de substances inutiles ou toxiques. L'endoderme empêche également les solutés accumulés dans le xylème de retourner dans la solution du sol.

Le dernier segment de la voie menant du sol au xylème est celui qui permet à l'eau et aux minéraux d'atteindre les trachéides et les éléments de vaisseau du xylème. À maturité, les cellules conductrices ne possèdent pas de protoplastes et, par conséquent, elles font partie de l'apoplasme. Les cellules endodermiques et les cellules vivantes du cylindre vasculaire font passer les minéraux du protoplasme dans leur propre paroi cellulaire. Ce transfert de solutés du symplasme à l'apoplasme s'effectue grâce à des mécanismes de diffusion et de transport actif. L'eau et les minéraux peuvent ensuite pénétrer dans les trachéides et les éléments de vaisseau, où ils sont transportés vers le système caulinare par le courant de masse.

Le transport par courant de masse dans le xylème

L'eau et les minéraux provenant du sol entrent dans la plante par l'épiderme des racines, traversent le cortex des racines et passent dans le cylindre vasculaire. De là, la **sève brute**, soit l'eau et les minéraux dissous présents dans le xylème, est transportée sur de longues distances par le courant de masse jusqu'aux nervures des feuilles. Comme nous l'avons mentionné précédemment, le courant de masse se fait beaucoup plus rapidement que la diffusion ou le transport actif. Les vitesses de pointe dans le transport de la sève brute peuvent varier de 16 à 45 m/h (4 à 13 mm/s) dans les arbres dotés de larges éléments de vaisseau. Le bon état des tiges et des feuilles dépend de la rapidité de fonctionnement de ce système d'approvisionnement en eau et en minéraux.

Le processus de transport de la sève brute implique la perte d'une étonnante quantité d'eau par **transpiration**, c'est-à-dire l'évaporation de l'eau par les feuilles et les autres parties aériennes. Au cours d'une seule saison de croissance, un plant de maïs (*Zea mays*) perd 60 L d'eau par transpiration. Ainsi, au cours d'une seule saison de croissance, la culture d'un hectare de maïs, semé à une densité standard de 60 000 plants par hectare, entraîne une perte d'environ 4 millions de litres d'eau. Si l'eau perdue par transpiration n'est pas remplacée par de l'eau provenant

des racines et amenée par le xylème, les feuilles se dessèchent progressivement et finissent par mourir.

La sève brute réussit à atteindre le sommet des plus grands arbres, lesquels pourraient mesurer jusqu'à environ 120 m. Est-elle *poussée* vers le haut par les racines, ou *aspirée* par les feuilles ? Évaluons la contribution relative de chacun des deux mécanismes.

La pression racinaire pousse la sève brute dans le xylème

Pendant la nuit, lorsqu'il n'y a presque pas de transpiration, les cellules de la racine dépendent encore de l'énergie pour acheminer les minéraux dans le xylème du cylindre vasculaire. Entretemps, la bande de Caspary de l'endoderme empêche les ions de ressortir et de retourner dans le cortex et le sol. L'accumulation de minéraux qui en résulte abaisse le potentiel hydrique dans le cylindre vasculaire. L'eau du cortex y pénètre par osmose, créant une **pression racinaire**, c'est-à-dire une poussée ascendante qui s'exerce sur la sève brute dans le xylème. La pression racinaire peut parfois faire entrer dans les feuilles plus d'eau que celles-ci en ont perdu, ce qui entraîne une **guttation**, c'est-à-dire l'excrétion de gouttelettes d'eau qu'on peut observer le matin à l'extrémité ou sur la bordure des feuilles (**figure 36.10**). Le liquide de la guttation est différent de la rosée, qui est le résultat de la condensation de l'humidité atmosphérique.

Chez la plupart des végétaux, la pression racinaire ne constitue pas le principal mécanisme de la montée de la sève brute dans le xylème. Cette pression peut pousser l'eau sur quelques mètres seulement, au mieux. Les pressions positives produites sont simplement trop faibles pour vaincre la force gravitationnelle de la colonne d'eau dans le xylème, notamment chez les plantes hautes. D'ailleurs, un grand nombre de végétaux ne créent aucune pression racinaire ou ne le font que durant une partie de la saison de croissance. Mais même chez les plantes qui manifestent une guttation, la pression racinaire ne peut suffire à suivre le rythme de la transpiration après le lever du jour. La poussée vers le haut de la sève brute par la pression racinaire est un phénomène moins important que l'effet d'aspiration créé par les feuilles.

L'aspiration de la sève brute du xylème : l'hypothèse de cohésion-tension

Comme nous l'avons vu, la pression racinaire, qui dépend du transport actif des solutés par les végétaux, ne constitue pas la principale force dans la montée de la sève brute dans le xylème. Loin de dépendre de l'activité métabolique des cellules, la majeure partie de la sève brute qui monte dans un arbre n'a même pas

► **Figure 36.10**
La guttation. La pression racinaire expulse l'excès d'eau de cette feuille de fraisier des champs (*Fragaria virginiana*).



besoin des cellules vivantes. Comme l'a démontré Eduard Strasburger en 1891, les tiges feuillues dont la partie inférieure est immergée dans des solutions toxiques de sulfate de cuivre ou d'acide vont facilement faire monter ces poisons si la tige est coupée sous la surface du liquide. En montant, les solutions toxiques tuent toutes les cellules vivantes sur leur passage; une fois arrivées dans les feuilles qui transpirent, elles tuent aussi les cellules de ces feuilles. Néanmoins, comme l'a fait remarquer Strasburger, l'absorption de solutions toxiques et la perte d'eau par les feuilles mortes peuvent se poursuivre pendant des semaines.

En 1894, quelques années après les découvertes de Strasburger, deux scientifiques irlandais, John Joly et Henry Dixon, avancent une hypothèse qui demeure l'explication principale de la montée de la sève brute du xylème. Selon leur **hypothèse de cohésion-tension**, la transpiration crée un effet d'aspiration de la sève brute vers le haut, et la cohésion entre les molécules d'eau transmet le mouvement ascendant sur toute la longueur du xylème, des pousses jusqu'aux racines. Ainsi, la sève brute est normalement sous une pression négative, ou tension. Étant donné que la transpiration est un processus d'« aspiration », notre étude de la montée de la sève brute dans le xylème par le mécanisme de cohésion-tension commence par les feuilles, où la transpiration crée l'effet d'aspiration, et non par les racines.

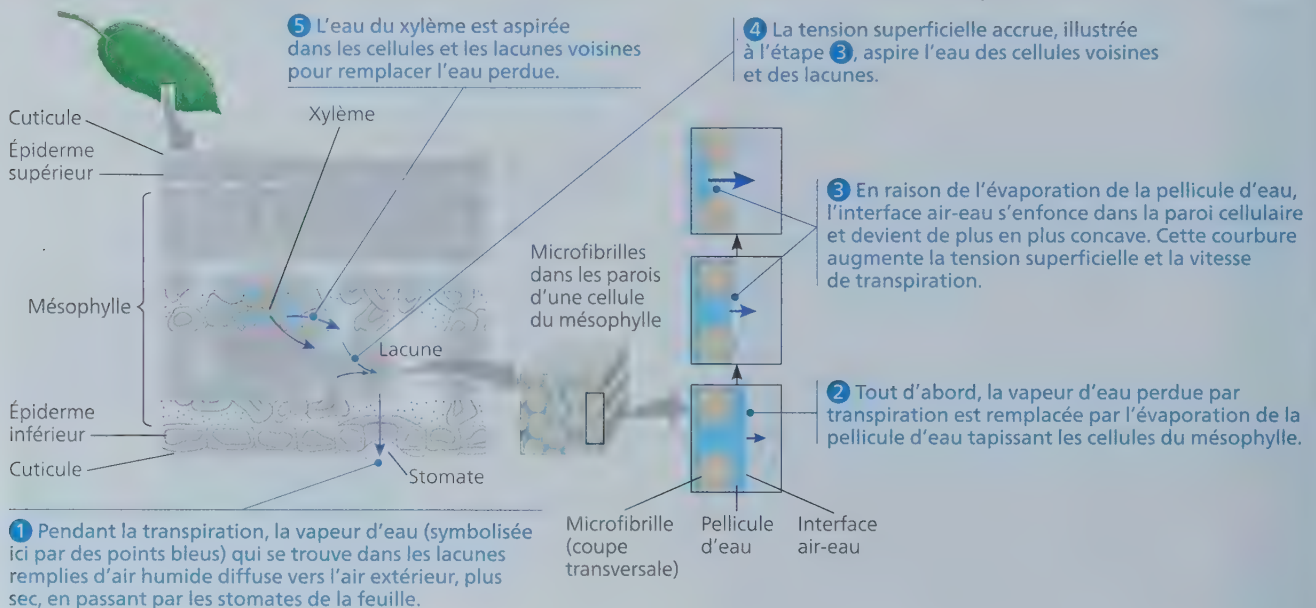
L'effet d'aspiration créé par la transpiration Les stomates, situés à la surface de la feuille, donnent accès à un labyrinthe de lacunes qui permet aux cellules du mésophylle d'entrer en contact avec le CO₂ nécessaire à la photosynthèse. L'air contenu dans les lacunes est saturé en vapeur d'eau, parce qu'il se trouve en contact avec les parois humides des cellules. La plupart du temps, l'air est plus sec à l'extérieur de la feuille, c'est-à-dire que la concentration en eau est plus faible à l'extérieur qu'à l'intérieur de celle-ci. Le potentiel hydrique de la feuille est donc supérieur à celui du milieu environnant. Par conséquent, la vapeur d'eau dans les lacunes d'une feuille diffuse selon son gradient de

potentiel hydrique et quitte la feuille par les stomates. C'est cette perte de vapeur d'eau par diffusion et évaporation que nous appelons *transpiration*.

Mais comment la perte de vapeur d'eau par les feuilles se transforme-t-elle en force d'aspiration qui fait monter l'eau dans la plante? Le potentiel de pression négatif qui fait monter l'eau par le xylème est créé à la surface des parois des cellules du mésophylle dans la feuille (**figure 36.11**). La paroi cellulaire agit comme un réseau de très fins capillaires. L'eau adhère aux microfibrilles de cellulose et aux autres constituants hydrophiles des parois cellulaires. À mesure que l'eau s'évapore de la pellicule d'eau qui tapisse les parois des cellules de mésophylle, l'interface air-eau est déplacée plus loin à l'intérieur de la paroi cellulaire. À cause de la tension superficielle élevée de l'eau, la courbure de l'interface induit une tension, c'est-à-dire un potentiel de pression négatif, dans l'eau. Lorsque la quantité d'eau évaporée augmente encore, la courbure de l'interface air-eau s'accroît, et la pression de l'eau devient de plus en plus négative. Les molécules d'eau des parties plus hydratées de la feuille sont ainsi tirées vers cette région, ce qui réduit la tension. Ces forces d'aspiration sont transférées au xylème parce que chaque molécule d'eau se lie par cohésion à la molécule adjacente au moyen des liaisons hydrogène. Ainsi, l'effet d'aspiration de la transpiration dépend de plusieurs des propriétés particulières de l'eau dont nous avons discuté au concept 3.2: adhérence, cohésion et tension superficielle.

Le rôle du potentiel de pression négatif dans la transpiration correspond à l'équation du potentiel hydrique, parce que ce potentiel *réduit* le potentiel hydrique. Comme l'eau se déplace de l'endroit où le potentiel hydrique est le plus élevé vers celui où il est le plus faible, le potentiel de pression plus négatif à l'interface air-eau fait que l'eau dans les cellules du xylème est « aspirée » dans les cellules du mésophylle qui perdent de l'eau dans les lacunes; cette eau diffuse ensuite à l'extérieur par les

▼ **Figure 36.11** La tension créée par la transpiration et produisant une aspiration. La pression négative (tension) qui se crée à l'interface air-eau dans la feuille constitue le point de départ de l'aspiration créée par la transpiration, qui fait sortir l'eau du xylème.



stomates. Ainsi, la transpiration produit un effet d'aspiration, provoqué par le potentiel hydrique négatif dans les feuilles. L'effet d'aspiration produit par la transpiration sur la sève brute est transmis à partir des feuilles jusqu'aux jeunes racines, et même jusque dans la solution du sol (**figure 36.12**).

La cohésion et l'adhérence de l'eau dans la montée de la sève brute La cohésion et l'adhérence facilitent le transport de l'eau par courant de masse. La cohésion est la force d'attraction entre les molécules d'une même substance. L'eau possède une force de cohésion singulièrement élevée en raison des liaisons hydrogène que chaque molécule d'eau peut établir avec d'autres molécules d'eau. On évalue que la force de cohésion de l'eau dans le xylème lui confère une résistance à la rupture équivalente à celle d'un fil d'acier de diamètre similaire. C'est la cohésion de l'eau qui fait qu'une colonne de sève brute peut être aspirée vers le haut dans le xylème sans que les molécules d'eau se séparent. Les molécules d'eau qui quittent le xylème pour entrer dans la feuille tirent sur les molécules adjacentes. Cet effet d'aspiration est transmis d'une molécule à l'autre jusqu'au bas de la colonne d'eau qui s'est formée dans le xylème. De plus, la forte adhérence des molécules d'eau à la paroi hydrophile des cellules du xylème (attribuable elle aussi aux liaisons hydrogène) aide également à contrer la force gravitationnelle.

L'effet d'aspiration exercé sur la sève crée une tension dans les éléments de vaisseau et les trachéides, qui se comportent comme des tuyaux élastiques. Des pressions positives peuvent faire distendre ces tuyaux élastiques, tandis que la tension fait se rapprocher les parois. Par temps chaud, il est même possible de mesurer la diminution du diamètre d'un tronc d'arbre. Cependant, les épais parois secondaires, qui forment des anneaux peu élastiques empêchant les vaisseaux du xylème de s'affaisser, limitent cette réduction de diamètre, tout comme les anneaux métalliques empêchent le tuyau d'un aspirateur de se déformer. La tension créée par l'effet d'aspiration provoqué par la transpiration réduit suffisamment le potentiel hydrique du xylème des racines pour entraîner un mouvement passif de l'eau du sol, laquelle traverse le cortex des racines pour aller jusqu'au cylindre vasculaire.

L'effet d'aspiration créé par la transpiration ne peut se transmettre aux racines que si la chaîne de molécules d'eau reste intacte. Or, celle-ci peut se rompre à cause de la formation d'une bulle de vapeur d'eau, un phénomène appelé *cavitation*. Ce phénomène est plus commun dans les larges éléments de vaisseau que dans les trachéides, et il peut se produire pendant une sécheresse ou quand la sève brute gèle en hiver. Les bulles d'air créées par la cavitation se dilatent et bloquent les canaux d'eau du xylème. La dilatation rapide des bulles d'air produit des

► **Figure 36.12** La montée de la sève brute. Les liaisons hydrogène permettent la formation d'une chaîne continue de molécules d'eau qui s'étend des feuilles jusqu'au sol.

La force qui fait monter la sève brute dans le xylème est créée par un gradient de potentiel hydrique (Ψ). En ce qui concerne le courant de masse sur de longues distances, le gradient de Ψ est principalement attribuable au gradient de potentiel de pression (Ψ_p). La transpiration provoque une diminution du Ψ_p à l'extrémité du xylème située près de la feuille, qui devient alors inférieur au Ψ_p de l'extrémité située près de la racine. Les valeurs du Ψ montrées à gauche sont des «instantanés». Durant le jour, ces valeurs peuvent varier, mais la direction du gradient du potentiel hydrique demeure la même.

Ψ de l'air extérieur
= -100,0 MPa

Ψ de la feuille
(lacunes)
= -7,0 MPa

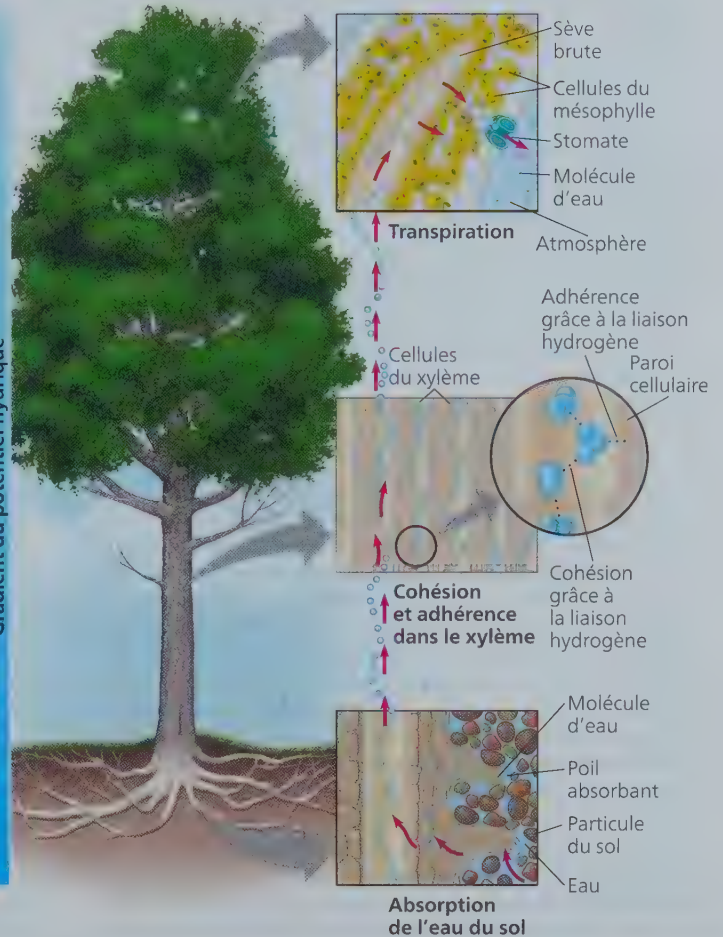
Ψ de la feuille
(parois cellulaires)
= -1,0 MPa

Ψ du xylème
du tronc
= -0,8 MPa

Ψ du xylème
des racines
= -0,6 MPa

Ψ du sol
= -0,3 MPa

Gradient du potentiel hydrique



cliquetis qu'on peut entendre en plaçant un microphone sensible à la surface de la tige.

L'interruption du transport de la sève brute par la cavitation n'est pas toujours permanente. La chaîne de molécules d'eau peut utiliser une voie de contournement par les ponctuations entre les trachéides ou les vaisseaux adjacents (voir la figure 35.10). De plus, la pression racinaire permet aux petites plantes de remplir les vaisseaux bloqués par les bulles d'air. Des découvertes récentes semblent indiquer que la cavitation peut même être réparée lorsque la sève brute est sous une pression négative, quoique le mécanisme de ce phénomène soit incertain. En outre, la croissance secondaire ajoute chaque année une couche de nouveaux vaisseaux dans le xylème. Seuls les plus jeunes vaisseaux, situés à la périphérie du xylème, transportent l'eau. Bien qu'elles ne transportent plus d'eau, les plus vieilles zones du xylème secondaire servent à soutenir l'arbre (voir la figure 35.22).

POUR APPROFONDIR ■ Des chercheurs ont récemment découvert que le transfert d'eau du phloème au xylème peut, dans certains cas, prévenir la cavitation dans les arbres. À l'aide d'un colorant fluorescent permettant de suivre les molécules d'eau, les chercheurs ont constaté que l'eau peut se déplacer très rapidement par la voie du symplasma, du xylème au phloème, et inversement, dans les cellules parenchymateuses des rayons vasculaires (voir la figure 35.20): Durant la nuit, l'eau est plus susceptible de se déplacer du xylème au phloème, car elle est plus disponible. Elle est alors stockée temporairement dans le phloème jusqu'à ce que l'arbre en ait besoin, auquel cas elle retourne dans le xylème. ■

La montée de la sève brute grâce au courant de masse: une révision

Le mécanisme de cohésion-tension qui assure le transport de la sève brute dans le xylème, à l'encontre de la force gravitationnelle, illustre bien la façon dont les principes physiques s'appliquent aux processus biologiques. Lors du transport de l'eau sur de longues distances, des racines jusqu'aux feuilles, assuré par le courant de masse, c'est la différence de potentiel hydrique entre les deux extrémités du xylème qui provoque le déplacement des liquides. Cette différence de potentiel est créée, à l'extrémité du xylème située près de la feuille, par l'évaporation de l'eau des cellules de la feuille. L'évaporation diminue le potentiel hydrique à l'interface air-eau, créant ainsi la pression négative (tension) qui aspire l'eau dans le xylème.

Trois éléments importants distinguent le courant de masse dans le xylème et la diffusion. Premièrement, le courant de masse est assuré par des différences de potentiel de pression (Ψ_P); le potentiel osmotique (Ψ_O) n'est pas un facteur déclenchant. Par conséquent, le gradient de potentiel hydrique dans le xylème est essentiellement un gradient de pression. Deuxièmement, le courant ne se produit pas à travers les membranes plasmiques des cellules vivantes, mais plutôt dans les cellules mortes et creuses. Troisièmement, le courant de masse déplace toute la solution, non seulement l'eau et les solutés, et à une vitesse beaucoup plus grande que la diffusion.

Grâce au courant de masse, la plante n'utilise aucune énergie pour faire monter la sève brute. L'absorption de la lumière solaire fait transpirer la plante en évaporant l'eau de la paroi humide des cellules du mésophylle et en réduisant le potentiel hydrique

dans les lacunes des feuilles. C'est donc l'énergie solaire qui est à l'origine de l'ascension de la sève brute dans le xylème, tout comme pour la photosynthèse.

RETOUR SUR LE CONCEPT 36.3

1. Un horticulteur remarque que lorsque des fleurs de zinnia (*Zinnia sp.*) sont coupées à l'aube, une petite goutte d'eau perle à la surface du bout coupé. Cependant, lorsque les fleurs sont coupées à midi, il n'observe aucune goutte. Proposez une explication à ce phénomène.
2. **ET SI ?** ► Supposons qu'un mutant d'arabette des dames (*Arabidopsis sp.*) dépourvu d'aquaporines fonctionnelles a des racines dont la masse est trois fois plus grande que celle des plantes de type sauvage. Proposez une explication.
3. **FAITES DES LIENS** ► En quoi la bande de Caspari et les jonctions serrées sont-elles semblables (voir la figure 6.30)?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 36.4

Les stomates assurent la régulation de la transpiration

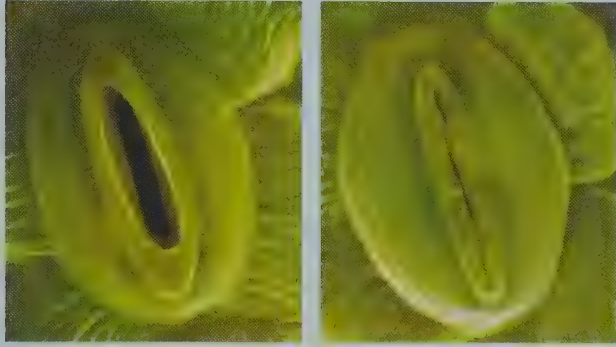
Les feuilles ont généralement une grande surface et présentent donc un rapport surface-volume élevé. Leur grande surface favorise l'absorption de la lumière nécessaire pour permettre la photosynthèse. Le rapport surface-volume élevé aide à absorber le CO_2 pendant la photosynthèse et à libérer l' O_2 , sous-produit de celle-ci. Le CO_2 diffuse par les stomates, puis il pénètre dans le labyrinthe de lacunes que forment les cellules du parenchyme lacuneux (ou mésophylle lacuneux; voir la figure 35.18). En raison de la forme irrégulière de ces cellules, la surface interne de la feuille peut être de 10 à 30 fois plus grande que la surface externe.

La grande surface des feuilles ainsi que leur rapport surface-volume élevé favorisent la photosynthèse, mais ils augmentent également la perte d'eau par les stomates. Ainsi, les énormes besoins en eau d'une plante résultent principalement des besoins du système caulinaire pour les nombreux échanges de CO_2 et d' O_2 nécessaires à la photosynthèse. En ouvrant et en fermant les stomates, les cellules stomatiques permettent à la plante d'équilibrer ses besoins en eau avec ses besoins pour la photosynthèse (figure 36.13).

Les stomates: les principales voies de la transpiration

Environ 95 % de l'eau perdue par la plante sort par les stomates, bien que ces pores ne représentent que 1 à 2 % de la surface externe des feuilles. La cuticule cireuse limite les pertes d'eau aux endroits de la feuille qui sont dépourvus de stomates. Chaque stomate est constitué de deux cellules stomatiques. La modification de la forme des cellules stomatiques fait varier le diamètre de l'ostiole, c'est-à-dire l'orifice du stomate. Dans les mêmes conditions ambiantes, la quantité d'eau perdue par une feuille dépend du nombre de stomates et du diamètre moyen de leurs ostioles.

▼ **Figure 36.13** Un stomate ouvert (à gauche) et un stomate fermé (à droite) (MEB).



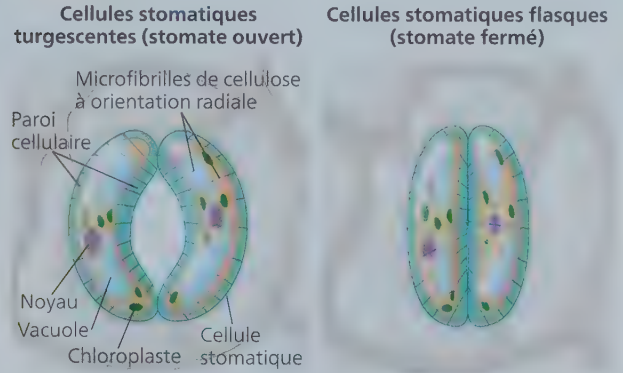
La densité stomatique d'une feuille, qui peut dépasser les 20 000 stomates par centimètre carré, dépend de facteurs génétiques et environnementaux. Par exemple, l'évolution par sélection naturelle a fait en sorte que les végétaux désertiques sont génétiquement programmés pour avoir une densité stomatique moins élevée que les végétaux des marais. Par contre, chez un grand nombre de végétaux, la densité stomatique représente également une caractéristique flexible acquise au cours du développement. Ainsi, chez de nombreuses espèces, une exposition élevée à la lumière jumelée à un faible niveau de CO_2 pendant le développement des feuilles entraîne une augmentation de la densité stomatique. En mesurant la densité stomatique de fossiles de feuilles, les scientifiques ont appris beaucoup sur les concentrations de CO_2 atmosphérique des climats antérieurs. Une récente étude britannique a permis d'établir que la densité stomatique de nombreuses espèces de régions boisées a diminué depuis 1927, année où une étude du même type a été réalisée. Ce constat concorde avec les autres découvertes révélant que les niveaux de CO_2 atmosphérique ont considérablement augmenté vers la fin du 20^e siècle.

Le mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates

Lorsqu'elles absorbent, par osmose, de l'eau provenant des cellules voisines, les cellules stomatiques deviennent turgescentes. Chez la plupart des angiospermes, les cellules stomatiques possèdent une paroi dont l'épaisseur n'est pas uniforme. Cette paroi contient des microfibrilles de cellulose dont l'orientation permet aux cellules stomatiques de courber vers l'extérieur quand elles sont turgescentes (**figure 36.14a**). Cette déformation augmente la taille de l'ostiole. Quand les cellules stomatiques perdent de l'eau et deviennent flasques, leur courbure diminue, ce qui ferme l'ostiole.

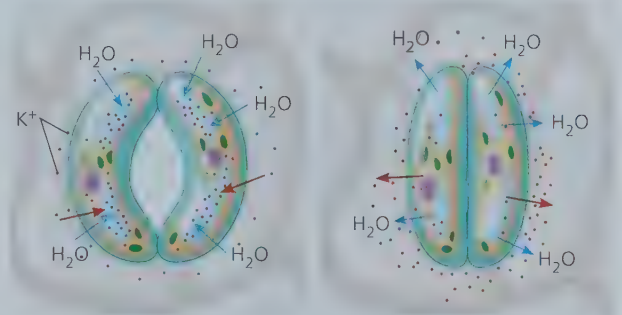
Les variations de turgescence des cellules stomatiques dépendent de l'absorption et de la perte réversibles d'ions potassium (K^+). Les stomates s'ouvrent lorsque les cellules stomatiques accumulent des ions K^+ provenant des cellules épidermiques voisines (**figure 36.14b**). Le flux d'ions K^+ à travers la membrane plasmique des cellules stomatiques est associé à la création, par les pompes à protons, d'un potentiel de membrane (voir la figure 36.6a). L'ouverture des stomates correspond à la sortie de protons (H^+), par transport actif, des cellules stomatiques. La

▼ **Figure 36.14** Le mécanisme d'ouverture et de fermeture d'un stomate.



(a) Variations de forme des cellules stomatiques qui permettent l'ouverture et la fermeture du stomate (vue de la surface).

Cette illustration montre les cellules stomatiques turgescentes (stomate ouvert) et flasques (stomate fermé) d'une angiosperme. L'orientation radiale des microfibrilles de cellulose dans les parois cellulaires fait en sorte que les cellules stomatiques se dilatent plus en longueur qu'en largeur lorsqu'elles deviennent turgescentes. Les cellules stomatiques étant fortement reliées à leurs extrémités, elles se courbent vers l'extérieur quand elles sont turgescentes, ce qui cause l'ouverture des stomates.



(b) Rôle du potassium dans l'ouverture et la fermeture du stomate.

Le transport des ions K^+ (symbolisés ici par des points rouges) à travers la membrane plasmique et la membrane vacuolaire modifie la turgescence des cellules stomatiques. L'accumulation d'ions K^+ modifie le potentiel hydrique et favorise l'entrée ou la sortie d'eau par osmose.

différence de potentiel électrique (potentiel de membrane) ainsi obtenue transporte les ions K^+ provenant des cellules épidermiques dans la cellule stomatique par l'intermédiaire des canaux spécifiques de la membrane plasmique. L'absorption de K^+ rend le potentiel hydrique plus négatif dans les cellules stomatiques, et les cellules deviennent plus turgescentes à mesure que l'eau entre par osmose. Parce que la majeure partie des ions K^+ et de l'eau est emmagasinée dans la vacuole, la membrane vacuolaire joue également un rôle dans la régulation de la dynamique des cellules stomatiques. La fermeture des stomates résulte de la perte d'ions K^+ par les cellules stomatiques au profit des cellules voisines, ce qui cause une perte d'eau par osmose. L'absorption des anions, comme les ions malate et les ions chlorure (Cl^-), contribue également à la dilatation des cellules stomatiques. Les aquaporines contribuent également à la régulation de la dilatation et du rétrécissement osmotiques des cellules stomatiques.

Les stimulus de l'ouverture et de la fermeture des stomates

Normalement, les stomates sont ouverts le jour et généralement fermés la nuit. De cette façon, la plante ne perd pas d'eau dans des conditions qui empêchent la photosynthèse. À l'aube, au moins trois facteurs provoquent l'ouverture des stomates : la lumière, le manque de CO₂ et une « horloge » interne dans les cellules stomatiques.

La lumière favorise l'accumulation d'ions K⁺ dans les cellules stomatiques, qui deviennent turgescents. Cette réaction est déclenchée par la lumière bleue du spectre visible qui excite des récepteurs situés dans la membrane plasmique des cellules stomatiques. L'activation de ces récepteurs stimule les pompes à protons présentes dans la membrane plasmique, ce qui favorise l'entrée des ions K⁺.

La baisse de CO₂ dans les lacunes de la feuille à la suite de la photosynthèse provoque aussi l'ouverture des stomates. Au fur et à mesure que la concentration de CO₂ décroît durant le jour, les stomates s'ouvrent progressivement si la feuille reçoit assez d'eau.

L'« horloge » interne des cellules stomatiques fait en sorte que les stomates continuent leur cycle quotidien d'ouverture et de fermeture. Ce cycle a lieu même si une plante est placée dans un endroit obscur. Tous les eucaryotes possèdent des horloges internes qui régissent des processus cycliques. On appelle **rythmes circadiens** les cycles dont la période est d'environ 24 heures (sujet que nous étudierons au concept 39.3).

Un stress tel qu'une sécheresse peut aussi provoquer la fermeture des stomates durant le jour sous l'action de l'**acide abscissique**. Ce régulateur de croissance végétal (hormone végétale) produit dans les racines et les feuilles en réponse à une carence en eau, commande aux cellules stomatiques de fermer les stomates. Cette réponse des stomates réduit la déshydratation, mais elle restreint également l'absorption de CO₂ et, par conséquent, la photosynthèse. L'acide abscissique peut aussi inhiber directement la photosynthèse.

Ainsi, en analysant divers stimulus internes et externes, les cellules stomatiques régissent à chaque instant les processus complémentaires de la photosynthèse et de la transpiration. Le simple passage d'un nuage ou l'ensoleillement inégal au travers du couvert forestier peut influencer sur la transpiration.

Les effets de la transpiration sur le flétrissement et la température de la feuille

Tant que les stomates demeurent ouverts, la transpiration est à son maximum par temps chaud, ensoleillé, sec et venteux, car ces facteurs climatiques augmentent l'évaporation de l'eau. Si la transpiration n'arrive pas à aspirer suffisamment d'eau jusqu'aux feuilles, les pousses se mettent à flétrir, puisque la pression de turgescence de leurs cellules diminue. Une plante peut s'adapter à de telles conditions de légère sécheresse en refermant rapidement ses stomates, mais elle perdra une certaine quantité d'eau par la cuticule. Ainsi, si les feuilles sont soumises à une sécheresse prolongée, elles deviennent très flétries et endommagées de façon irréversible.

De plus, la transpiration a un effet de refroidissement par évaporation, et peut diminuer la température de la feuille de 10 °C par rapport à la température ambiante. Ainsi, la feuille n'atteint

pas une température susceptible de dénaturer les différentes enzymes qui catalysent la photosynthèse ou d'autres réactions métaboliques.

Les adaptations qui réduisent la perte d'eau par évaporation

La disponibilité de l'eau est déterminante dans la productivité de la plante. Cependant, la raison pour laquelle la productivité des plantes dépend tellement de la disponibilité de l'eau n'a pas de rapport avec le besoin direct en eau pour effectuer la photosynthèse, mais plutôt avec le fait que l'eau librement disponible permet aux plantes de garder leurs stomates ouverts et de capter plus de CO₂. Le manque d'eau est un problème réel pour les plantes qui poussent dans le désert. Celles qui se sont adaptées à des milieux arides sont appelées **xérophytes** (du grec *xero*, « sec »).

De nombreuses espèces de plantes du désert évitent la déshydratation en complétant leurs courts cycles de vie durant les brèves saisons des pluies. Il pleut rarement dans les déserts, mais quand la pluie survient, la végétation change tout d'un coup lorsque les graines en dormance des espèces annuelles germent rapidement et fleurissent, complétant leur cycle de développement avant que les conditions de sécheresse ne reviennent.

D'autres espèces xérophytes sont dotées d'adaptations physiologiques et morphologiques inhabituelles qui leur permettent de résister aux conditions difficiles du désert. Ainsi, les tiges de beaucoup de xérophytes sont charnues parce qu'elles emmagasinent de l'eau en prévision des longues périodes de sécheresse. Quant aux cactus, ils possèdent des feuilles très réduites qui résistent aux pertes d'eau excessives et ils effectuent la photosynthèse surtout dans leurs tiges. Enfin, les plantes grasses de la famille des crassulacées et plusieurs autres familles de végétaux (voir la figure 10.21) font appel à un autre type d'adaptation aux habitats arides : le métabolisme acide des crassulacées (en anglais *crassulacean acid metabolism*, ou CAM), qui est une forme spécialisée de photosynthèse. Comme les feuilles de ces végétaux assimilent le CO₂ pendant la nuit, leurs stomates peuvent se refermer le jour, alors que le stress causé par l'évaporation est plus grand. La **figure 36.15** montre d'autres exemples d'adaptations des xérophytes.

RETOUR SUR LE CONCEPT 36.4

1. Quels sont les stimulus qui assurent la régulation de l'ouverture et de la fermeture des stomates ?
2. *Fusicoccum amygdali*, un eumycète pathogène, sécrète une toxine appelée fusicoccine qui active les pompes à protons des membranes plasmiques des cellules végétales et provoque une perte d'eau incontrôlée. Proposez un mécanisme par lequel l'activation des pompes à protons peut provoquer un important flétrissement.
3. **ET SI ?** ► Quand vous achetez des fleurs coupées, pourquoi le fleuriste vous recommande-t-il de couper les tiges sous l'eau et de transférer les fleurs dans un vase pendant que les bouts coupés sont encore humides ?
4. **FAITES DES LIENS** ► Expliquez pourquoi l'évaporation de l'eau sur les feuilles abaisse leur température (voir le concept 3.2).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

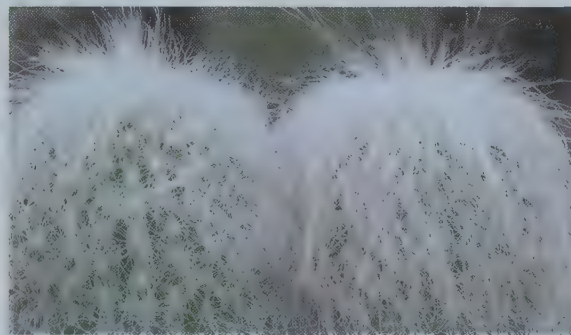
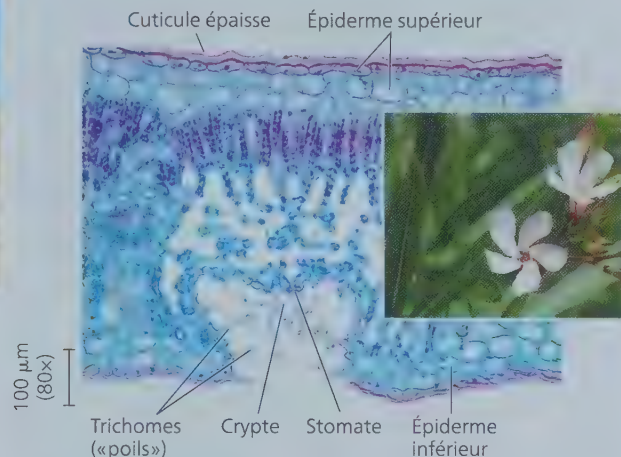
▼ **Figure 36.15** Quelques adaptations de xérophytes.

► L'ocotillo (*Fouquieria splendens*) est un arbuste commun dans le Sud-Ouest des États-Unis et le Nord du Mexique. Pendant presque toute l'année, il est dépourvu de feuilles, ce qui lui évite des pertes d'eau excessives (à droite). Immédiatement après une forte pluie, il produit des petites feuilles (ci-dessous et dans le gros plan). Lorsque le sol s'assèche, les feuilles se recroquevillent rapidement et meurent.



► Les longues soies blanches qui ressemblent à des cheveux et qui recouvrent les tiges de ce cactus appelé tête de vieillard (*Cephalocereus senilis*, à droite) aident à refléter le soleil brûlant du désert mexicain.

▼ On trouve couramment le laurier rose (*Nerium oleander*, ci-dessous, à droite) dans les régions arides. Ses feuilles possèdent une cuticule épaisse et un épiderme constitué de plusieurs couches qui réduisent la perte d'eau. Les stomates sont enfoncés dans des cavités appelées «cryptes», une adaptation structurale qui réduit la transpiration en les protégeant des vents chauds et secs. Les trichomes contribuent également à réduire la transpiration en gênant la circulation d'air, ce qui permet de conserver un taux d'humidité plus élevé à l'intérieur de la crypte que dans le milieu ambiant (MP).



CONCEPT **36.5**

Le phloème transporte les glucides des organes sources aux organes cibles

La circulation unidirectionnelle de l'eau et des minéraux du sol dans le xylème, depuis les racines jusqu'aux feuilles, est principalement ascendante. En revanche, le mouvement des produits de la photosynthèse (photosynthétats) se fait souvent dans la direction opposée, transportant des glucides depuis les feuilles matures vers les parties inférieures de la plante, comme les apex des racines qui requièrent de grandes quantités de glucides pour leur énergie et leur croissance. Le transport des produits de la photosynthèse, appelé **translocation**, est effectué par un autre tissu, le phloème.

Le transport des organes sources aux organes cibles

Chez les angiospermes, les cellules spécialisées qui servent de canaux pour la translocation des glucides sont les éléments de tube criblé. Ceux-ci sont disposés bout à bout pour former les tubes criblés (voir la figure 35.10). De plus, ils sont séparés par des plaques criblées, qui permettent la circulation de la sève élaborée. La **sève élaborée**, la solution aqueuse qui circule par les tubes criblés, diffère sensiblement de la sève brute qui est transportée par les trachéides et les éléments de vaisseau du xylème. Chez la plupart des espèces végétales, les glucides, généralement le saccharose, constituent les solutés principaux de la sève élaborée. La concentration de saccharose peut s'élever à 30% en poids, ce qui donne à la sève son épaisseur sirupeuse. La sève élaborée peut également contenir des acides aminés, des régulateurs de croissance et des minéraux.

Contrairement au transport de la sève brute, qui est unidirectionnel (des racines aux feuilles), le transport de la sève élaborée se fait à partir des zones de production des glucides vers les régions où ils sont utilisés ou stockés (voir la figure 36.2). Un **organe source** est un producteur net de glucides, soit par photosynthèse, soit par hydrolyse de l'amidon. À l'opposé, un **organe cible**, ou organe puits, consomme ou emmagasine les glucides. Les racines, les bourgeons, les tiges et les fruits en croissance constituent des organes cibles. Les feuilles en développement sont des organes cibles, mais les feuilles matures, si elles reçoivent suffisamment de lumière, sont des organes sources. Un organe de stockage, par exemple un tubercule ou un bulbe, est, selon la saison, un organe source ou un organe cible. L'été, lorsqu'il entrepose des glucides, l'organe de stockage est un organe cible. Au début du printemps, après la dormance, l'organe de stockage devient un organe source, car l'amidon qu'il contient est décomposé en saccharose, lequel est ensuite acheminé vers l'apex des pousses en croissance.

Un organe cible est alimenté en glucides par les organes sources les plus proches. Les feuilles supérieures d'une branche peuvent envoyer les glucides à l'apex de la pousse en croissance, tandis que les feuilles les plus basses envoient les glucides aux racines. Un fruit en croissance peut monopoliser tous les organes sources situés à proximité. La direction du transport dans chaque tube criblé ne dépend que des endroits où se trouvent l'organe source et l'organe cible auxquels il est relié. Par conséquent, les tubes criblés voisins peuvent acheminer la sève dans des directions opposées, si le point de départ et le point d'arrivée sont situés à des endroits différents.

Les glucides doivent être transportés ou entrer dans les éléments de tube criblé avant d'être acheminés vers les organes cibles. Chez certaines espèces, ils circulent des cellules du mésophylle aux éléments de tube criblé en empruntant le symplaste, c'est-à-dire en passant d'une cellule à l'autre par les plasmodesmes. Chez d'autres espèces, ils empruntent un itinéraire

qui passe par les voies du symplaste et de l'apoplasme. Dans les feuilles de maïs, par exemple, le saccharose diffuse à travers le symplaste des cellules photosynthétiques du mésophylle jusqu'aux petites nervures. La majeure partie des glucides entre alors dans l'apoplasme et s'accumule dans les éléments de tube criblé à proximité, soit directement, soit en passant par les cellules compagnes (figure 36.16a). Chez certains végétaux, les cellules compagnes ont une paroi qui comporte de nombreuses invaginations, ce qui favorise le transfert de solutés entre l'apoplasme et le symplaste.

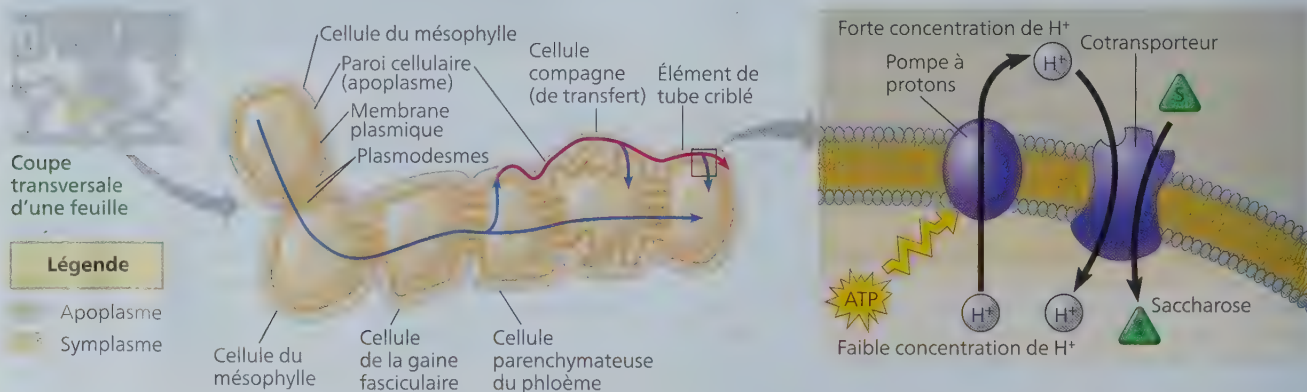
Chez de nombreux végétaux, le déplacement des glucides dans le phloème nécessite un transport actif, car le saccharose est plus concentré dans les éléments de tube criblé et les cellules compagnes que dans le mésophylle. Ce sont les pompes à protons ainsi que le cotransport du saccharose et des protons (H^+) qui permettent au saccharose de se déplacer des cellules du mésophylle vers les éléments de tube criblé ou les cellules compagnes (figure 36.16b).

Le saccharose sort lorsqu'il atteint l'extrémité du tube criblé situé à proximité de l'organe cible. Ce processus varie selon l'espèce et le type d'organe. Cependant, la concentration en glucides libres dans l'organe cible est toujours inférieure à la concentration interne du tube criblé parce que les glucides qui sortent sont soit consommés pour assurer la croissance et le métabolisme des cellules cibles, soit convertis en polymères insolubles comme l'amidon. Résultat de ce gradient de concentration de glucides : les molécules de glucides diffusent du phloème vers les tissus des organes cibles ; l'eau suit par osmose.

Le courant de masse créé par une pression positive: le mécanisme de la translocation chez les angiospermes

La sève élaborée circule de l'organe source à l'organe cible à une vitesse qui peut atteindre 1 m/h. On estime que cette vitesse est

▼ Figure 36.16 L'entrée du saccharose dans le phloème.



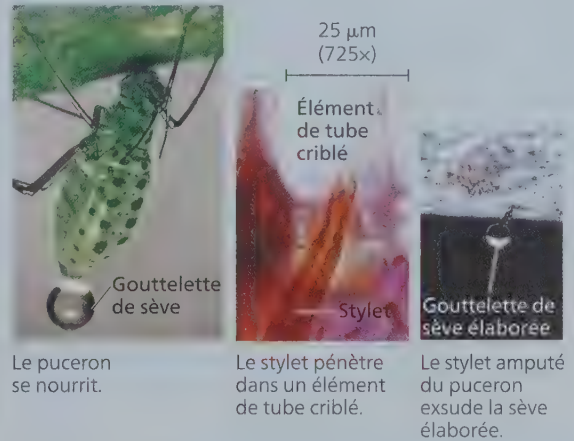
(a) Le saccharose produit dans les cellules du mésophylle peut emprunter la voie du symplaste (flèches bleues) pour entrer dans les éléments de tube criblé. Chez certaines espèces, le saccharose sort du symplaste près des tubes criblés et passe par l'apoplasme (flèche rouge). Il s'accumule par cotransport dans les éléments de tube criblé et leurs cellules compagnes.

(b) Un mécanisme chimiosmotique est responsable du transport actif du saccharose dans les cellules compagnes et les éléments de tube criblé. Les pompes à protons créent un gradient de H^+ entraînant l'accumulation de saccharose, avec l'aide d'un cotransporteur qui couple le transport du saccharose à la diffusion de H^+ retournant dans la cellule.

La sève élaborée contient-elle plus de glucides près des organes sources que près des organes cibles ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Selon l'hypothèse du gradient de pression, la sève élaborée à proximité des organes sources devrait avoir une teneur en glucides plus élevée que la sève à proximité des organes cibles.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier cette affirmation, des chercheurs ont utilisé des pucerons (famille des aphididés) qui se nourrissent de sève élaborée. Pour ce faire, l'insecte insère dans la plante une pièce buccale modifiée, appelée stylet, jusqu'à ce que l'appendice pénètre dans un élément de tube criblé. Pendant que la pression interne du tube criblé poussait la sève élaborée dans le stylet, les chercheurs ont séparé le puceron de son stylet, qui est resté dans la plante; celui-ci a servi de minuscule robinet par lequel s'est écoulée la sève élaborée pendant des heures. Les chercheurs ont ensuite mesuré la concentration en glucides de la sève des stylets à différents endroits entre un organe source et un organe cible.



Le puceron se nourrit.

Le stylet pénètre dans un élément de tube criblé.

Le stylet amputé du puceron exsude la sève élaborée.

■ **RÉSULTATS** ■ Plus le stylet se trouvait près d'un organe source, plus la concentration en glucides de la sève qu'il contenait était élevée.

■ **CONCLUSION** ■ Les résultats de cette expérience appuient l'hypothèse du gradient de pression qui prévoit que les concentrations en glucides devraient être plus élevées dans les tubes criblés à proximité des organes sources.

Source des données: S. Rogers et A. J. Peel, Some evidence for the existence of turgor pressure gradients in the sieve tubes of willow, *Planta* 126: 259-267 (1975).

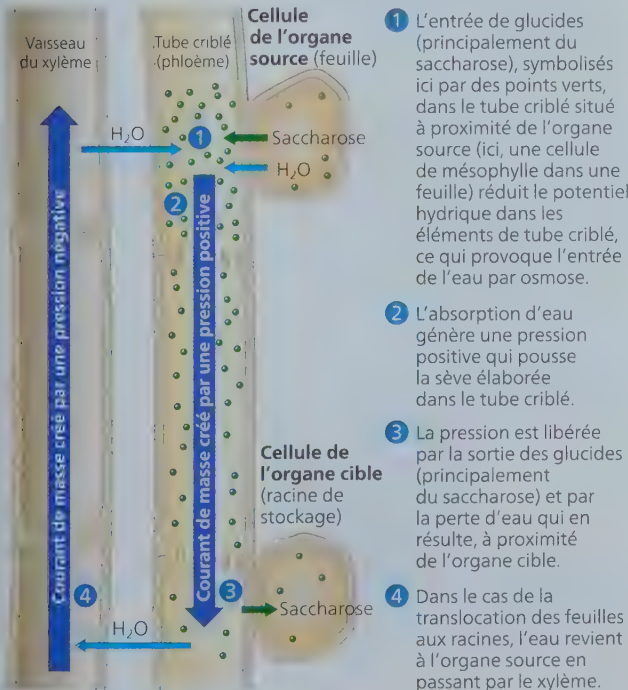
ET SI ? ► Les aphrophores (*Clasirptora sp.*) sont des insectes suceurs de sève brute qui utilisent des muscles puissants pour pomper la sève brute dans leur intestin. Pourrait-on isoler la sève brute des stylets amputés des aphrophores ?

beaucoup plus rapide que celle de la diffusion ou des mouvements du cytoplasme (ou cyclose). Des chercheurs ont conclu que la sève élaborée se déplace dans les tubes criblés des angiospermes grâce au courant de masse, lequel est créé par une pression positive, dite *flux de pression* (figure 36.17). L'augmentation de pression à proximité de l'organe source et la diminution de pression à proximité de l'organe cible amènent la sève à circuler de l'organe source vers l'organe cible.

Cette hypothèse du gradient de pression qui crée un courant de masse permet d'expliquer pourquoi la sève élaborée du phloème circule de l'organe source à l'organe cible. Des expériences (figure 36.18) indiquent que ce modèle du gradient de pression s'applique particulièrement bien aux angiospermes, en tant que mécanisme de translocation. Cependant, des études menées à l'aide de microscopes électroniques donnent à penser que chez les plantes vasculaires sans fleurs, les pores entre les cellules du phloème pourraient être trop petits ou obstrués et empêcher ainsi l'établissement d'un gradient de pression.

Les besoins énergétiques et la capacité à capter les glucides varient d'un organe cible à l'autre. Parfois, les organes sources ne peuvent approvisionner les organes cibles, trop nombreux. Dans de tels cas, une plante peut cesser la formation de fleurs, de graines ou de fruits, un phénomène appelé *autoréduction*. La suppression d'organes cibles peut s'avérer une pratique utile en horticulture. Par exemple, étant donné que les grosses pommes se vendent à un prix plus élevé que les petites, les producteurs suppriment parfois des fleurs ou de jeunes fruits afin que leurs pommiers produisent moins de pommes, mais plus grosses.

▼ **Figure 36.17** Le courant de masse créé par une pression positive (gradient de pression) dans un tube criblé.



1. Comparez les forces qui font circuler la sève élaborée et les forces qui font circuler la sève brute sur de longues distances.
2. Nommez des organes végétaux qui sont des organes sources, des organes cibles, ou qui peuvent être l'un ou l'autre. Expliquez votre réponse.
3. Pourquoi le xylème peut-il transporter l'eau et les minéraux au moyen de cellules mortes, alors que le phloème a besoin de cellules vivantes ?
4. **ET SI ?** ► Au Japon, les pomiculteurs font une entaille inoffensive en forme de spirale autour de l'écorce des arbres qui sont destinés à l'abattage à la fin de la saison de croissance. Cette pratique rend les pommes plus sucrées. Pourquoi ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 36.6

Le symplaste est hautement dynamique

Nous avons expliqué le transport dans les plantes surtout en termes physiques, à la manière de l'écoulement d'un liquide dans un tuyau, mais il s'agit en fait d'un processus dynamique finement régulé qui peut changer au fil du temps. Ainsi, une feuille peut commencer sa vie comme un organe cible, avant de devenir un organe source. De plus, il arrive que des modifications de l'environnement déclenchent des réactions dans les mécanismes de transport. Le stress hydrique peut activer des voies de transduction du signal qui altèrent considérablement les protéines de transport membranaire régissant le transport global de l'eau et des minéraux. Parce que le symplaste est un tissu vivant, il est grandement responsable des modifications dynamiques dans les mécanismes de transport des végétaux. Nous allons maintenant examiner d'autres exemples : la modification des plasmodesmes, la signalisation chimique et la signalisation électrique.

Le nombre de plasmodesmes et la taille des pores peuvent changer

Autrefois, les biologistes croyaient que les plasmodesmes étaient des structures fixes et semblables à des pores, car leurs observations reposaient surtout sur des images statiques obtenues en microscopie électronique. Or, de récentes études ont révélé que les plasmodesmes sont des structures hautement dynamiques dont la perméabilité et le nombre peuvent changer. Ils sont capables de s'ouvrir ou de se fermer rapidement en réponse à des changements de la pression de turgescence, de la concentration de Ca^{2+} cytosolique ou du pH cytosolique. Par ailleurs, la formation des plasmodesmes ne s'effectue pas seulement au cours de la cytokinèse : elle peut aussi survenir beaucoup plus tard. De plus, la perte de fonction est courante au cours de la différenciation. Par exemple, quand une feuille évolue d'un organe cible à un organe source, ses plasmodesmes peuvent se fermer ou être éliminés, ce qui cause l'arrêt de la sortie des glucides et de l'eau du phloème.

À la suite de leurs premières études, les phytophysiologistes et les phytopathologistes sont parvenus à des conclusions différentes concernant la taille des pores des plasmodesmes. Les phytophysiologistes ont injecté des sondes fluorescentes de différentes tailles moléculaires dans les cellules et ont cherché à savoir si les molécules passaient vers les cellules adjacentes. À la suite de leurs observations, ils ont conclu que la taille des pores était approximativement de 2,5 nm, et qu'ils étaient donc trop petits pour laisser passer des macromolécules comme les protéines. Par contre, des micrographies électroniques ont montré qu'ils pouvaient être traversés par des particules virales d'au moins 10 nm de diamètre (**figure 36.19**).

Par la suite, on a appris que les virus des plantes produisaient des *protéines virales de mouvement* qui causent la dilatation des plasmodesmes, ce qui permet à l'ARN viral de passer entre les cellules. Des observations plus récentes montrent que les cellules végétales elles-mêmes assurent la régulation des plasmodesmes en tant que partie d'un réseau de communication. Les virus perturbent ce réseau en imitant les régulateurs des cellules des plasmodesmes.

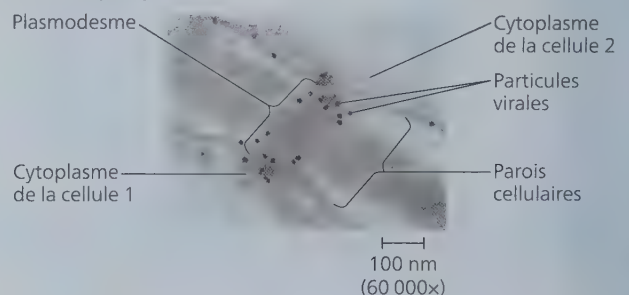
Il existe un degré élevé de liens entre les constituants du cytosol seulement chez certains groupes de cellules et de tissus, appelés *domaines symplastiques*. Des molécules messagères, comme les protéines et les ARN, coordonnent le développement entre les cellules dans chaque domaine symplastique. Si la communication symplastique est interrompue, le développement peut être sensiblement perturbé.

Le phloème: une autoroute de l'information

En plus de transporter les glucides, le phloème est une « autoroute » pour le transport des macromolécules et des virus. Ce transport systémique (dans tout l'organisme) influe sur tous les systèmes ou organes de la plante. Les macromolécules circulant dans le phloème comprennent des protéines et divers types d'ARN qui pénètrent dans les tubes criblés par les plasmodesmes. Bien qu'on les compare souvent aux jonctions communicantes entre les cellules animales, les plasmodesmes sont uniques par leur capacité à faire circuler les protéines et les ARN.

La communication systémique dans le phloème contribue à intégrer les fonctions de la plante entière. Un exemple classique est le signal chimique qui entraîne la floraison que transmettent les feuilles aux méristèmes végétatifs. Un autre exemple est une réponse de défense contre une infection localisée, dans laquelle des signaux chimiques qui voyagent dans le phloème activent des gènes de défense dans les tissus non infectés.

▼ **Figure 36.19** Particules virales se déplaçant de cellule en cellule par un plasmodesme reliant des cellules de feuille de navet (MET).



Les signaux électriques dans le phloème

Des signaux électriques rapides sur de longues distances passant par le phloème constituent une autre caractéristique dynamique du symplasma. Les signaux électriques ont fait l'objet d'études approfondies chez les végétaux dont les feuilles font des mouvements rapides, comme la sensitive (*Mimosa pudica*) et la dionée attrape-mouches (*Dionaea muscipula*). Cependant, leur rôle chez d'autres espèces est moins clair. Certaines études ont révélé qu'un stimulus dans une partie d'une plante peut déclencher un signal électrique dans le phloème et exercer une influence sur une autre région, par exemple en modifiant la transcription génétique, la respiration, la photosynthèse, la sortie des substances du phloème ou les concentrations hormonales. Le phloème peut donc remplir une fonction semblable à celle des nerfs, permettant une communication électrique rapide entre des organes très éloignés.

Le transport coordonné des substances et de l'information est fondamental pour la survie des plantes. Les plantes n'acquièrent

qu'une certaine quantité de ressources au cours de leur durée de vie. En fin de compte, l'acquisition efficace de ces ressources et leur distribution optimale sont les principaux facteurs déterminants pour que la plante puisse soutenir la compétition avec succès.

RETOUR SUR LE CONCEPT 36.6

1. En quoi les plasmodesmes diffèrent-ils des jonctions communicantes ?
2. Chez les végétaux, les signaux agissant comme les signaux nerveux des animaux sont des milliers de fois moins rapides que chez ces derniers. Proposez une raison comportementale pour cette différence.
3. **ET SI ?** ► Supposons que des plantes ont été modifiées génétiquement pour être insensibles aux protéines virales de mouvement. Est-ce que ce serait une bonne façon d'empêcher la propagation de l'infection ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 36



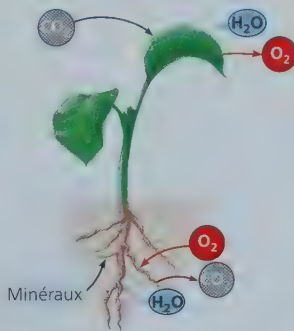
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 36.1

Les adaptations permettant l'acquisition des ressources ont été des étapes déterminantes dans l'évolution des vasculaires (p. 858 à 860)

- La fonction des feuilles consiste généralement à capter la lumière solaire et le CO₂. Les tiges servent de structures de soutien pour les feuilles et de canaux pour le transport sur de longues distances de l'eau et des nutriments. Les racines puisent de l'eau et des minéraux dans le sol, en plus d'y ancrer la plante entière.
- De par la sélection naturelle, chaque espèce végétale est dotée d'une architecture qui optimise l'acquisition des ressources dans la niche écologique naturelle de cette espèce.



- ? Comment l'évolution du xylème et du phloème contribue-t-elle à la réussite de la colonisation des milieux terrestres par les vasculaires ?

CONCEPT 36.2

Différents mécanismes transportent les substances sur de courtes et de longues distances (p. 860 à 865)

- La perméabilité sélective de la membrane plasmique assure la régulation du déplacement des substances qui entrent dans les cellules et en sortent. Des mécanismes de transport actif et passif se produisent dans les plantes.

- Les tissus végétaux possèdent deux compartiments principaux : l'**apoplasme** (tout ce qui est à l'extérieur des membranes plasmiques des cellules) et le **symplasma** (le cytosol et les plasmodesmes qui relient les cellules entre elles).
- La direction du déplacement de l'eau dépend du **potentiel hydrique**, une quantité qui intègre la concentration de solutés et la pression physique. L'absorption osmotique de l'eau par les cellules végétales et l'augmentation subséquente de la pression interne rendent les cellules végétales **turgescentes**.
- Le **courant de masse**, c'est-à-dire le déplacement de fluides sous l'effet d'un gradient de pression, assure le transport sur de longues distances. Le courant de masse se produit dans les trachéïdes et les éléments de vaisseau du **xylème** ainsi que dans les éléments de tube criblé du **phloème**.

- ? La sève brute est-elle poussée ou aspirée vers le haut de la plante ?

CONCEPT 36.3

L'eau et les minéraux absorbés par les racines montent dans le xylème jusqu'aux pousses sous l'effet de la transpiration (p. 865 à 870)

- L'eau et les minéraux du sol entrent dans la plante par l'épiderme des racines, traversent le cortex des racines, puis entrent dans le cylindre vasculaire en passant par des cellules à perméabilité sélective de l'**endoderme**. À partir du cylindre vasculaire, la **sève brute** est transportée sur de longues distances par le courant de masse vers les nervures qui se ramifient dans chaque feuille.
- Selon l'**hypothèse de cohésion-tension**, la circulation de la sève brute est assurée par la différence de potentiel hydrique créée à l'extrémité du xylème située près de la feuille par l'évaporation de l'eau des cellules des feuilles. L'évaporation diminue le potentiel hydrique à l'interface air-eau, générant ainsi une pression négative qui aspire l'eau dans le xylème.

- ? Pourquoi la capacité des molécules d'eau à former des liaisons hydrogène est-elle importante pour la circulation de la sève brute ?

Les stomates assurent la régulation de la transpiration (p. 870 à 873)

- La **transpiration** est la perte de vapeur d'eau par les plantes. Le **flétrissement** se produit lorsque les racines ne peuvent remplacer l'eau perdue par transpiration. Les plantes réagissent au manque d'eau en fermant leurs stomates. Lorsqu'une sécheresse perdure, elles subissent des dommages irréversibles.
- Les stomates constituent la voie principale pour la perte d'eau des plantes. Les orifices des stomates (ostioles) s'élargissent lorsque les cellules stomatiques absorbent des ions K^+ . La lumière, le CO_2 , l'**acide abscissique** (un régulateur de croissance dont la production est stimulée par la sécheresse) et le **rythme circadien** assurent la régulation de l'ouverture et de la fermeture des stomates.
- Les **xérophytes** sont des plantes qui se sont adaptées aux environnements arides. La petitesse des feuilles de certaines espèces végétales ainsi que le processus photosynthétique appelé métabolisme acide des crassulacées, ou CAM, sont des exemples d'adaptations à des milieux arides.

? Pourquoi les stomates sont-ils nécessaires ?

Le phloème transporte les glucides des organes sources aux organes cibles (p. 873 à 876)

- Les feuilles matures sont les principaux **organes sources**. Les organes de stockage peuvent être des organes sources à certaines saisons. Les organes en croissance comme les racines, les tiges et les fruits sont les principaux **organes cibles**. Le transport dans le phloème se fait toujours depuis l'organe source jusqu'à l'organe cible.
- L'entrée de substances dans le phloème dépend du transport actif du saccharose. Le saccharose est transporté avec les ions H^+ , qui diffusent dans le sens du gradient généré par les pompes à protons. L'entrée des glucides dans le tube criblé à l'extrémité située à proximité d'un organe source et leur sortie à l'extrémité située à proximité d'un organe cible maintiennent une différence de pression qui permet la circulation de la sève dans le tube criblé.

? Pourquoi le transport dans le phloème est-il considéré comme un processus actif ?

Le symplasma est hautement dynamique (p. 876 et 877)

- La perméabilité des plasmodesmes peut varier, tout comme leur nombre. Lorsqu'ils sont dilatés, les plasmodesmes fournissent un passage pour le transport symplastique des protéines, des ARN et d'autres macromolécules sur de longues distances. Le phloème conduit également des signaux électriques semblables à des signaux nerveux qui aident à intégrer les fonctions de la plante entière.

? Quels mécanismes assurent la régulation de la communication symplastique ?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Parmi les structures ou les processus suivants, laquelle ou lequel est une adaptation qui augmente l'absorption de l'eau et des minéraux par les racines ?
 - a) Les mycorhizes.
 - b) Le pompage à travers les plasmodesmes.
 - c) L'absorption sélective de minéraux par les éléments de vaisseau.
 - d) Les contractions rythmiques par les cellules du cortex racinaire.
2. Quelle structure ou quel compartiment fait partie du symplasma ?
 - a) L'intérieur d'un élément de vaisseau.
 - b) L'intérieur d'un tube criblé.
 - c) La paroi cellulaire d'une cellule du mésophylle.
 - d) Une lacune extracellulaire.
3. La circulation de la sève élaborée d'un organe source à un organe cible :
 - a) s'effectue dans l'apoplasme des éléments de tube criblé.
 - b) dépend, au final, de l'activité des pompes à protons.
 - c) dépend de la tension, ou potentiel de pression négatif.
 - d) est principalement générée par la diffusion.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

4. La photosynthèse cesse quand les feuilles flétrissent, surtout parce que :
 - a) la chlorophylle des feuilles qui se flétrissent se dégrade.
 - b) l'accumulation de CO_2 dans la feuille inhibe les enzymes de la photosynthèse.
 - c) les stomates se referment, empêchant le CO_2 de pénétrer dans la feuille.
 - d) la photolyse, étape où la molécule d'eau est scindée, ne peut avoir lieu quand l'eau manque.
5. Parmi les facteurs suivants, lequel favoriserait l'absorption de l'eau par une cellule végétale ?
 - a) Une diminution du Ψ de la solution environnante.
 - b) Une pression positive sur la solution environnante.
 - c) La perte de solutés par la cellule.
 - d) Une augmentation du Ψ cytosolique.
6. Une cellule végétale dont le potentiel osmotique (Ψ_o) est de $-0,65$ MPa garde un volume constant quand elle baigne dans une solution dont le Ψ_o est de $-0,30$ MPa et qui se trouve dans un récipient ouvert. La cellule a :
 - a) un Ψ_p de $+0,65$ MPa.
 - b) un Ψ de $-0,65$ MPa.
 - c) un Ψ_p de $+0,35$ MPa.
 - d) un Ψ de 0 MPa.
7. Comparativement à une cellule comportant peu d'aquaporines dans sa membrane, une cellule qui en contient beaucoup :
 - a) aura une plus grande vitesse d'osmose.
 - b) aura un potentiel hydrique plus faible.
 - c) aura un potentiel hydrique plus élevé.
 - d) accumulera de l'eau par transport actif.
8. Parmi les facteurs suivants, lequel aurait tendance à augmenter la transpiration ?
 - a) Des feuilles épineuses.
 - b) Des stomates enfoncés.
 - c) Une cuticule épaisse.
 - d) Une densité stomatique élevée.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.