

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°
>> Cours <<

Chapitre 4

La nutrition des Angiospermes en lien avec le milieu

COURS COMPLET RÉDIGÉ

Objectifs : extraits du programme

SV-B Interactions entre les organismes et leur milieu de vie (BCPST 1 et 2)	
L'étude de la respiration chez les Métazoaires et l'étude de la nutrition et du développement post-embryonnaire chez les Angiospermes sont l'occasion de présenter les interactions étroites entre les organismes et leur environnement, biotique et abiotique, et de caractériser des adaptations anatomiques, morphologiques ou physiologiques, observables à différentes échelles. L'analyse du fonctionnement et du développement d'un Angiosperme se construit autour de plusieurs problématiques. L'organisme fixé, vivant à l'interface entre sol et atmosphère, puise ses ressources dans ces deux environnements assurant ainsi sa nutrition. Des corrélations trophiques et hormonales au sein de l'organisme assurent le fonctionnement intégré du végétal, en relation avec le rythme saisonnier en régions tempérées.	
Savoirs visés	Capacités exigibles
SV-B-2 Nutrition des Angiospermes en lien avec le milieu (BCPST 1)	
SV-B-2-1 Absorption d'eau et d'ions dans le milieu de vie	
La plante prélève la solution du sol par une absorption racinaire sélective d'eau et d'ions minéraux mettant en action des échanges transmembranaires. Cette absorption s'effectue soit directement à partir de la solution du sol par des poils absorbants soit, le plus souvent, grâce au fonctionnement de mycorhizes. Les mycètes impliqués dans ces associations symbiotiques augmentent la surface d'absorption mais assurent aussi une protection physico-chimique contre les pathogènes. L'absorption de l'eau suit les différences de potentiel hydrique dans la racine. Il existe des voies de circulation symplasmique et apoplasmaïque. L'absorption d'eau et d'ions est à l'origine de la sève brute qui circule dans le xylème. La transpiration foliaire et la poussée racinaire constituent deux moteurs complémentaires d'ascension de la sève brute.	- Mettre en lien les caractéristiques cellulaires des poils absorbants avec leur rôle. - Caractériser les différentes modalités des échanges transmembranaires permettant l'absorption de la solution du sol. - Estimer le sens et l'intensité des flux d'eau et d'ions à partir de valeurs de potentiel hydrique et de potentiel électrochimique. - Réaliser ou exploiter des préparations microscopiques (colorées au carmino-vert ou bleu coton-lactique) pour : • identifier les caractéristiques structurales des ecto mycorhizes et endomycorhizes ; • repérer les différents tissus traversés par la solution hydrominérale dans une racine ; • identifier les tissus conducteurs dans des coupes transversales et/ou longitudinales de racine, de tige et de limbe de feuille. - Identifier dans une coupe d'organe végétatif d'Angiosperme les principaux tissus et relier leur structure avec leur fonction.

Précisions et limites L'étude anatomique se base sur des coupes transversales de limbe de feuille et des coupes transversales et longitudinales de tiges et racines. La reconnaissance des tissus sur les coupes microscopiques colorées au carmino-vert concerne : les parenchymes (chlorophyllien et de réserve), le xylème, le phloème, l'épiderme, le rhizoderme, l'endoderme, le sclérenchyme, le collenchyme et les méristèmes. L'identification des organes et de la position systématique à partir de préparations microscopiques s'appuie sur une clef de détermination simple. Seul le fonctionnement général d'une mycorhize est à connaître, aucun mécanisme moléculaire n'est exigible. Pour les endomycorhizes, on se limite à l'observation des structures arbusculaires. L'étude anatomique se poursuit en BCPST 2 lors de séances portant sur le développement et les adaptations au milieu de vie.	
SV-B-2-2 Échanges gazeux avec le milieu de vie	Les stomates permettent un flux d'eau par transpiration, qui met en mouvement la sève brute dans le xylème, ainsi que les échanges de CO₂ et O₂ entre l'atmosphère externe et l'atmosphère interne du végétal. L'ouverture des stomates est contrôlée par différents facteurs du milieu : elle joue à la fois sur l'équilibre hydrique du végétal et sur son métabolisme. - Réaliser ou exploiter des préparations microscopiques de limbe de feuille pour : • identifier les espaces de circulation des gaz (stomates, chambres sous-stomatiques et méats/lacunes) ; • relier la localisation et la répartition des stomates avec l'orientation de la feuille. - Expliquer le lien entre l'ouverture des stomates et la montée de la sève brute.
Précisions et limites On mentionne l'existence d'un relai hormonal dans le contrôle de l'ouverture/fermeture des stomates (acide abscissique, ABA). Cependant les mécanismes moléculaires du contrôle de l'ouverture des stomates sont hors programme.	
SV-B-2-3 Distribution des assimilats photosynthétiques au sein du végétal	Les photosynthétats produits dans les organes sources sont distribués dans les organes puits via la sève élaborée. Les organes de réserve sont des organes puits/sources qui accumulent la matière organique. Les réserves sont accumulées/mobilisées avec une périodicité variable, quotidienne et/ou saisonnière. Au sein des nodosités développées dans l'appareil racinaire de Fabacée, des bactéries symbiotiques utilisant les assimilats de la plante sont capables d'utiliser le diazote et de le réduire en ammonium. Les cellules racinaires contenant les bactéroïdes produisent des molécules organiques azotées exportées dans le xylème. La formation de nodosités dépend de la fertilité du sol. - Réaliser ou exploiter des préparations microscopiques de limbe de feuille (colorées au carmino-vert) pour : • identifier le phloème dans des coupes transversales et/ou longitudinales de racine, de tige et de limbe de feuille ; • identifier les structures de réserve d'un organe végétatif au choix à l'échelle de l'organe, de la cellule, des molécules ; • mettre en évidence des réserves amylacées ; - En prenant appui sur des coupes de nodosité, présenter l'organisation fonctionnelle de celle-ci. - Exploiter des données expérimentales afin d'identifier des mécanismes de contrôle de développement de nodosités suivant les teneurs en nitrates et ammonium dans le sol.
Précisions et limites Les mécanismes de charge du phloème sont hors programme. Les mécanismes de couplage entre la circulation de la sève brute et de la sève élaborée sont hors programme. Les tissus secondaires des organes de réserve sont juste cités dans cette partie avant d'être décrits plus précisément en BCPST 2.	
Liens : Organisation générale fonctionnelle d'une Fabacée (SV-A-2) Organisation fonctionnelle de <i>Rhizobium</i> (SV-A-3) Organisation fonctionnelle d'une feuille d'Angiosperme (SV-C-1) Interaction entre un organisme pluricellulaire eucaryote et un microorganisme (SV-C-1) Transferts transmembranaires de l'eau et des solutés (SV-C-3) Propriétés de l'eau (SV-D-1) Oses, saccharose et polysides (SV-D-2-2) Approvisionnement en matière organique des organismes autotrophes (SV-E-1) Devenir de la matière organique (SV-E-2) Relations interspécifiques dans un écosystème (SV-J-2-2) Solution du sol (BG-B-1) Cycles biogéochimiques de l'azote et du carbone (BG-A-1 et BG-A-2) Activités de terrain	

Introduction

La morpho-anatomie et l'histologie des Angiospermes ont été abordées dans le chapitre 2 sur la Fabacée et le TP SV B

Les **Angiospermes** désignent un **groupe taxonomique rassemblant les organismes végétaux présentant des fleurs et dont les graines sont enfermées dans un fruit** (env. 250 000 espèces connues). Ce sont des **organismes** très majoritairement **aériens**, ce qui implique que leurs **fonctions** se déroulent dans cet **environnement**, avec ses **atouts** et surtout ses **contraintes** (ex. faible disponibilité en eau, fortes fluctuations journalières / saisonnières...).

En comparaison aux **organismes mobiles** (*qui peuvent se déplacer*) voire **motiles** (*qui peuvent se déplacer par eux-mêmes*; ex. nombreux **Métazoaires**), les **Angiospermes**, comme **d'autres taxons**, présentent un état de **vie fixée**, c'est-à-dire que **ces organismes sont ancrés en un point précis dans le milieu de vie où ils réalisent l'essentiel de leur développement et de leurs fonctions**. Elles sont en l'occurrence **ancrées dans le sol** mais une **partie de l'organisme** demeure **strictement aérienne**.

Par ailleurs, il s'agit d'**organismes capables de produire leur propre matière organique à partir de matière minérale et d'énergie lumineuse** (ils réalisent la **photosynthèse**) : on dit qu'ils sont **autotrophes**. Cela suppose des **systèmes** favorisant la **captation d'énergie lumineuse** mais aussi le **prélèvement de manière minérale** dans l'**environnement** et son **acheminement** dans l'**organisme**.

Comment les Angiospermes réalisent-elles leurs prélèvements de matière (minérale) dans un environnement aérien fluctuant et en demeurant fixées ?

Quelques rappels sur les surfaces d'échanges

Rappelons la **première loi de Fick** (valable pour la **diffusion simple** et **facilitée par canal** en conditions physiologiques) :

$$F = -DS \frac{\Delta C}{x}$$

F = flux (mol / s),

D : coefficient de diffusibilité de la substance (dépend de la substance, la matière à traverser, etc.),

S : surface de diffusion,

x : distance de diffusion,

ΔC : différence de concentration de la substance entre les deux compartiments (mol / L).

En lien avec la **loi de Fick**, une **surface d'échange** est d'autant plus **efficace** que :

- Sa **surface** est **importante**
 - L' à traverser est **fine**
 - Le **gradient de pressions partielles** ou **concentrations** est **élevé** entre les deux **compartiments** ou **pôles du déplacement**.
 - La ou les substances **diffusent aisément** au travers de la surface à traverser.
- On rappelle que **tous les flux** ne sont **pas passifs** mais que des **transports actifs** sont souvent **nécessaires** au déplacement de **nombreuses substances**.

Les **Angiospermes** vivent en **milieu aérien** ; cela a pour conséquences :

- Des **dispositifs** qui **limitent la déshydratation** : **cuticule**, **liège**, **stomates refermables**...
- Des **zones d'échanges protégées** :
 - **Chambre sous-stomatique** dans le cas des échanges gazeux hors du sol ;
 - **Sol** pour le **prélèvement** de la **solution hydrominérale**.

I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute

- Au niveau de son **appareil racinaire**, avec l'aide **fréquente** de **champignons symbiotiques** avec lesquels elle réalise une **symbiose** (nommée **mycorhize**), la **plante prélève de l'eau et des ions minéraux** au sein du **sol** où elle est **ancrée**.
- Le **transport radial** de ces **ions** permet ensuite la **formation d'une sève brute** qui **circule** ensuite de manière **ascendante** dans l'**organisme**.

Capacités exigibles

- ✓ **Mettre en lien** les caractéristiques cellulaires des poils absorbants avec leur rôle.
- ✓ **Caractériser** les différentes modalités des échanges transmembranaires permettant l'absorption de la solution du sol.
- ✓ **Estimer** le sens et l'intensité des flux d'eau et d'ions à partir de valeurs de potentiel hydrique et de potentiel électrochimique.

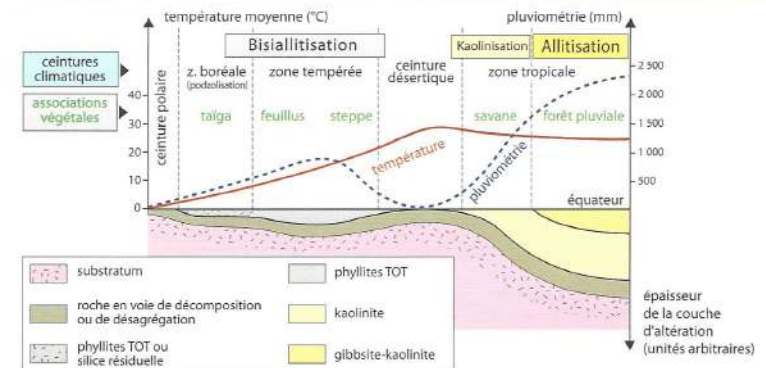
A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents

Voir les chapitres et TP de géologie + surtout cours de BCPST2 sur le sol

1. Une interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère

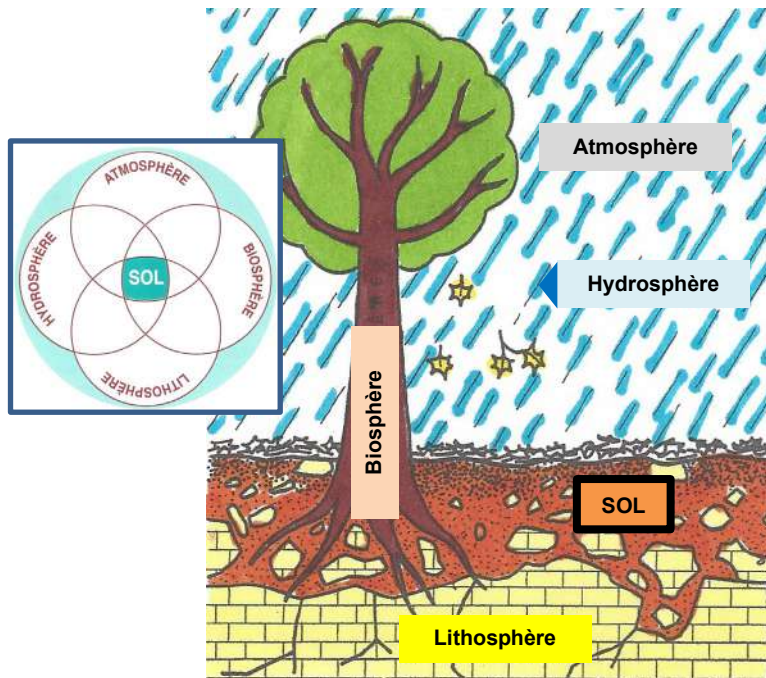
- Le **sol** est un **niveau superficiel terrestre qui résulte de l'altération de la roche sous-jacente par l'eau issue des précipitations et du ruissellement, les conditions atmosphériques (dont la température et la présence forte de dioxygène) et les êtres vivants** (figure 2).
- Souvent, les **roches** sont composées de **silicates**, **minéraux riches en silicium** ; le produit d'altération est alors des **argiles** (figure 1).

La pluviométrie (drainage) est le facteur principal de contrôle. Elle contrôle à la fois le type d'altération et l'épaisseur de la couche d'altération.



Zonation des altérations (type et intensité) en fonction de la température et de la pluviométrie

▲ **FIGURE 1. Contrôle climatique de l'épaisseur et de la composition minérale des sols : diagramme dit « de PEDRO (1968) » en réalité repris de STRAKHOV (1967) [rappels de géologie].** Phylites TOT, kaolinite, gibbsite = minéraux argileux | **Substratum** : désigne ici la roche-mère
D'après LAGABRIELLE et al. (2013).



▲ FIGURE 2. Le sol, interface entre vivant et non-vivant.

D'après LIZEAUX, BAUDE *et al.* (2010) et LACOSTE & SALANON (1969), modifié.

Rappels de géologie

On trouve aussi des **sables** (résidus de **quartz**, un minéral quasi-inaltérable chimiquement) et des **limons** = **silts**, particules notamment formées par le **vent** ou les **déplacements fluviaux**. Ce qui distingue ces trois types de particules, c'est leur **taille** (très fin pour les argiles : diamètre < 2 µm, moyen pour les limons : 2-63 µm, plus gros pour les sables : > 63 µm).

Et aussi

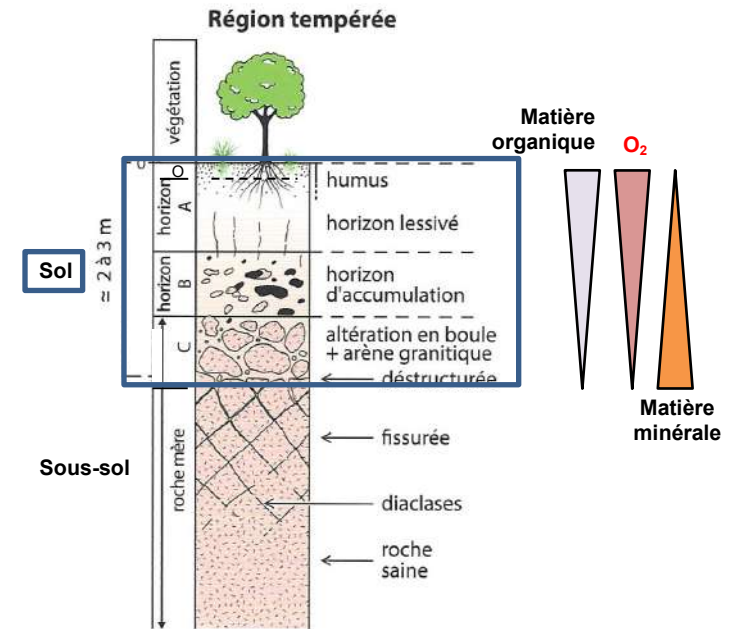
La **composition** du **sol** peut aussi provenir :

- De l'altération de roches non silicatées, par exemple des **roches carbonatées** qui génèrent des **paysages karstiques** ou **calcifient** les **sols** ;
- De matériaux emportés par les **fleuves**, **glaciers**...

- La **composition** et l'**organisation** du sol dépendent donc de la **nature de la roche-mère**, des **conditions climatiques** et de la **diversité biologique** présente en un lieu.

2. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons

- Le **sol** peut être découpé en **différents niveaux horizontaux superposés différant par leur aspect, leur couleur, leur granulométrie, leur composition...** qu'on appelle **horizons** (figure 3) : les horizons les plus **superficiels** sont les plus riches en **matière organique** et en **organismes vivants** alors qu'en profondeur, on atteint la **roche-mère** (**sous-sol**).



▲ FIGURE 3. Un sol typique de région tempérée (brunisol) et son découpage en horizons.

D'après LAGABRIELLE *et al.* (2013), précisé/modifié. Le sol peut être moins épais.

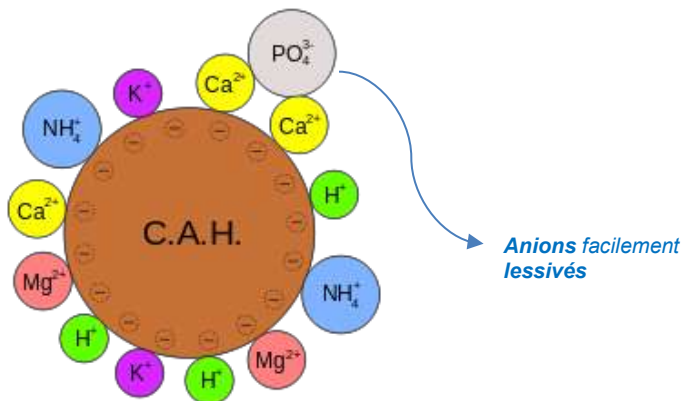
- On distingue classiquement, dans un **sol brun prairial ou forestier** (= **brunisol**), les **horizons** suivants (dont l'épaisseur peut varier) (figure 73) :
 - L'**horizon organique (O)** [parfois incorporé à l'horizon A : A₀] **horizon composé de débris végétaux (+ animaux : crottes, cadavres...) plus ou moins fragmentés.**
 - o La **partie superficielle où les débris sont encore reconnaissables à l'œil nu** est appelée **litière** ;
 - o La **partie plus profonde et très sombre où les débris sont non reconnaissables** peut être appelée **humus**. Le mot **humus** désigne aussi les **acides humiques** très présents dans ce niveau.

(!) Certains auteurs incluent la litière dans l'humus : le mot est alors synonyme d'horizon organique.
 - L'**horizon de lessivage = mixte = éluvial (A)** : **horizon composé en proportions semblables d'humus et de manière minérale.**
- L'eau y percole de manière importante, permettant notamment le **lessivage de la matière organique superficielle** ainsi emportée plus en profondeur.
 - L'**horizon d'accumulation = illuvial (B)** : **horizon accumulant des matériaux, transformés (bio)chimiquement et remaniés, riche en éléments fins (argiles, hydroxydes de fer et d'aluminium, composés humiques).** On y trouve quelque débris grossiers (« cailloux ») provenant de la roche mère.
 - L'**horizon d'altération (C)** : **horizon où se déroule la fragmentation et l'altération de la roche-mère.**
 - La **roche-mère peu ou pas altérée** (parfois notée **horizon R**), ou **sous-sol**.
- On pourra noter bien l'existence de gradients verticaux (organique, minéral, oxygénique) (figure 3).

3. La solution du sol, un réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante

a. Une fraction minérale et une fraction organique qui forment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations

- Le sol comprend :
 - Des **particules minérales**, entre autres des **argiles** comme nous venons de le voir.
 - Des **particules organiques** qui sont *issues de la décomposition des êtres vivants par les conditions climatiques ainsi que par la **pédofaune** (animaux du sol), les 'champignons' décomposeurs et les bactéries du sol*. Ces particules forment l'**humus** et les **molécules qui le composent**, de nature **extrêmement diversifiée**, sont appelées **molécules humiques** – ou, très souvent, **acides humiques** car ce sont souvent des acides.
- Les **argiles** et les **acides humiques s'agglomèrent et forment alors des structures colloïdales chargées négativement qui retiennent les cations** : ce sont des **complexes argilo-humiques (CAH)**.
- Les **anions** sont quant à eux dissous dans l'eau du sol sans être directement associés aux CAH, quoiqu'ils soient **attirés par les cations portés par le CAH** (exemple du phosphate sur la figure) (figure 4).



▲ FIGURE 4. Une représentation du CAH associé aux cations qui le stabilisent.
D'après Wikipédia (consultation janvier 2016).

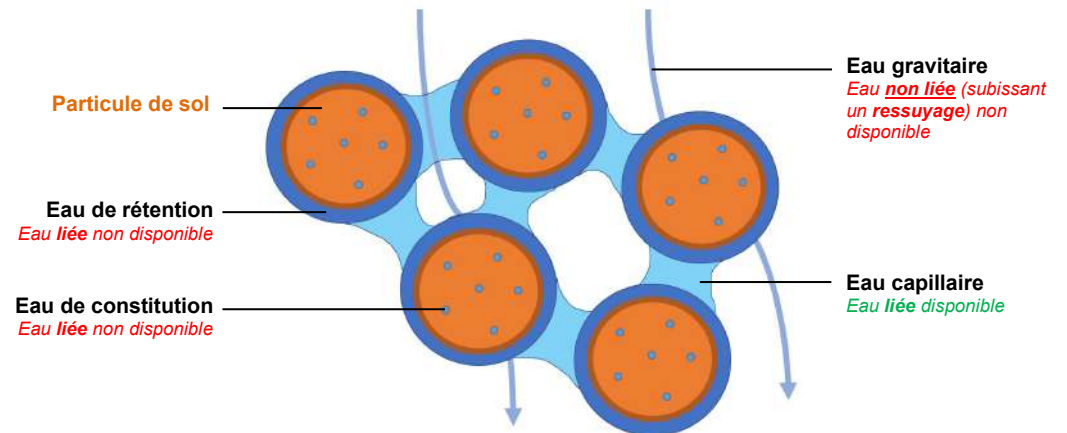
b. Une composante hydrique plus ou moins disponible

a. Typologie de l'eau du sol : eau gravitaire (= eau non liée) vs. eau liée (eau capillaire / eau de constitution / eau de rétention)

- L'eau présente dans le sol (figure 5) peut être classée en **plusieurs catégories** en fonction de sa **disponibilité** (on considère un sol saturé en eau suite à une pluie) :
 - L'**eau gravitaire** ou **eau non liée** est *l'eau qui s'infiltre dans le sol par gravité et atteint ses horizons les plus profonds, voire termine dans une nappe phréatique*. Cet **écoulement de l'eau gravitaire** porte le nom de **ressuyage** et intervient **rapidement après une précipitation** (durée : quelques heures au plus). L'eau gravitaire n'est **pas disponible** pour les plantes.

- L'**eau liée** est *l'eau qui s'associe aux particules du sol*. On peut y distinguer :
 - L'**eau capillaire**, *située dans les interstices entre les particules et retenue par tension superficielle* [eau **disponible**].
 - L'**eau de constitution**, *emprisonnée dans les particules hydrophiles comme les argiles* [eau **non disponible**].
 - L'**eau de rétention**, *fortement adsorbée par les particules du sol et qui est difficile à leur « arracher »* [eau **non disponible**].

Nous allons revoir un peu **plus loin** la notion de **potentiel hydrique** : l'eau de constitution et l'eau de rétention présentent une **forte composante matricielle du potentiel hydrique**, ce qui explique leur **faible capacité à être mobilisée**.



▲ FIGURE 5. La typologie de l'eau dans le sol. Original (avril 2022).

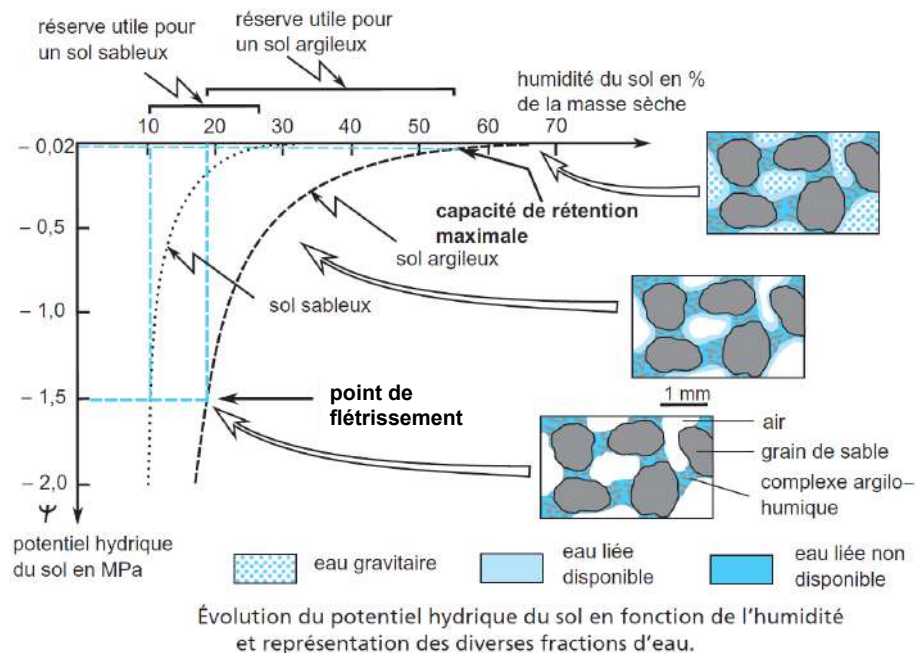
β. Une fraction d'eau disponible comprise entre la capacité au champ et la point de flétrissement

- La **fraction d'eau** qui peut être **prélevée** par les **plantes** se situe dans un **intervalle** situé entre les deux **limites** suivantes (figure 6) :
 - La **capacité au champ** ou **capacité de rétention maximale** : *situation où l'eau liée du sol atteint une quantité maximale après ressuyage*. L'eau est **aisément mobilisable** par la plante qui peut **prélever l'eau capillaire**.

La **capacité au champ** est typiquement **atteinte** après d'**importantes précipitations** et une fois le **ressuyage de l'eau gravitaire opéré**.

- Le **point de flétrissement** : *situation où l'eau du sol n'est plus mobilisable par les plantes, toute l'eau liée restante appartenant à l'eau non disponible (eau de constitution et de rétention)*. On observe alors souvent et plutôt rapidement le **flétrissement** de la plante (*perte de rigidité d'une plante herbacée due à un manque d'eau qui affecte l'hydrosquelette et donc le maintien du végétal*), ce qui explique l'expression retenue.

Le **point de flétrissement** est **atteint** lorsque l'**évaporation de l'eau du sol** et le **prélèvement d'eau** par les **plantes** ont **dilapidé toute l'eau disponible**, c'est-à-dire l'eau capillaire.



▲ FIGURE 6. Disponibilité de l'eau dans le sol : notions de capacité au champ et point de flétrissement. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- En fonction des **caractéristiques du sol**, sa capacité à **retenir l'eau** varie et les valeurs de **capacités au champ** ou du **point de flétrissement** fluctuent grandement d'un sol à l'autre.

B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire

1. Localisation et caractéristiques des zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes

- L'**absorption racinaire** se déroule au niveau du **rhizoderme** et, pour **90 % des plantes adultes**, au niveau des **mycorhizes** qui sont des **associations symbiotiques entre des hyphes mycéliennes et des racines de Spermaphytes**.

a. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants

α. Un tissu présentant une importante surface d'absorption

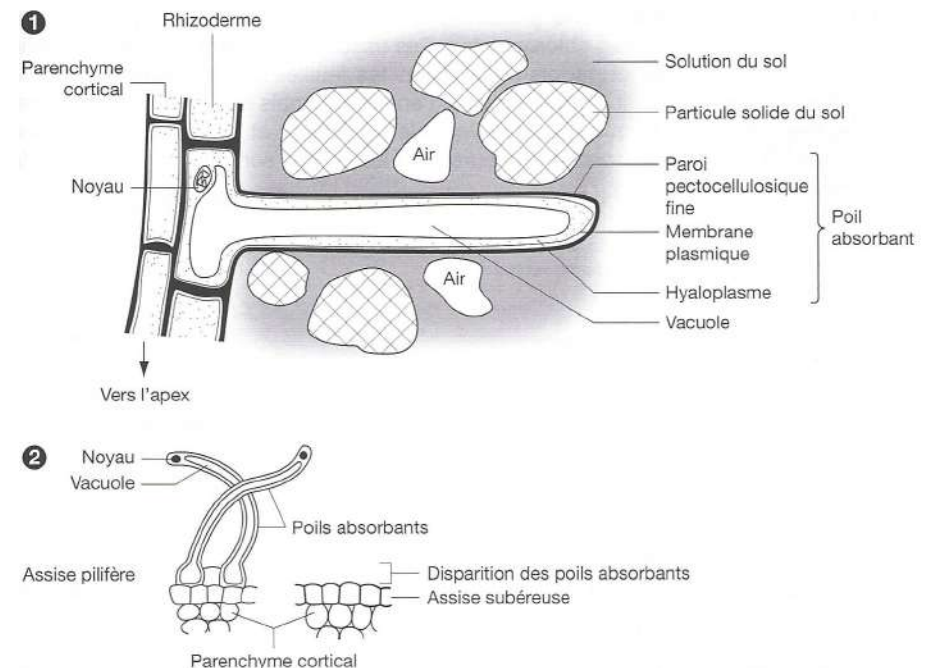
- Le **rhizoderme** est le **tissu de revêtement des jeunes racines**. Entre la **zone lisse** et la **zone subéreuse**, on trouve fréquemment la **zone pilifère** (figure 7) où **les cellules sont allongées et présentent une expansion allongée (surtout occupée par la vacuole à l'état turgescent) qui permet d'augmenter la surface**

d'échanges avec le sol ainsi qu'une paroi fine favorisant également les échanges : ces cellules sont appelées des **poils absorbants**.

Il existe, chez certaines espèces, des **rhizodermes sans aucun poil absorbant** ou plus fréquemment des **rhizodermes où se mélangent poils absorbants et cellules sans expansions** qui réalisent aussi le **prélèvement de la solution du sol**.

Notons que le mot **poil absorbant** désigne bien **la cellule entière**, pas juste l'expansion.

- La **densité des poils absorbants** est très importante et peut atteindre **500 par cm²**, ce qui **démultiplie les possibilités de prélèvement**.



Poils absorbants

1. Relation du poil absorbant avec le sol. 2. Remplacement fonctionnel de l'assise pilifère par la subérification de la couche de cellules corticales sous-jacentes.

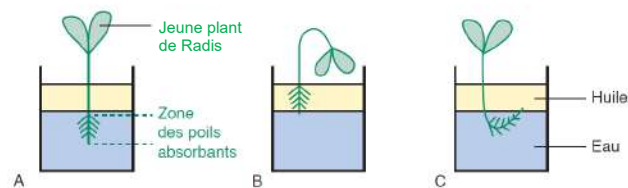
▲ FIGURE 7. Le rhizoderme et sa subérification (racine primaire). D'après BREUIL (2007).

β. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de ROSENE

- L'**expérience de l'Américaine Hilda F. ROSENE** (épouse LUND) (1897-1978) [**sans accent, contrairement à la figure et de nombreuses sources, dont mes anciens cours**] permet la **mise en évidence simple de l'importance de la zone pilifère** dans l'**absorption d'eau par la racine** (figure 8).
- Des **expériences de suivi d'ions marqués radioactivement** montrent que les ions sont **également absorbés** à ce niveau.

- En revanche, la **subérification** observée en **aval de la zone pilifère** semble **interdire les échanges d'eau et d'ions** (mais pas de gaz) entre le sol et la racine en l'absence de mycorhization.

Dans l'expérience historique de Rosène, de jeunes plantules de brassicacées sont placées dans différentes configurations, de manière à ce qu'une ou plusieurs régions racinaires ne se trouvent pas au contact de l'eau. Pour cela, on utilise de l'huile, qu'on suppose non toxique pour le rhizoderme.



Cas A : l'apex et la zone pilifère sont dans l'eau, seule la zone subéreuse est au contact de l'huile ;
cas B : seule la zone pilifère est au contact de l'huile ; cas C : seule la zone pilifère est au contact de l'eau.

Le seul cas où la plantule flétrit, ce qui est imputable à un manque d'eau, est celui où son rhizoderme ne se trouve pas au contact du milieu aqueux. Ce **tissu superficiel** est donc **indispensable à l'absorption**.



Hilda ROSENE
(1897-1978)

▲ FIGURE 68. **Expérience historique de ROSENE (1930)**. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

b. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption

a. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique

- On appelle **mycorhize** une **association symbiotique entre une racine d'Angiosperme ou de Gymnosperme et un mycélium d'Eumycètes (Basidiomycètes ou Ascomycètes)**.

Un **mycélium** est la **partie végétative d'un 'champignon' constituée de filaments cellulaires nommés hyphes** [en théorie, le mot *hyphe* est féminin... mais l'Académie française retient l'usage traditionnel au masculin ; en clair, c'est comme on veut !].

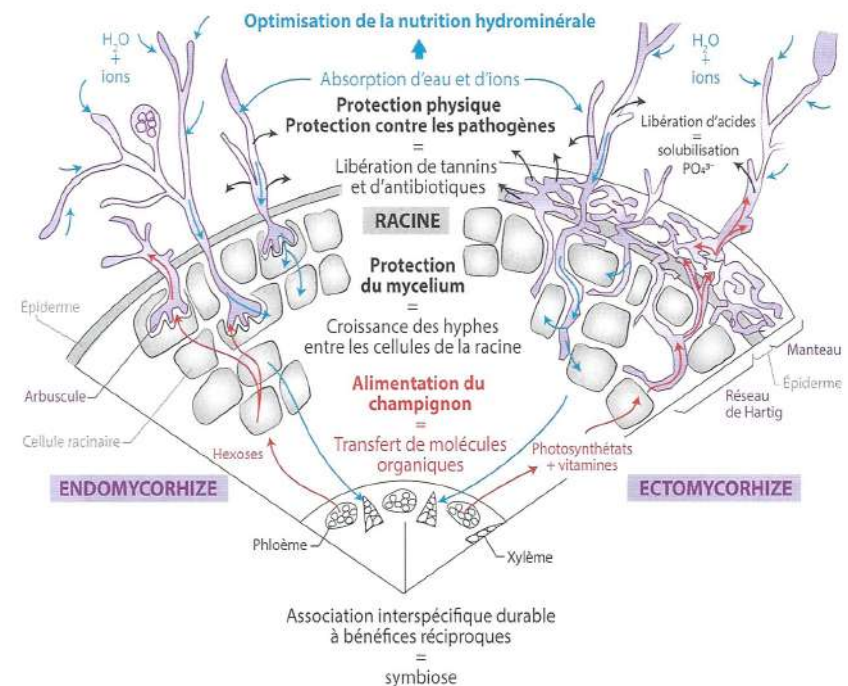
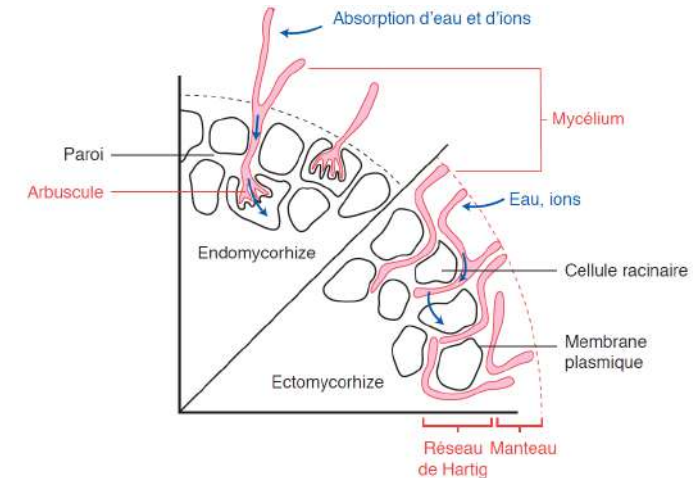
- Ces **associations** concerneraient **90 % des plantes** et sont **quasiment obligatoires** chez les **plantes de grande taille** comme les arbres, l'absorption subapicale de solution hydrominérale au niveau des **poils absorbants** étant **insuffisante** par rapport aux besoins de la plante.

Bien que la **majeure partie des prélèvements hydrominéraux** soient réalisés par des **mycorhizes**, le **modèle** souvent présenté dans les manuels (et que nous traiterons **plus loin**) est celui des **poils absorbants**. Cela s'explique par le fait que les **manipulations** sont plus **aisées** sur des **jeunes plantes** que sur des plantes imposantes, plus rarement choisies comme sujet d'étude.

- Il existe des **espèces fongiques inféodées à une espèce donnée d'Angiosperme (ou Gymnosperme)** alors que **d'autres peuvent s'associer à plusieurs espèces différentes**.

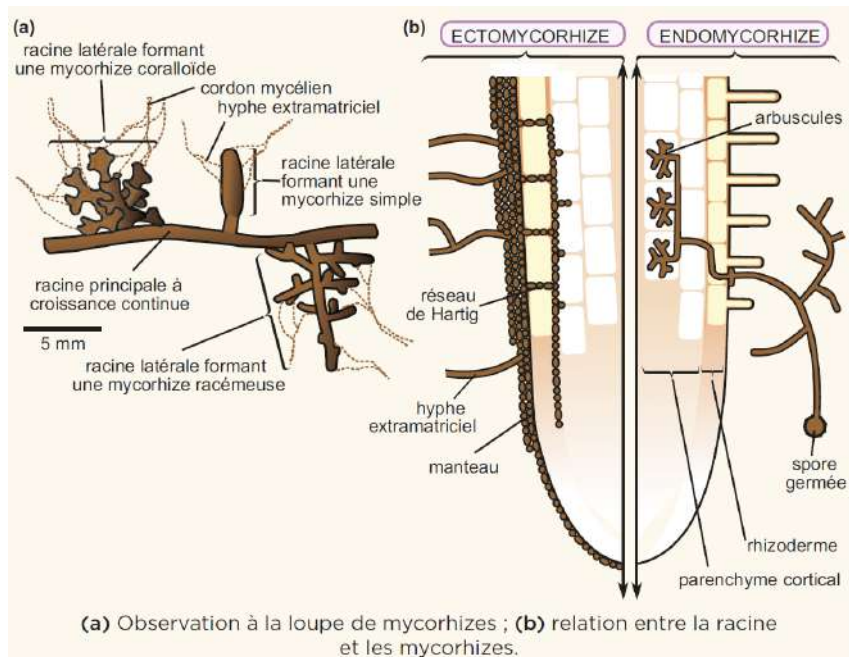
Un **mycélium** donné peut être associé à **une seule plante ou un seul arbre** ou bien établir des **mycorhizes** avec **plusieurs individus végétaux** (issus ou non de la même espèce), parfois très **nombreux** : il peut alors arriver que **certaines nutriments** soient « **prélevés** » par le champignon à une **plante** et **donnés à une autre plante** avec laquelle il est associé.

β. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes

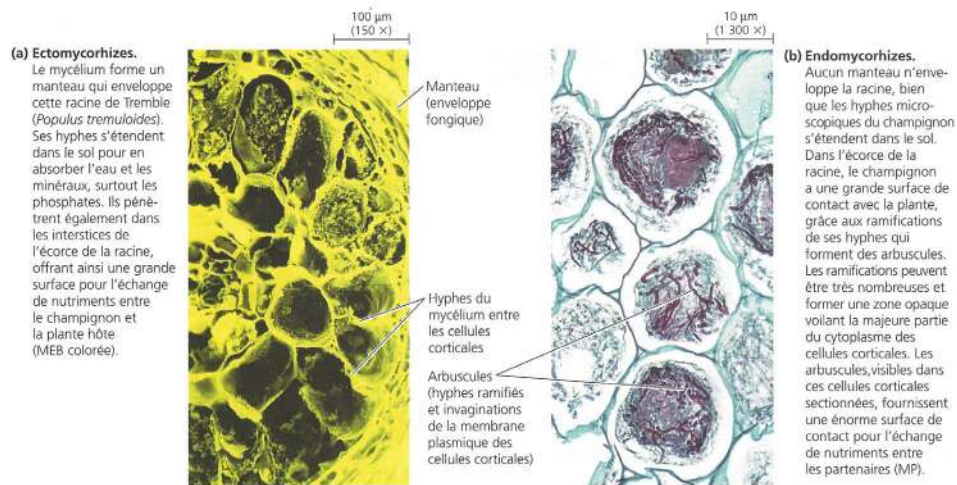


▲ FIGURE 9. **Endomycorhize vs. ectomycorhize : deux visions.**

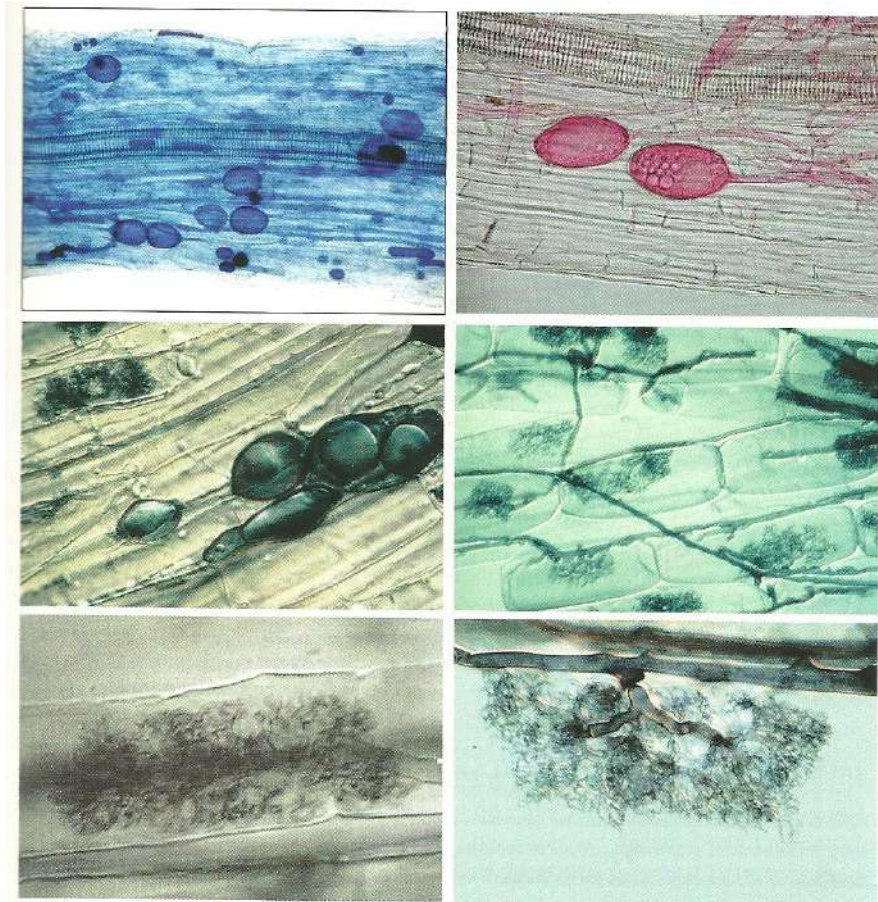
D'après SEGARRA *et al.* (2015) et DAUTEL *et al.* (2021)



▲ FIGURE 9bis. Endomycorhize vs. ectomycorhize : une autre vision.
D'après SEGARRA *et al.* (2015) et DAUTEL *et al.* (2021)



▲ FIGURE 10. Endomycorhize vs. ectomycorhize. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
Les « arbuscules » légendés ressemblent ici davantage à des **pelotons**.



Type *Arum*.

En haut à gauche : racine endomycorhisée dans laquelle les structures fongiques symbiotiques ont été colorées en bleu (voir annexe 2) ; on voit des vésicules, de gros hyphes longitudinaux (surtout en bas de la photo) et des arbuscules sous forme de petits nuages flous ; la bande striée au centre de la racine est le faisceau des vaisseaux qui conduisent la sève (photo Yolande Dalpé).

En haut à droite : mycélium de Glomérormycète (coloré en rouge) portant des vésicules terminales qui contiennent des globules lipidiques (photo in Peterson *et al.*, 2006).

Au milieu à gauche : vésicules (en bas à droite de la photo) et un arbuscule (en haut à gauche) ; on voit aussi des hyphes longitudinaux (photo reproduite avec l'aimable autorisation de Mark Brundrett).

Au milieu à droite : hyphes portant des arbuscules ; chaque arbuscule occupe une cellule du cortex racinaire (photo Mark Brundrett).

Photos du bas : vue à fort grossissement de deux arbuscules de forme différente (photo à gauche : Paola Bonfante, in Bonfante, Perrotto, 1995, à droite : photo reproduite avec l'aimable autorisation de Mark Brundrett).

▲ FIGURE 11. Observation microscopique de l'organisation mycorhizienne (endomycorhizes arbusculo-vésiculaires). D'après GARBAYE (2013).

- On peut distinguer (figure 9-11) :
 - Les **mycorhizes ectotrophes** ou **ectomycorhizes** : le **mycélium** forme un **manchon mycélien** ou **manteau mycélien** autour des racines et colonise les parois des cellules du cortex racinaire sans pénétrer dans les cellules ; l'ensemble du mycélium insinué dans le réseau pariétal constitue le **réseau de HARTIG** (au niveau duquel s'effectuent les échanges). Les ectomycorhizes se trouvent plutôt au niveau des arbres.
 - Les **mycorhizes endotrophes** ou **endomycorhizes** : le mycélium ne forme pas de manchon et pénètre profondément dans les cellules au-delà du cadre délimité par les parois, en repoussant la membrane plasmique de la cellule végétale et en formant un **arbuscule** digité au niveau duquel s'effectue l'essentiel des échanges. Ce type de mycorhizes peut aussi présenter d'autres formes (vésicules, pelotons...) ; les **vésicules** semblent comprendre essentiellement des réserves lipidiques.
- Dans tous les cas, il n'y a pas de fusion entre les cellules des deux organismes qui restent physiquement séparées par leurs membranes respectives.

y. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre... quoique

- Les deux protagonistes de la symbiose peuvent souvent vivre séparément, quoique la symbiose devienne nécessaire pour la plante quand elle devient imposante.
- De l'autre côté, certaines espèces de 'champignons' sont quasi-exclusivement voire parfois exclusivement mycorhiziennes, ne pouvant subvenir à leurs besoins trophiques sans association.
- Les 'champignons' qui peuvent vivre à l'état libre sont généralement **saprophytes**, c'est-à-dire qu'ils se nourrissent de matière organique en décomposition, ce qui peut leur suffire.

δ. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire

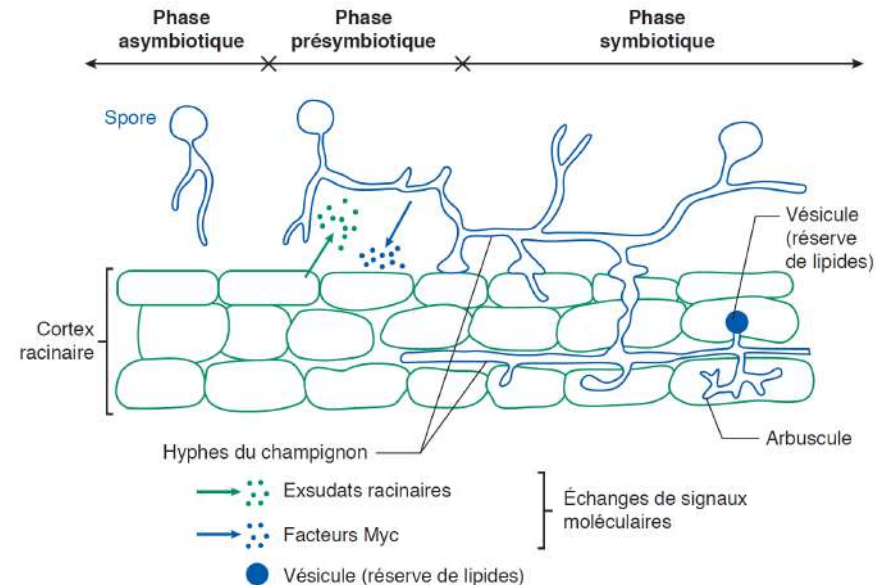
- On appelle **mycorhization** l'ensemble des processus qui permettent la mise en place d'une symbiose mycorhizienne.
- On a pu mettre en évidence l'existence d'un dialogue moléculaire entre plante et champignon dans l'établissement de la symbiose (figure 12) :
 - Production de **facteurs Myc**, des **substances polysaccharidiques** ou **lipopolysaccharides**, par le champignon ;

Des recherches agronomiques récentes montrent qu'on peut augmenter les rendements agricoles de certaines espèces cultivées en ajoutant des **facteurs Myc** dans le sol, ce qui favorise la mycorhization.

L'objectif serait, à terme, de pouvoir produire à grande échelle, soit par voie synthétique (chimie), soit par voie biologique, de grandes quantités de ces substances.

- Production d'**exsudats racinaires**, souvent des **métabolites secondaires** tels que des **flavonoïdes**, par la plante.
- Ces signaux modifient l'expression génétique des deux partenaires et permettent l'édification de la mycorhize.

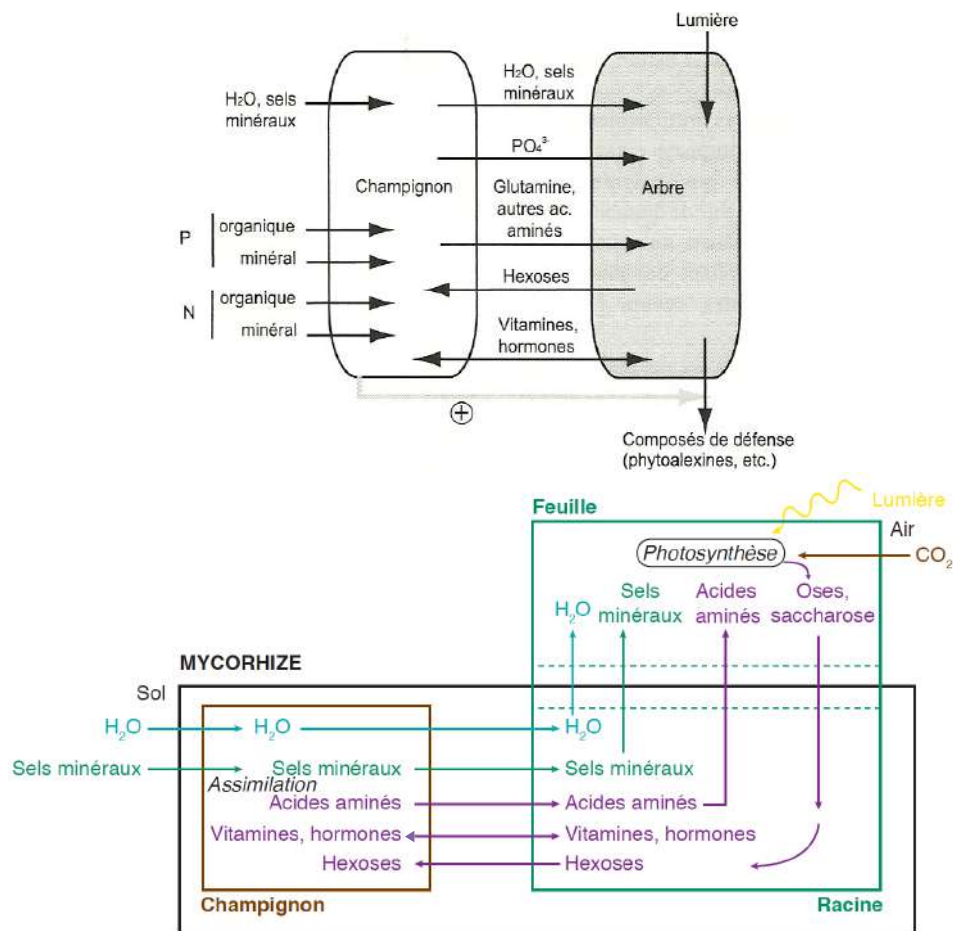
Notons que la **symbiose inhibe** la mise en place de **poils absorbants**. Les mycorhizes peuvent du reste être présentes dans les **zones subérimées** voire parfois les **zones liégeuses**.



▲ FIGURE 12. **Mise en place d'une mycorhize (mycorhization)**. D'après SEGARRA et al. (2015).

ε. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque

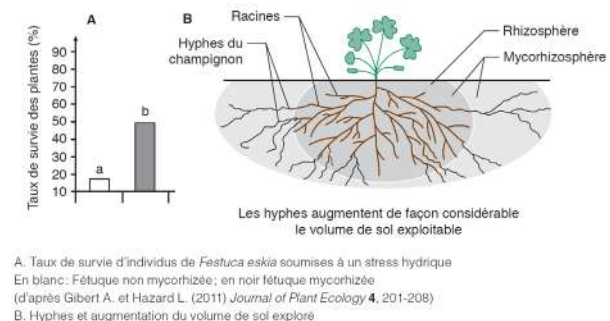
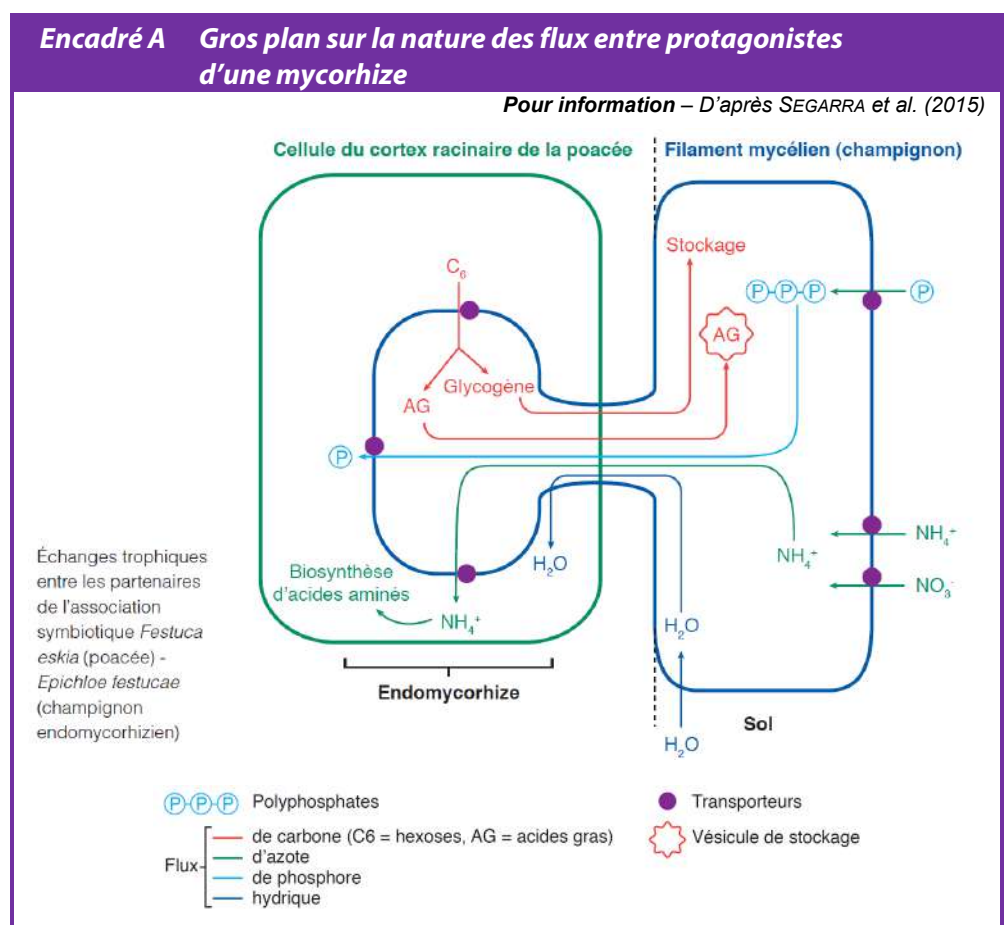
- La **mycorhize** permet des **échanges de nutriments** entre les protagonistes (figure 12 + encadré A) :
 - Le champignon fournit à la plante :
 - de l'eau,
 - des **sels minéraux** (notamment des **cations**, des **nitrites** ou encore des **phosphates**, ces derniers étant assez difficiles à prélever chez une plante non mycorhisée),
 - des **composés organiques azotés** (dont des **acides aminés**) ou **phosphorés** prélevés dans le milieu ou synthétisés par les cellules fongiques.
 - La plante fournit au champignon :
 - Des **photoassimilats** sous forme d'**hexoses** (fructose ou glucose) ; le champignon consomme **20 à 40 % des oses produits par la plante**.
 - Des **vitamines**, des **hormones**...
- La **mycorhize** intervient aussi dans les fonctions de **défense** et de **protection** :
 - Le champignon fournit une **protection mécanique** de la plante quand il forme un manchon (cas des **ectomycorhizes**)
 - Le champignon stimule les défenses de la plante qui produit des **tanins** (parfois accumulés dans des **cellules à tanins** en périphérie de la racine : voir TP SV B) ou des **phytoalexines** qui sont des **composés limitant la consommation** des deux protagonistes par les organismes du sol.



▲ FIGURE 13. **Échanges entre protagonistes d'une mycorhize : deux visions.**
D'après SELOSSE (2000) et SEGARRA *et al.* (2015).

ζ. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizosphère vs. mycorrhizosphère)

- On peut appeler **rhizosphère** la **zone du sol située au voisinage des racines d'une plante et où celle-ci est susceptible de prélever directement et de manière autonome la solution du sol**. Son volume est nettement plus faible que celui de la **mycorrhizosphère** qui est **la zone du sol située au voisinage des racines d'une plante et des hyphes mycéliennes avec lesquelles la plante est impliquée dans une mycorhize** (figure 14-B).
- Dans certains cas, notamment des situations de **manque d'une substance nécessaire à la plante**, on peut montrer que la **présence d'une mycorhize** favorise nettement la **survie** par rapport à des **plants non mycorhizés** (ex. : figure 14-A dans le cas d'un **stress hydrique**).



▲ FIGURE 14. **Importance de la mycorhization sur l'absorption racinaire.**
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

2. Mécanismes ioniques et hydriques de l'absorption racinaire et du transfert radial

Il est impératif de **maîtriser le cours sur les transports transmembranaires** vus avec le **chapitre sur les membranes**, y compris leur explication en termes de **potentiel hydrique (encadré B)** ou **électrochimique (encadré C)**. Ces notions sont effet des **mots-clefs du programme**.

a. L'absorption et le transfert d'eau jusqu'au xylème, un phénomène d'osmose qui suit un gradient décroissant de potentiels hydriques

α. Le potentiel hydrique, base physique de l'osmose

- L'eau se déplace de manière passive selon des gradients de **potentiels hydriques décroissants** (encadré B), c'est-à-dire **du potentiel le moins négatif vers le potentiel le plus négatif** (figure 15).

Encadré B L'importance du potentiel hydrique dans l'osmose

Très important – D'après DENCEUD et al. (2011)

Le potentiel hydrique est défini comme la somme des composantes suivantes :

– une **composante osmotique** (Ψ_o) : l'eau a tendance à aller du milieu le moins concentré en solutés vers le milieu le plus concentré.

D'après la loi de Van't Hoff : $\Pi = RTCi$

La pression osmotique π s'exprime en Pascal (Pa).

La concentration doit être homogène à des mol.m^{-3} car la pression osmotique est homogène à des Pascals (J.m^{-3}).

Le produit $C \times i$ représente l'**osmolarité** et s'exprime en osmol.m^{-3} . Si toutes les particules de soluté sont libres alors $i = 1$. Si au contraire elles sont toutes agrégées les unes aux autres i tend vers 0.

Les forces de rétention de l'eau s'expriment au niveau des ménisques qui imbibent les surfaces hydrophiles. Elles sont d'autant plus importantes que le rayon du ménisque est faible.

La composante matricielle du potentiel hydrique est en fait l'expression de la loi de Jurin.

où Π représente la pression osmotique, R la constante des gaz parfaits, T la température, C la concentration totale du compartiment en solutés et i le nombre de particules par molécule de soluté.

$$\text{Donc } \Psi_o = -\Pi = -RTCi$$

– une **composante hydrostatique** (Ψ_p) : l'eau, à l'instar des autres fluides, se déplace spontanément du compartiment à pression hydrostatique la plus élevée vers le compartiment à pression hydrostatique la plus faible.

$$\text{Donc } \Psi_p = PV_m$$

où P représente la pression hydrostatique et V_m le volume molaire de l'eau.

– une **composante gravitaire** (Ψ_g) : l'eau se déplace vers le bas.

$$\text{Donc } \Psi_g = \rho gz$$

où ρ représente la masse volumique de l'eau, g le champ de pesanteur et z l'altitude.

– une **composante matricielle** (Ψ_m) liée aux forces de rétention de l'eau, dues aux forces de tensions superficielles.

$$\Psi_m = -\frac{2\gamma}{r} \cos \theta$$

où T représente la tension superficielle de l'eau et r le rayon du ménisque considéré.

$$\text{Finalement, } \Psi = \Psi_o + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$$

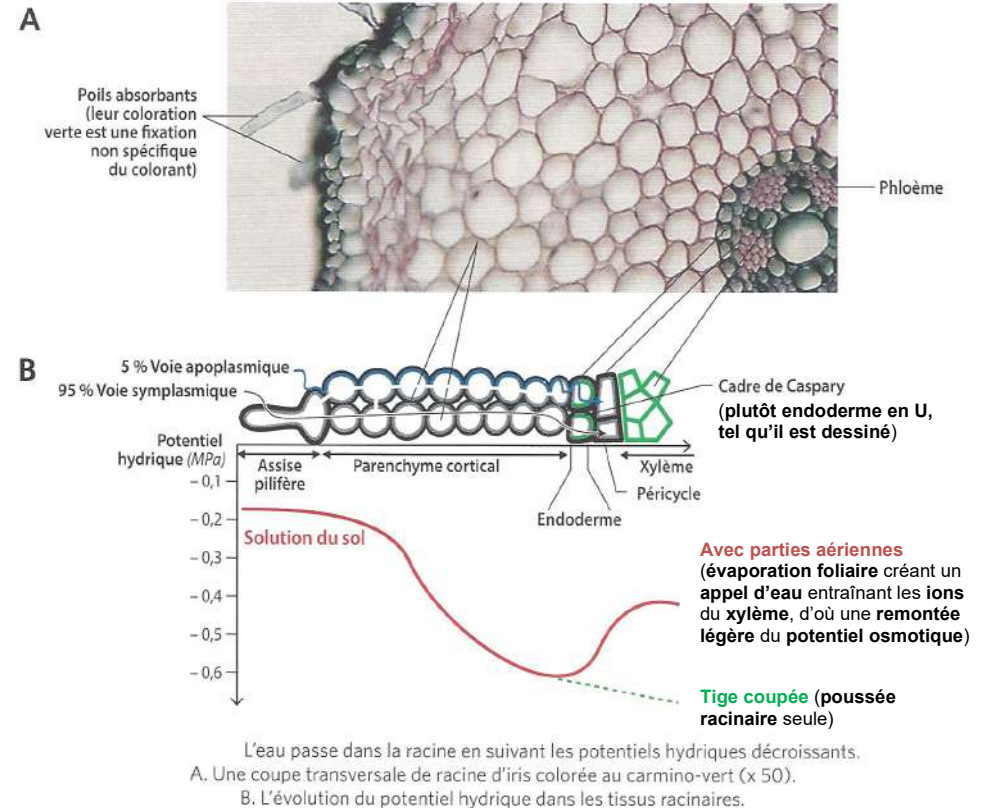
β. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers d'aquaporines

- Rappelons que **l'eau se déplace uniquement de manière passive, à la fois par diffusion simple au sein de la bicouche phospholipidique et par diffusion facilitée au travers d'aquaporines (canaux protéiques spécialisés)**. Les aquaporines comprennent **six hélices alpha transmembranaires**.

Revoir le **chapitre sur les membranes**

γ. Le potentiel osmotique, composante du potentiel hydrique expliquant l'entrée et le transfert radial d'eau au niveau racinaire

- Au niveau **racinaire**, c'est avant tout et quasi-exclusivement la **composante osmotique** qui explique **l'entrée d'eau** dans la racine de même que son **transfert radial jusqu'au xylème** (figure 15).



▲ FIGURE 15. **Gradient radial de Ψ_{H_2O} dans la racine.** D'après DAUTEL et al. (2021), modifié.

- On notera que le **potentiel hydrique remonte légèrement dans le xylème**, ce qui indique la **solution xylémienne (sève brute)** est **moins concentrée en solutés** que le **parenchyme cortical** par exemple. On peut l'expliquer par l'**aspiration foliaire** (voir **plus loin**) qui **met en mouvement la sève brute**, emportant ainsi une **partie des ions dissous** et **diminuant** de ce fait le **potentiel osmotique**.

Cette **remontée du potentiel hydrique** dans le xylème s'observe seulement en **journee** car la nuit (ou si l'on coupe la tige), l'**aspiration foliaire** est souvent inexistante.

b. L'absorption des ions, un phénomène actif ou passif selon les ions concernés

a. Des concentrations ioniques loin de l'équilibre de NERNST

▼ **TABLEAU I. Concentrations ioniques dans un poil absorbant : valeurs mesurées vs. calculées.** D'après BREUIL (2009).

La composition ionique de cellules racinaires a été comparée avec celle qui est prédite par l'équation de Nernst en utilisant les concentrations dans le milieu extérieur expérimental et le potentiel membranaire mesuré. En comparant la valeur de la concentration intracellulaire prédite par l'équation de Nernst avec les valeurs mesurées dans le hyaloplasme, on établit les mécanismes de passage des ions. Le tableau donne le résultat de ce type d'expérience.

Ion	Concentration dans le milieu extérieur (mmol.L ⁻¹)	Concentration calculée dans le milieu intracellulaire (mmol.L ⁻¹)	Concentration observée dans le milieu intracellulaire (mmol.L ⁻¹)
K ⁺	1	74	75
Na ⁺	1	74	8
Mg ²⁺	0,25	1 340	3
Ca ²⁺	1	5 360	2
NO ₃ ⁻	2	0,0272	28
Cl ⁻	1	0,0136	7
H ₂ PO ₄ ⁻	1	0,0136	21
SO ₄ ²⁻	0,25	0,00005	19

Comparaison des concentrations ioniques observées et calculées dans une cellule racinaire

Seul le K⁺ est proche de l'équilibre. Les **anions** NO₃⁻, Cl⁻, H₂PO₄⁻ et SO₄²⁻ atteignent des concentrations hyaloplasmiques supérieures à celles qui ont été calculées par l'équation de Nernst ; cela signifie que ces ions sont transportés activement dans la cellule et qu'ils se sont accumulés contre leurs gradients électrochimiques. En revanche, les **cations** Na⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺ présentent des concentrations cellulaires plus faibles que celles qui ont été prédites par l'équation de Nernst. Ils entrent donc par diffusion dans le sens du gradient électrochimique, mais sont éjectés de la cellule à mesure de leurs entrées.

Encadré C Importance de la notion de potentiel électrochimique

D'après SEGARRA et al. (2014)

Considérons une membrane perméable à une espèce moléculaire A, se comportant comme un soluté. Cette membrane sépare deux solutions aqueuses de A.

C₁ et C₂ : concentrations molaires de A dans les solutions « 1 » et « 2 » ;

V₁ et V₂ : potentiels électriques sur les deux faces de la membrane ;

μ : potentiel électrochimique de A dans un compartiment.

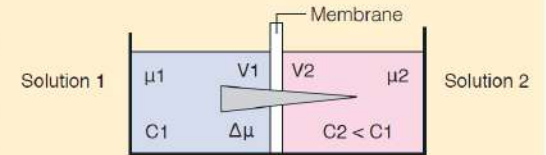


Figure encart 3.3a

► Expression du potentiel électrochimique μ_A de A dans une solution aqueuse

$$\mu_A = \mu_A^\circ + R.T.\ln C + z.F.V$$

μ_A[°] : potentiel électrochimique standard de A à une pression de 1 bar et à la température T

R : constante des gaz parfaits (8,31 J.K⁻¹.mol⁻¹)

T : température de la solution (en K)

C : concentration molaire de A dans la solution (en mol.m⁻³)

z : nombre de charges de A (ex : z = +2 pour Ca²⁺ et z = -1 pour Cl⁻)

F : constante de Faraday (-96500 C.mol⁻¹)

R.T. ln C est la **composante chimique** du potentiel électrochimique.

z.F.V est la **composante électrique** du potentiel électrochimique.

► Transferts transmembranaires de A et évolution de son potentiel électrochimique

Variation de potentiel électrochimique

Le transfert transmembranaire de A de la solution 1 vers la solution 2 s'accompagne de la variation Δμ de son potentiel électrochimique : $\Delta\mu = \mu_2 - \mu_1$

Attention au sens : c'est le potentiel dans le compartiment d'arrivée moins le potentiel dans le compartiment de départ !

Δμ représente l'énergie libérée ou consommée par le transfert d'une mole de A à travers la membrane.

Spontanéité des transferts

Si Δμ < 0 (μ₂ < μ₁), le transfert de A de la solution 1 vers la solution 2 libère de l'énergie, il est donc *spontané*. C'est un mécanisme *passif* appelé *diffusion*.

Le transfert est donc spontané dans le sens du gradient de potentiel électrochimique, c'est-à-dire vers le compartiment où le potentiel est le plus faible.

Si Δμ > 0 (μ₂ > μ₁), le transfert de A de la solution 1 vers la solution 2 nécessite un apport *énergétique*, il n'est pas spontané. C'est un mécanisme *actif*.

Le transfert n'est pas spontané lorsqu'il se fait contre le gradient.

► Etat à l'équilibre

L'état d'équilibre, c'est-à-dire lorsque le *flux net* est nul, est atteint lorsque Δμ = 0, c'est-à-dire lorsque μ₁ = μ₂.

Cas d'un soluté non chargé

$$\Delta\mu = R.T.\ln(C_2/C_1) \text{ (la composante électrique est nulle)}$$

Lorsque Δμ = 0, C₁ = C₂. À l'équilibre, les concentrations dans les deux compartiments sont *égales*.

Cas d'un soluté chargé

$$\Delta\mu = R.T. \ln (C_2/C_1) + z.F. (V_2 - V_1)$$

(on doit tenir compte de la composante électrique)

Dans un exemple théorique, on suppose deux compartiments séparés par une membrane perméable uniquement à Na^+ . À $t = 0$, on suppose une osmolarité égale et aucune différence de potentiel électrique (ddp) entre les deux compartiments.

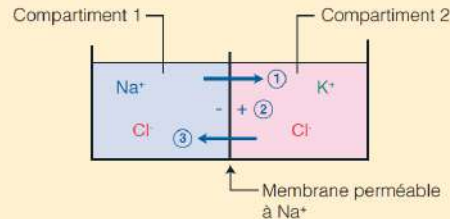


Figure encart 3.3b

1 : la différence de concentration en Na^+ induit un mouvement de ces ions vers le compartiment 2.

2 : mais ce déplacement provoque aussitôt une différence de potentiel électrique (ddp).

3 : la charge négative du compartiment 1 rappelle les ions Na^+ vers ce compartiment.

L'équilibre du flux est atteint lorsque les deux forces (provoquées par la différence de concentration et par la ddp) se compensent. À l'équilibre, les concentrations en Na^+ dans les deux compartiments ne seront donc pas égales.

À l'équilibre, $\Delta\mu = 0$ implique :

$$V_2 - V_1 = - (RT/zF) \ln (C_2/C_1) \text{ Relation de Nernst}$$

$V_2 - V_1 = \Delta V$ est le *potentiel électrique d'équilibre de l'ion*, c'est-à-dire la ddp qui devrait exister entre les deux faces de la membrane pour que l'ion considéré soit à l'équilibre.

À l'équilibre, les concentrations C_1 et C_2 des deux solutions ne sont cette fois *pas égales*.

Sur la figure 3.3a, si l'on considère que A est un soluté non chargé, son transfert est spontané du compartiment 1 vers le compartiment 2. Son transfert dans l'autre sens nécessite un apport d'énergie.

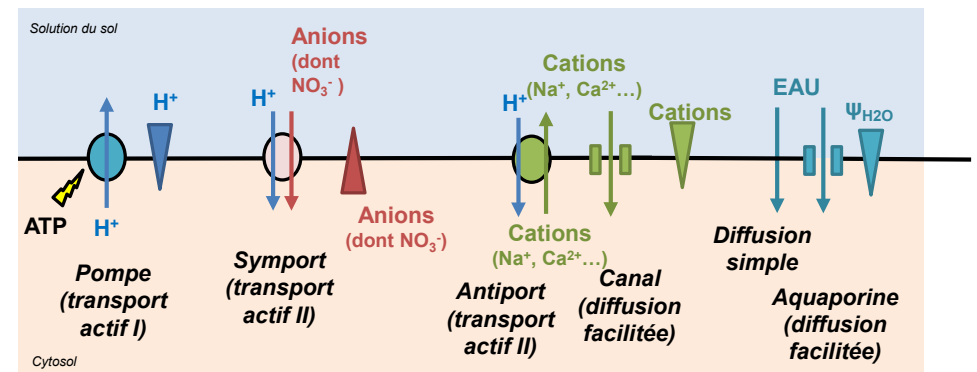
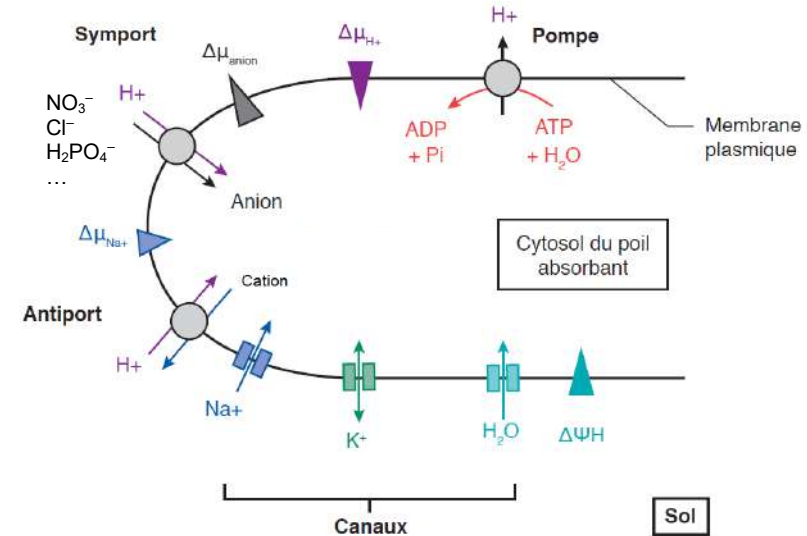
Sur le même schéma, si A est chargé, on ne peut rien dire quant au sens spontané de transfert car il faudrait connaître les valeurs de V_1 et V_2 pour calculer $\Delta\mu$.

- En appliquant l'équation de NERNST (encadré C), on constate que les concentrations intracellulaires calculées dans un poil absorbant sont très différentes de celles mesurées (tableau I). Les concentrations ioniques ne sont donc pas à l'équilibre, ce qui met en évidence des échanges transmembranaires (figure 16).

β. Une entrée active des anions (transport actif secondaire de type symport, utilisant la force proton-motrice), y compris des nitrates

- Les anions, plus concentrés dans la cellule qu'en dehors, entrent de manière active secondaire au moyen d'un symport avec des protons (figure 16). On dit que ce transport emploie la **force proton-motrice**, c'est-à-dire le **flux de protons généré par le gradient de concentration de protons entretenu de part et d'autre de la membrane**.
- De toute évidence, les nitrates suivent cette modalité d'entrée.

La version d'un antiport avec les ions hydroxydes HO^- défendue dans les ouvrages de PEYCRU *et al.* (divers) et récemment PERRIER, BEAUX *et al.* (2021) ne me semble pas documentée dans la littérature. Bien que je l'aie jadis reprise par prudence dans mes cours d'ATS ou de TB, il me semble que ce modèle est à rejeter.



▲ FIGURE 16. Les transports transmembranaires au niveau d'un poil absorbant (deux visions). D'après SEGARRA *et al.* (2015) et original (2018, modifié en 2022).

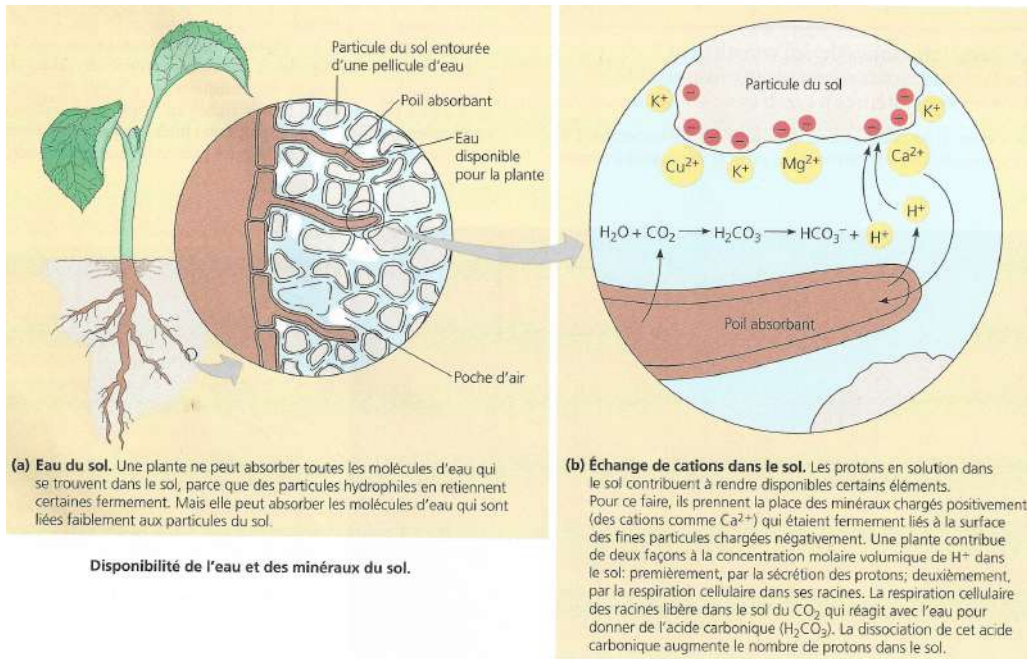
γ. Une entrée passive des cations par diffusion simple ou diffusion facilitée au travers de canaux... qui nécessitent leur expulsion active (par antiport utilisant la force proton-motrice)

- Les cations semblent rentrer par **diffusion simple** (même si les ions diffusent mal au travers de la membrane plasmique, leur gradient suffit ici à les faire fuir) et **facilitée** par des canaux (figure 16).
- Toutefois, l'existence d'un reflux de cations par des antiports à protons permet d'éviter une entrée trop importante.

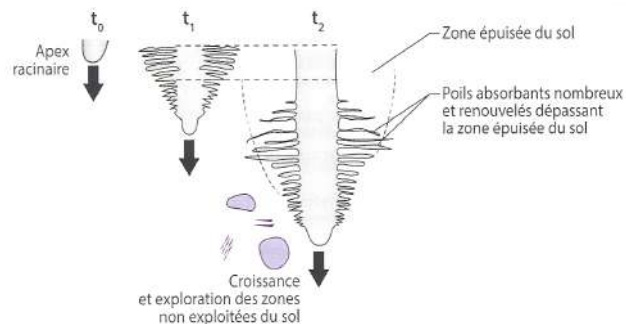
δ. L'entretien du gradient de protons par l'unique transport actif primaire en présence : les pompes ATPases H⁺

- Les **pompes à protons** (figures 16) consomment une **partie très importante de l'ATP** produite par la cellule. Elles permettent d'**entretenir localement le gradient de protons** entre **milieu extracellulaire** et **cytosol**, ce qui permet le **fonctionnement des transporteurs secondaires**.

ε. L'acidification locale du sol, conséquence du fonctionnement des pompes ATPases H⁺



Disponibilité de l'eau et des minéraux du sol.

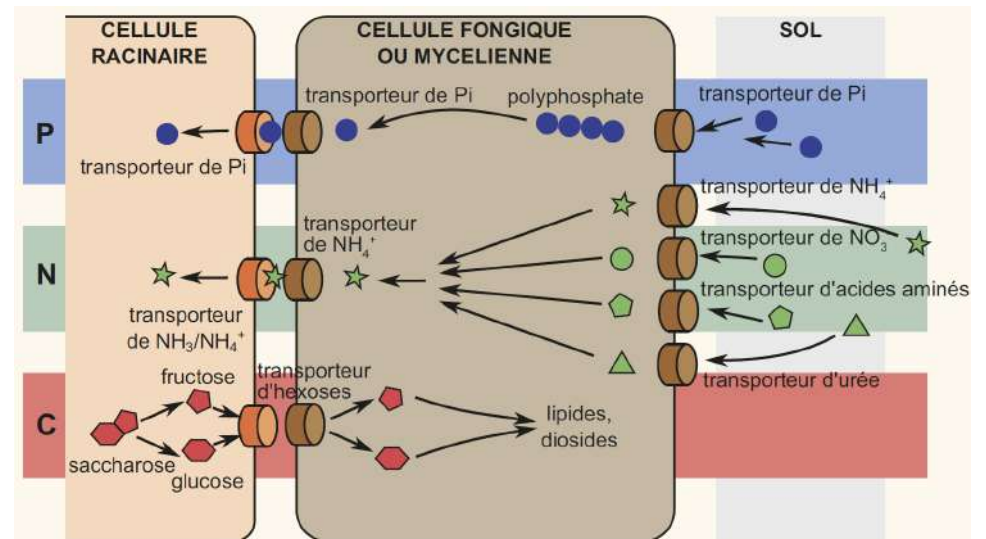


▲ FIGURE 17. L'acidification du sol, une conséquence de l'absorption racinaire.
D'après CAMPBELL & REECE (2004) et DAUTEL *et al.* (2021).

- Le **rejet de protons** au niveau des **poils absorbants** implique le **remplacement progressif des cations présents dans la solution du sol** (éventuellement associés au CAH) par des **protons**, ce qui induit localement à une **acidification progressive du sol** (figure 17).
- Les racines **ne peuvent donc pas exploiter indéfiniment la même zone du sol** et sont « condamnées » à **croître**, même si le **sol est un écosystème qui se régénère** (mais **moins vite** que l'exploitation par une racine).

c. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes

- L'**absorption mycorhizienne** suppose évidemment des **transporteurs** qui ne sont pas forcément clairement identifiés (figure 18).
- De même, il apparaît que les **échanges entre les deux protagonistes de l'association** sont également permis par des **transporteurs**, là encore mal connus (figure 18).



▲ FIGURE 18. Transporteurs impliqués dans les mycorhizes [pour information].
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

3. Le transfert radial de l'eau et des ions (= circulation radiale)

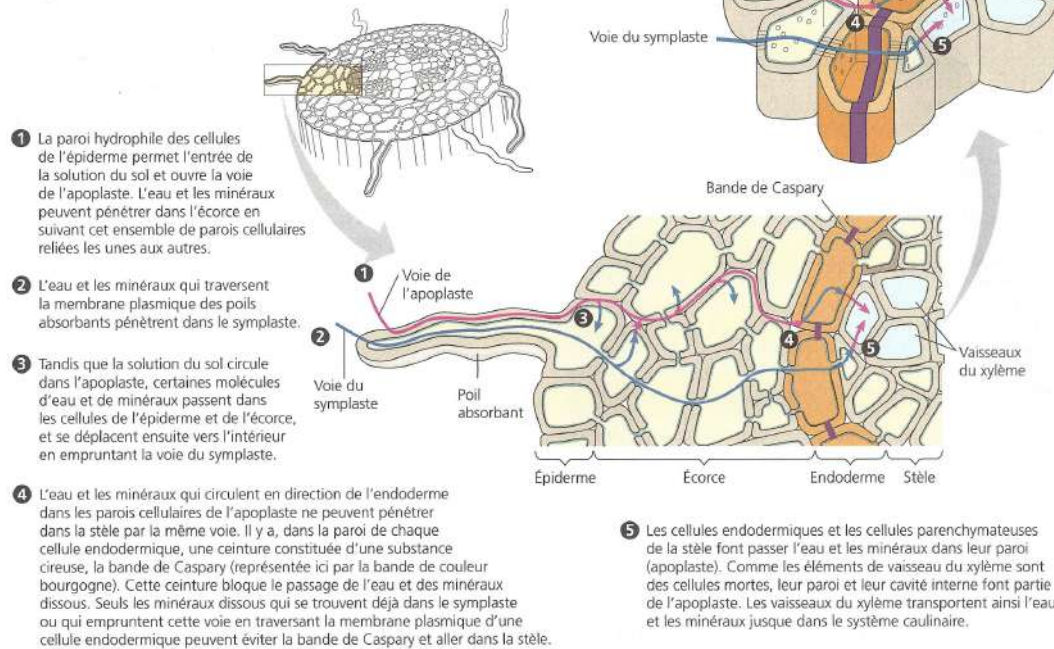
- Le **transfert radial racinaire (= circulation radiale racinaire)** désigne le **transport des substances absorbées depuis le poil absorbant (ou la mycorhize) jusqu'au xylème**.

a. Un transfert radial passif à la fois apoplasmique et symplasmique (voire « transcellulaire »)

- L'eau et les ions se déplacent à la fois par l'**apoplasme** (continuum des parois cellulaires) et le **symplasma** (continuum des cytoplasmes, notamment grâce aux plasmodesmes) (figure 19).

Certains auteurs parlent de **voie transcellulaire** quand **une substance traverse les vacuoles des cellules**. Pour d'autres auteurs, il ne s'agit que d'un **cas particulier de transport symplasmique**. La voie transcellulaire n'est **possible que pour l'eau**.

Transport radial des minéraux et de l'eau dans les racines. Les minéraux dissous sont absorbés par la surface des racines, en particulier par les poils absorbants et les mycorhizes (association mutualiste de racines et de champignons, non illustrée dans cette figure). L'eau et les minéraux traversent ensuite l'écorce, en empruntant à la fois des voies de l'apoplaste et des voies du symplaste, pour se rendre jusqu'à la stèle (voir la figure 36.6).

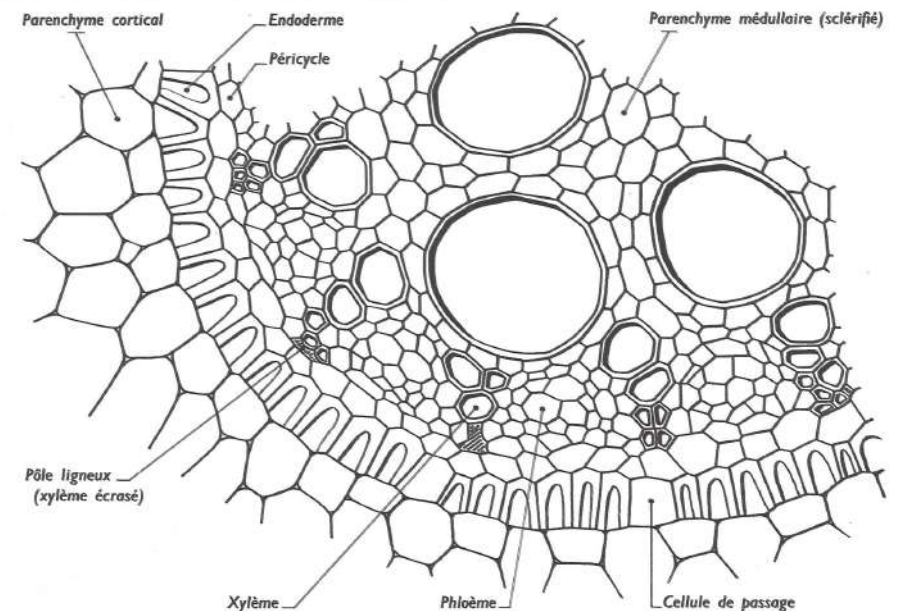
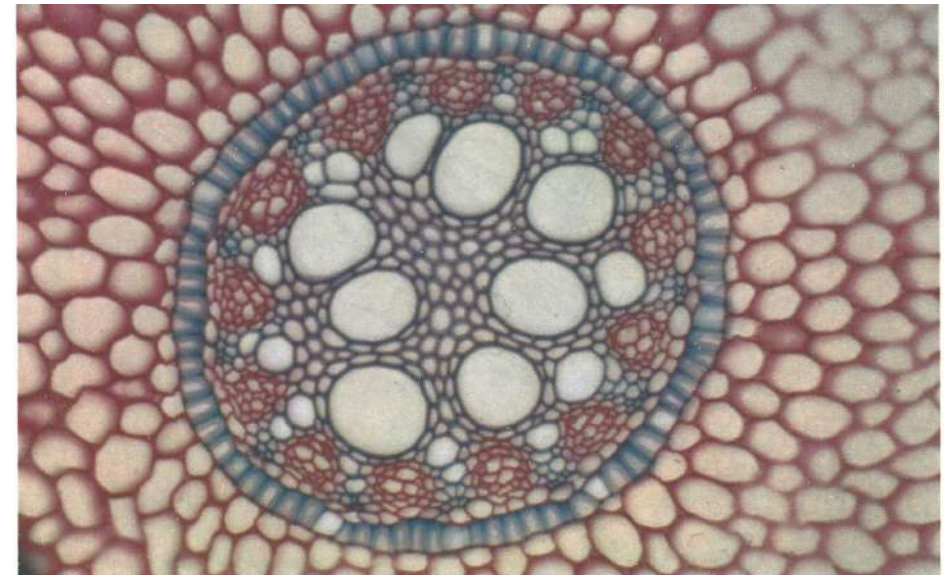


A FIGURE 19. Transfert radial : voies symplasmique et apoplastique.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

b. La présence d'un cadre de CASPARY (ou d'épaississements en U), barrière endodermique qui impose une entrée symplasmique dans le cylindre central

- Au niveau de l'endoderme des **Eudicotylédones**, on note une **bande de subérine transversalement continue située au milieu des cellules** qui impose un **passage des substances par le symplaste** avant de pénétrer dans le **cylindre central**. Cette bande s'appelle le **cadre de CASPARY**.

Notons que chez les **Monocotylédones** qui présentent un **endoderme en U**, on note plutôt la **présence éparse de cellules endodermiques dépourvues de subérine qui permettent le passage des substances** ; on les appelle **cellules de passage** ou **points de passage** (figure 20).



A FIGURE 20. Localisation des cellules de passage chez les Monocotylédones.
D'après VINCENT (1964).

c. Bilan : formation de la sève brute et charge du xylème

- Cette **circulation radiale** aboutit à la formation de la **sève brute** et, conjointement, à la **charge en ions** du **xylème**.

La **charge du xylème** suppose une **traversée (passive ou active)** de la **membrane plasmique** par les **substances** entrant dans le **xylème**, milieu « **extracellulaire** » en quelque sorte puisqu'il s'agit de l'intérieur du **cadre pariétal** de **cellules mortes**.

C. La sève brute, un liquide transporté dans les cellules du xylème de manière ascendante grâce à la transpiration foliaire et la poussée racinaire

1. Nature et composition de la sève brute

- Les **sèves** (**tableau II**) constituent les **liquides circulants des Trachéophytes (Plantes vasculaires)** qui se déplacent à l'intérieur des cellules des **tissus conducteurs**.

▼ **TABLEAU II. Composition des sèves.** D'après PEYCRU *et al.* (2014, 2010b).

COMPOSITION MOYENNE COMPARÉE DE LA SÈVE ÉLABORÉE ET DE LA SÈVE BRUTE
(D'APRÈS R. JONES ET AL., 2013 ET S. SATOH, 2006).

	Sève élaborée	Sève brute
Glucides (saccharose et oligosaccharides)	100 à 300 g.L ⁻¹	~0,1* g.L ⁻¹
Acides aminés (surtout Glu, Asp, Gln, Asn)	5 à 40 g.L ⁻¹	0,1 à 2 g.L ⁻¹
Ions minéraux	1 à 5 g.L ⁻¹	0,2 à 4 g.L ⁻¹
Protéines	1,45 à 2,20 g.L ⁻¹	~0,02** g.L ⁻¹
Total de solutés	250 à 1 200 mmol.kg ⁻¹ $\Psi_o = -0,6$ à -3 MPa	10 à 100 mmol.kg ⁻¹ $\Psi_o = -0,02$ à $-0,2$ MPa
pH	7,3 à 8	5 à 6,5

(*) Chez les espèces ligneuses, au moment de la « montée de sève » qui précède le débourrement des bourgeons, la sève brute contient une forte concentration de glucides issus de la mobilisation des réserves racinaires.

(**) De nombreuses protéines (enzymes et messagers chimiques surtout) ont été identifiées dans la sève brute.

COMPOSITION DES SÈVES DE *NICOTIANA GLAUCA* EN MMOL.L⁻¹.

	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	NO ₃ ⁻	Fe	PO ₄ ³⁻	Saccharose	Acides aminés	pH
Sève brute	4,7	1,4	5,2	2,0	NA	0,01	2,2	ND	2,2	5,7
Sève élaborée	2,1	4,3	94,0	5,0	ND	0,17	14,0	460,0	83,0	7,9

ND : non détectable ; NA : non disponible

- La **composition** de la sève brute est connue par ponctions en générant une **aspiration** au niveau d'un **rameau fraîchement coupé**.
- La **sève brute** est un **liquide constitué essentiellement d'eau (99 %) et d'ions minéraux** **puisés par les racines**, mais il est à noter qu'on peut y trouver aussi :
 - Des **acides aminés**, parfois synthétisés directement par les **cellules racinaires** ou obtenus par les **mycorhizes**,
 - Des **messagers chimiques** (phytohormones),
 - Au début du printemps : on y trouve des **glucides** (surtout du **saccharose**) issus de la **mobilisation des réserves** (réserves des **parenchymes ligneux** ou **phloémiens**, ou réserves des **organes de réserve**) qui peuvent aussi emprunter la sève élaborée. C'est le phénomène parfois appelé « **montée de sève** » chez les espèces ligneuses.

- Le pH de la sève brute est **légèrement acide** (5,5 à 6,5).

2. Un déplacement unidirectionnel et ascendant dans les vaisseaux du xylème

- La **sève brute** se déplace dans le **xylème** de manière **unidirectionnelle** et **ascendante**, depuis les **racines** vers les **organes aériens**.

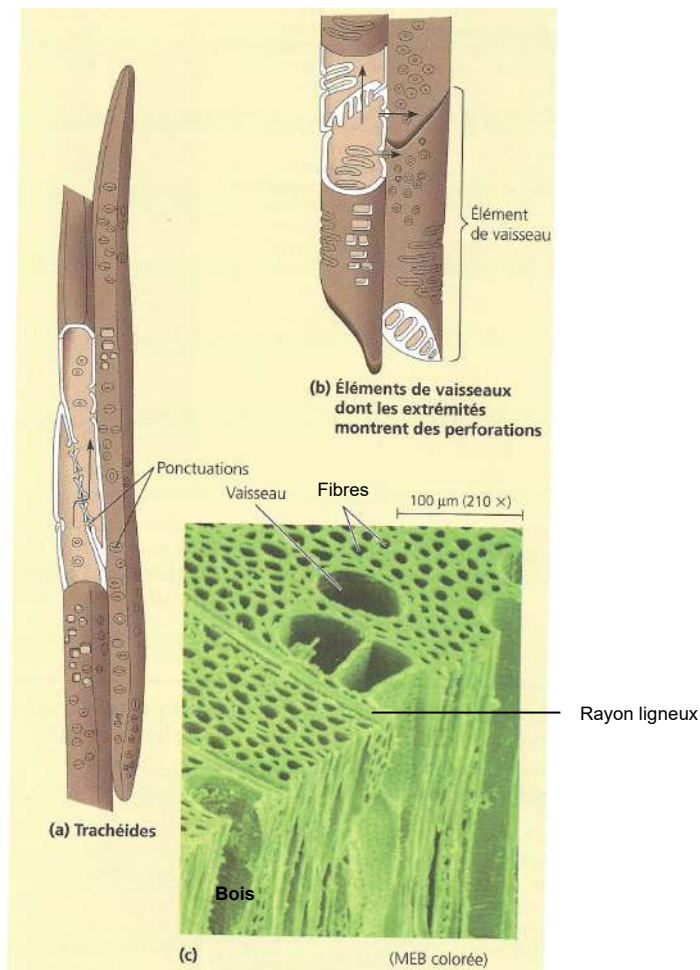
a. Le xylème, tissu résistant comprenant des cellules mortes à paroi lignifiée qui véhiculent la sève brute

- On appelle **xylème** le **tissu végétal spécialisé dans le transport de la sève brute**.
- On y trouve deux grands types de **cellules qui ont un rôle conducteur dans le xylème (éléments conducteurs du xylème)** :
 - Les **trachéides** (**figures 21-23**) : **cellules mortes qu'on trouve essentiellement dans le protoxylème du xylème I, de petite taille et qui présentent uniquement des ponctuations** (interruptions de la lignification pariétale) **assurant le passage de la sève brute** ; elles sont beaucoup plus **rare**s voire **absentes** dans le **xylème II (= bois)** (**encadré D**) chez les **Angiospermes** (bien que très abondantes chez les **Gymnospermes**).
 - Les **vaisseaux** ou **éléments de vaisseaux au sens strict** (**figures 21-23**) : **cellules mortes de plus gros calibre où se trouvent des zones sans lignine qu'on appelle ponctuations et dont les parois transverses sont pourvues d'importantes perforations**. On les trouve dans le **xylème I** et dans le **xylème II (= bois)**. Dans ce dernier, les **vaisseaux mis en place au printemps** (dans le **bois initial**) sont plus **gros** que les **vaisseaux mis en place en été** (dans le **bois final**), ce qui montre que le **déplacement de sève brute se réduit en été** jusqu'à se **tarir en automne** (**encadré D**).

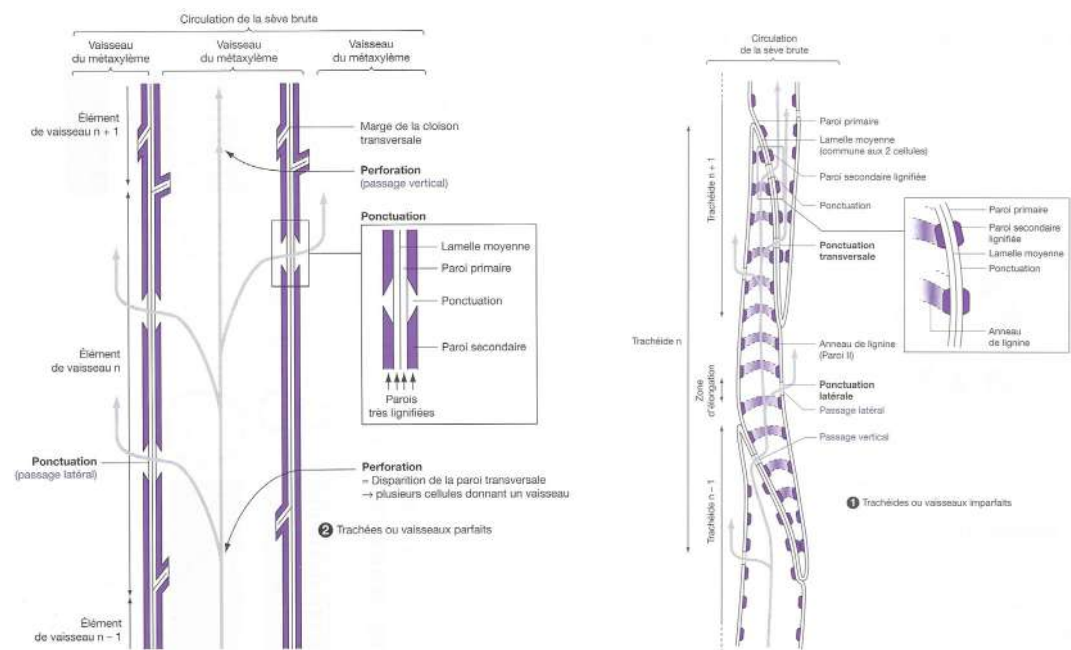
Ces cellules présentent des **épaississements lignifiés** qui assurent leur **résistance à la pression** générée par la **pression racinaire** ou à la **tension** générée par l'**aspiration foliaire**.

- Les **éléments conducteurs** sont accompagnés de **cellules parenchymateuses, particulièrement importantes dans le xylème II où elles s'alignent radialement**, formant des **rayons ligneux (= rayons xylémiens)** (**encadré D**). Ces cellules jouent un **rôle de réserve** (accumulation d'amidon) voire de **défense** contre les **xylophages** (accumulation de tanins).
- Enfin, des **fibres** abondantes dans le **bois (50 à 80 %)** (**encadré D**) permettent le **soutien du tissu sans vraiment participer à la conduction de sève** : ce sont des **cellules mortes lignifiées de petite taille** (**figures 21-23**).

Attention, ces **fibres** sont parfois confondues avec les **trachéides** par de nombreux auteurs, notamment les auteurs anglo-saxons. Le terme « trachéide » n'est donc pas toujours très explicite car on ne sait pas vraiment ce qu'il y a derrière...



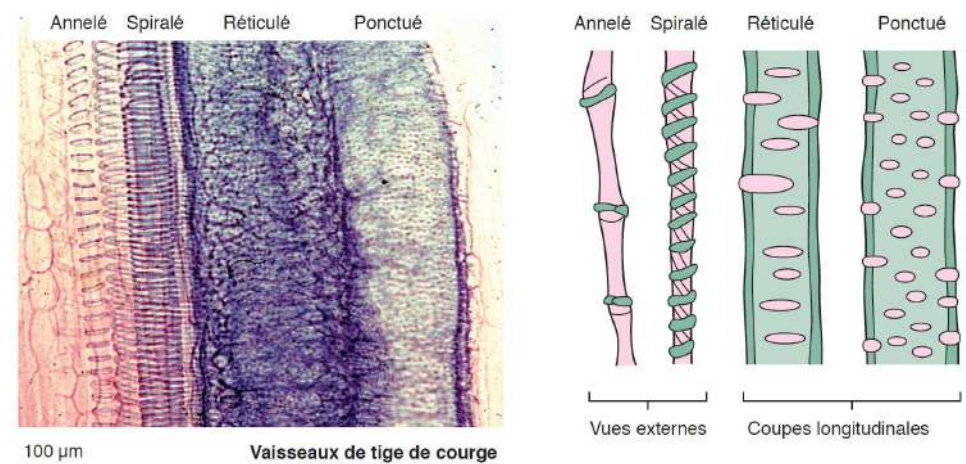
▲ FIGURE 21. Les éléments conducteurs du xylème. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Vaisseaux

Trachéides

▲ FIGURE 22. Vaisseaux vrais et trachéides. D'après BREUIL (2007).



▲ FIGURE 23. Typologie des éléments de vaisseaux. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Encadré D Focus sur le xylème secondaire

Vers la BCPST2

Constitution cellulaire

➤ Le **xylème secondaire** ou **bois** (figure a) est un **tissu secondaire constitué d'éléments de vaisseaux, de parenchyme ligneux (à fonction de réserve) et de fibres ligneuses (à fonction de soutien)**.

➤ Les **trachéides** sont généralement **absentes** dans les **bois des Angiospermes** (il semblerait toutefois qu'il y en ait en **faible quantité** chez **certaines espèces**).

Contrairement aux **Gymnospermes** qui n'ont **que des trachéides dans leur xylème secondaire (bois homoxylé)**, on dit que le **bois des Angiospermes** est **hétéroxylé** en référence à la **combinaison de fibres et de vaisseaux**.

Attention aux trachéides : certains ouvrages (notamment d'origine **anglosaxonne**) confondent les **fibres du bois** (à **rôle non conducteur**) avec les « **trachéides** » (à **rôle conducteur**, mais normalement le plus souvent **absentes du bois des Angiospermes**). Il semblerait donc que le terme « **trachéide** » puisse avoir **plusieurs acceptions**, soyez donc vigilants...

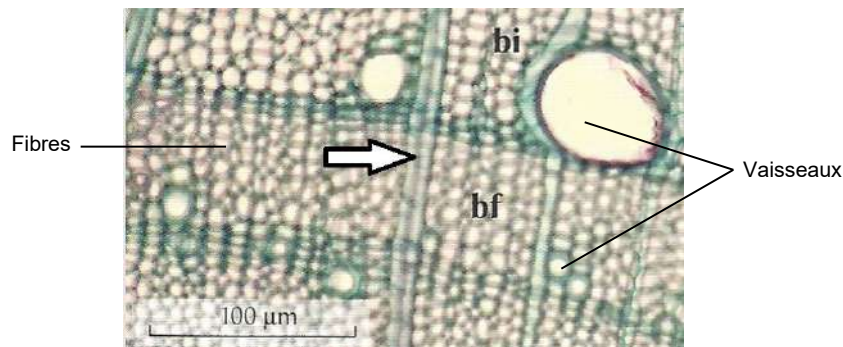


FIGURE a. **Coupe transversale dans du xylème secondaire.** D'après BOUTIN *et al.* (2010)
bi : bois initial. bf : bois final. Flèche : rayon.

➤ Les **types cellulaires principaux** du **bois** sont donc au nombre de **trois** (figure a) :

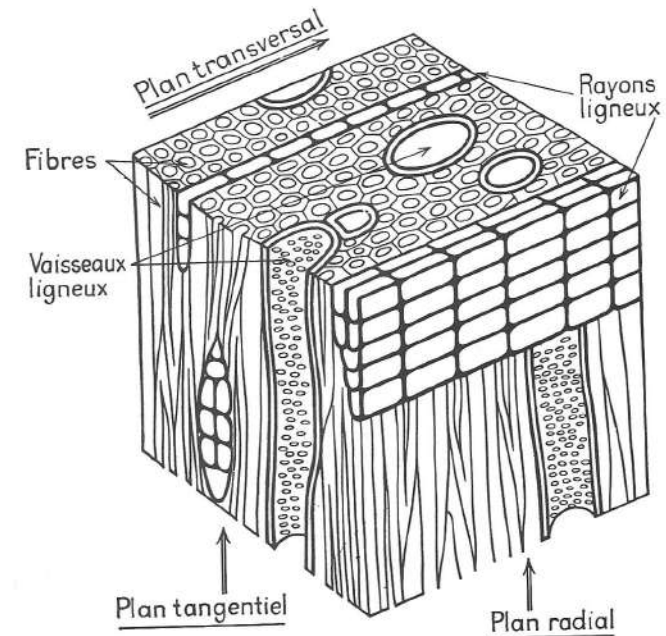
- Les **vaisseaux**, avec les **mêmes caractéristiques** que dans le **xylème primaire**. Notons que leur **diamètre varie** en fonction de la **saison** à laquelle ils se **mettent en place** (figures a-c).
- Le **parenchyme ligneux** (= **parenchyme xylémien**), **cellules vivantes parenchymateuses à paroi pectocellulosique plus ou moins lignifiée** (figure 14). Son rôle est essentiellement un **rôle de réserve** (tissu riche en **amidon**) voire de **défense** contre les **xylophages** (tissu riche en **tanins**). On peut distinguer :
 - Le **parenchyme vertical** à **cellules allongées verticalement**.
 - Le **parenchyme horizontal** à **cellules allongées radialement et formant les rayons ligneux** (= **rayons xylémiens**).
- Les **fibres ligneuses** sont des **cellules mortes, allongées, disposées parallèlement aux éléments conducteurs et à paroi fortement lignifiée qui assurent un rôle de soutien**. Elles ne participent normalement **pas** à la **conduction de la sève**. Elles sont **alignées** et forment **50 à 80 % du bois**.

Remarque : on peut parfois trouver **quelques fibres** ou un peu de **parenchyme ligneux** dans le **xylème primaire**.

Une organisation en anneaux concentriques laissant apparaître un bois initial et un bois final



Cliché H. CAMEFORT.



En haut : coupe longitudinale tangentielle dans un bois d'Érable (Gr : $\times 120$).

f, fibres ; r, rayon ligneux ; v, vaisseau.

En bas : bloc diagramme présentant la structure du bois d'Érable.

FIGURE b. **Bloc diagramme montrant l'organisation du bois.** D'après CAMEFORT (1977).

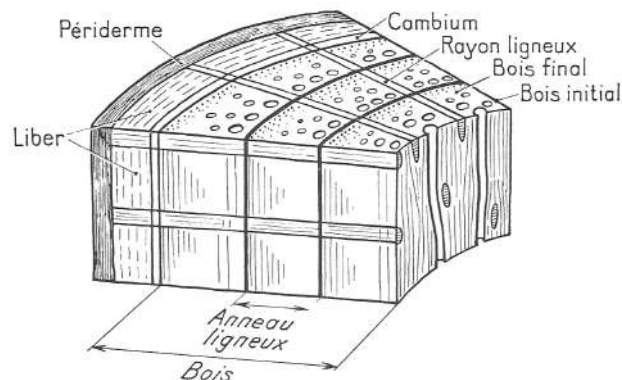


FIGURE c. Autre bloc diagramme montrant l'organisation du bois. D'après CAMEFORT (1977).

➤ Le **xylème secondaire** bien développé présente, en coupe transversale, une structure en anneaux concentriques ; on parle d'**anneau ligneux** ou de **cerne** (figures c-d).

➤ Chaque cerne correspond à une formation annuelle :

- La **partie claire et large** correspond au **bois initial** ou **bois de printemps** mis en place lors de la reprise de la vie active. Cytologiquement, les **vaisseaux** y ont un **diamètre important** (figure d).
- La **partie sombre et fine** correspond au **bois final** ou **bois d'automne** mis en place avant l'arrivée de la mauvaise saison. Cytologiquement, les **vaisseaux** y ont un **diamètre faible** (figure d).

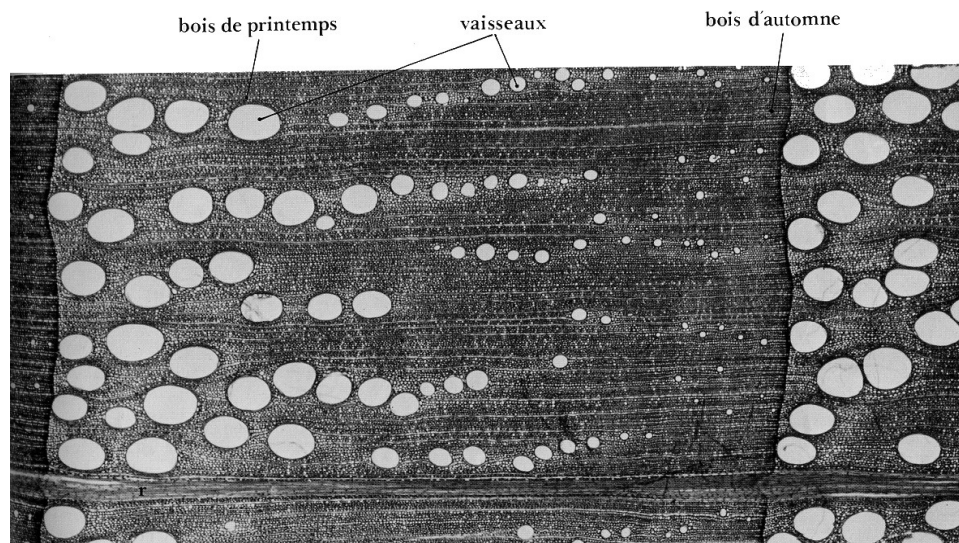


FIGURE d. Gros plan sur un cerne. (r = rayon ligneux). D'après ROLAND et al. (2008)

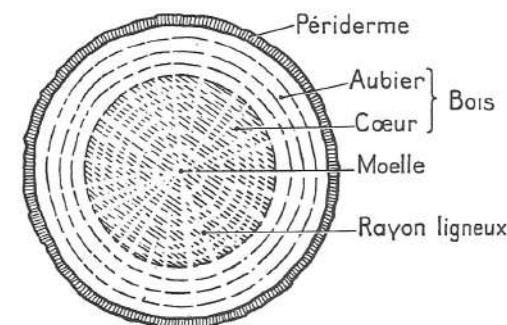
La présence de rayons ligneux (un parenchyme secondaire de réserve)

➤ Dans le sens radial, on note la présence de **rayons ligneux** (= **rayons xylémiens**) qui sont des formations plus claires constituées essentiellement de parenchyme ligneux à fonction de réserve (figures c-d).

Un bois de cœur ancien (duramen) et un bois tendre fonctionnel (aubier) dans les troncs ou racines secondaires âgés

➤ Dans les troncs ou les racines âgées, on note la présence de deux parties dans le bois (figure 38) :

- Le **bois de cœur** ou **duramen** correspond à du **bois « mort »** qui n'est plus fonctionnel : la sève brute n'y circule plus. Cette partie est plus sombre et plus dure que l'aubier. Les **cellules du parenchyme ligneux y meurent** et les **vaisseaux sont souvent obstrués par des thylles** (qui sont des excroissances de cellules parenchymateuses, formées à l'époque où celles-ci étaient vivantes, et qui accumulent – avant la mort de la cellule – des tanins, des résines... qui rigidifient la structure. Voir figure e).
- L'**aubier** est constitué du **bois encore fonctionnel** où circule la sève brute ; il est situé en périphérie. Des **thylles** s'y forment généralement en automne mais ils sont résorbés au printemps et les cellules parenchymateuses qui les forment ne meurent pas.



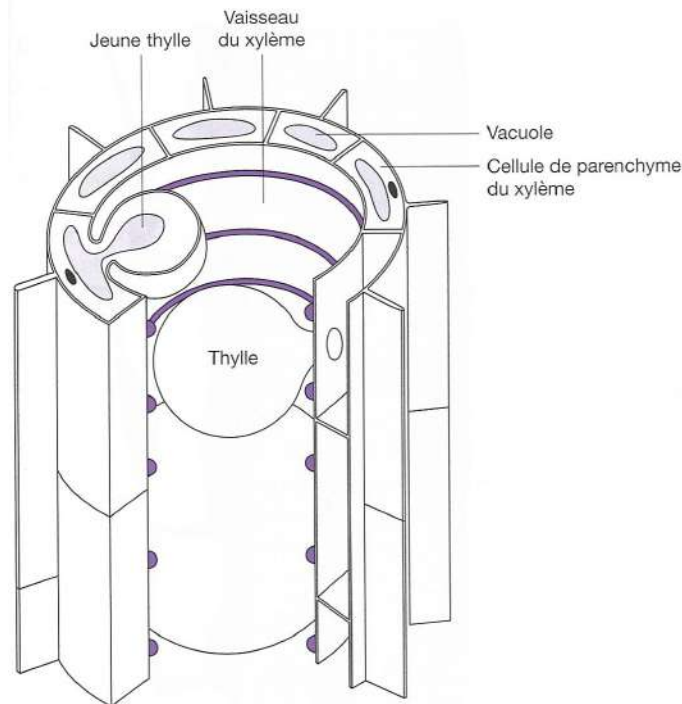
Cœur et aubier dans le bois d'un tronc de Chêne coupé transversalement.

FIGURE e. Coupe transversale d'un tronc montrant le bois de cœur (duramen) et l'aubier.

Libé non représenté. D'après CAMEFORT (1977).

b. Le xylème, tissu qui peut être obturé par des thylles à la mauvaise saison (ou définitivement dans le duramen)

- À l'approche de la **saison défavorable** (l'hiver sous nos latitudes) qui se caractérise par une **cessation des flux de sèves** chez les **Angiospermes pérennes**, on note que **les éléments conducteurs s'obturent**.
- Dans le **xylème secondaire**, des **excroissances des cellules parenchymateuses (vivantes) adjacentes se forment dans les vaisseaux, leur vacuole se remplissant de substances variées (tanins, réserves, résines...)** : ce sont des **thylles** (figure 24) (genre féminin : une thylle). Les **thylles** sont aussi ce qui obstrue définitivement les **vaisseaux du duramen (bois de cœur non fonctionnel)** [les **cellules parenchymateuses** qui le forment deviennent alors, dans le cas du duramen, mortes] (encadré D).



▲ FIGURE 24. **Formation d'un thylle.** D'après BREUIL (2007).

3. Une mise en mouvement permise par la transpiration foliaire et la poussée racinaire, selon un gradient décroissant de potentiel hydrique

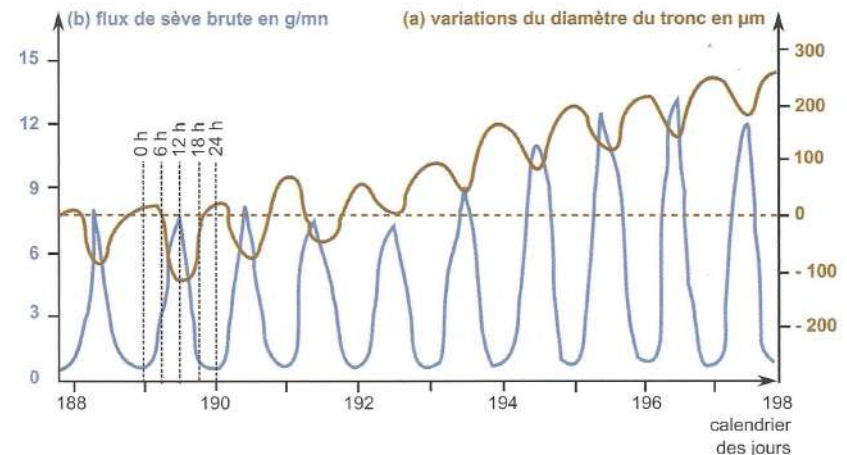
a. Mise en évidence des deux moteurs de la circulation

- La **sève brute** circule généralement assez **rapidement** dans les **éléments conducteurs du xylème** (**de 1 à 6 m par heure en journée**) mais le flux est très **variable** à une échelle de **24 heures** (figure 25). On note en effet que le flux est très **important le jour**, atteignant un **pic au zénith**, et jusqu'à **plus de 20 fois plus faible la nuit**.
- Par ailleurs, chez les espèces **ligneuses**, on observe parallèlement une **évolution inverse du diamètre du tronc** qui grossit de **quelques μm la nuit** et **réduit de quelques μm en journée** (figure 25).
- Cela traduit les **deux mécanismes** à l'œuvre dans le flux de sève brute :
 - La **transpiration foliaire** n'est active qu'en **journée** et est à son **maximum au zénith**.

Lorsque la **transpiration foliaire** est active, l'eau est « **aspirée** » par les feuilles d'où une **légère dépression** dans les **éléments conducteurs xylémiques** qui aboutit à une **légère réduction** du diamètre global du tronc.

- La **poussée racinaire** s'exerce en permanence mais est largement **masquée** par la **transpiration foliaire** en journée.

Lorsqu'il y a **poussée racinaire**, la **sève brute** exerce une **pression** sur la **paroi des éléments conducteurs**, ce qui explique une **légère variation positive** du **diamètre global** du tronc.



Variations du diamètre de la tige au cours du temps (a) et du flux de sève brute (b).

▲ FIGURE 25. **Variations journalières du flux de sève brute et du diamètre du tronc.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).

b. La transpiration foliaire, un mécanisme de traction des molécules d'eau sous tension-cohésion qui a lieu en journée lorsque les stomates sont ouverts

- Lorsque les **stomates** sont **ouverts**, l'eau s'évapore dans l'**atmosphère** de manière **importante**, en lien avec l'énorme **différentiel de potentiel hydrique** (lié à la composante **pression hydrostatique**) qui existe entre le **milieu extérieur** et l' des **cellules** (figures 26 et 28).
- On note que **le potentiel hydrique est de plus en plus décroissant depuis les racines jusqu'au milieu aérien**. La **composante hydrostatique** supplante la **composante gravitaire**. Cela explique l'important **flux hydrique** en **journée** ; ce flux hydrique entraîne les **substances dissoutes** (ions notamment), ce qui permet le **déplacement global** de la **sève brute**.
- On constate qu'il existe une **continuité** du **flux de sève brute** entre **sol**, **plante** et **atmosphère**.

L'évaporation foliaire crée un **effet d'aspiration** que l'on nomme **traction** ou plus souvent **tension**. Les **molécules** restent toutefois **liées** entre elles par des **liaisons hydrogènes**, particulièrement dans les fins conduits que sont les **éléments conducteurs** : il y a donc **cohésion des molécules d'eau** qui montent par **capillarité**. On dit peut être que le déplacement de l'eau se fait par **tension-cohésion**.

Pour aller plus loin :

Petite vidéo sur la transpiration foliaire (Chantal PROULX, Collège de Bois-de-Boulogne, Québec, Canada) : <https://www.youtube.com/watch?v=-C5fT6XU23Y> (consultation février 2016)

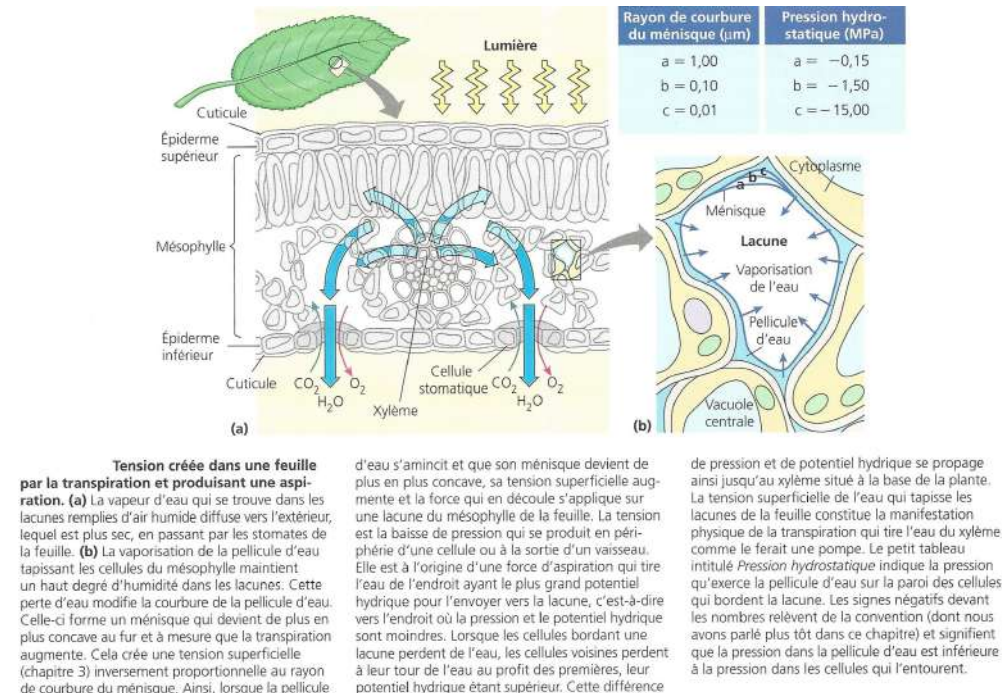
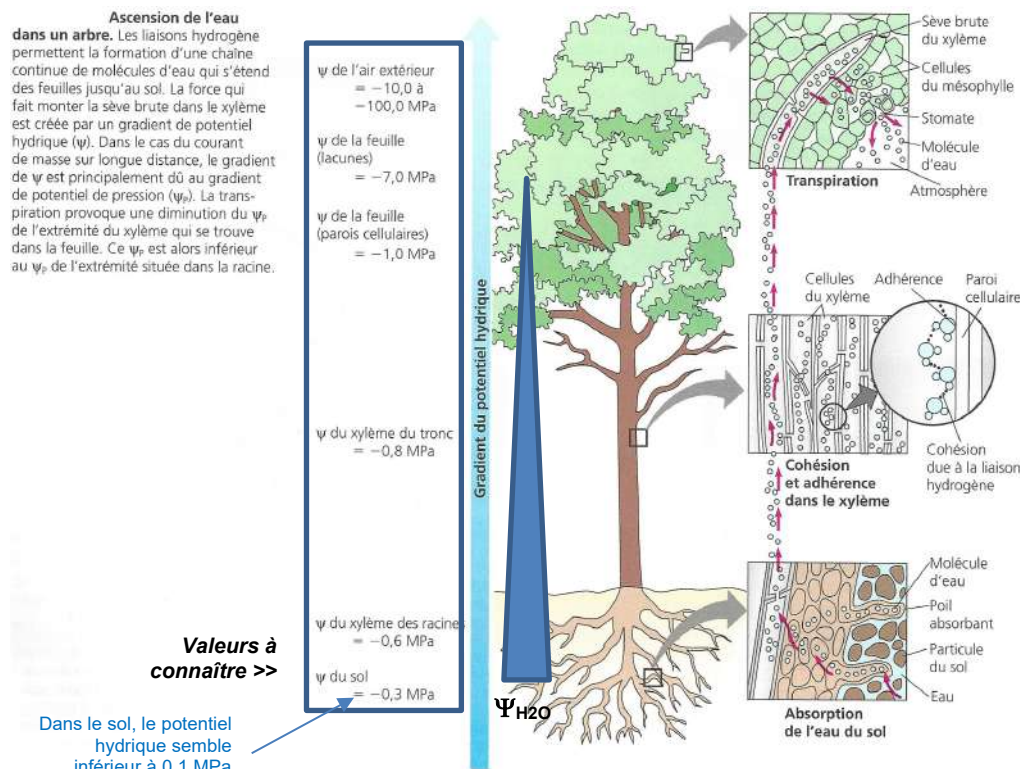


Figure 26. Colonne d'eau et déplacement de la sève brute liée à l'évapotranspiration foliaire (rôle du potentiel hydrique). D'après CAMPBELL & REECE (2004).

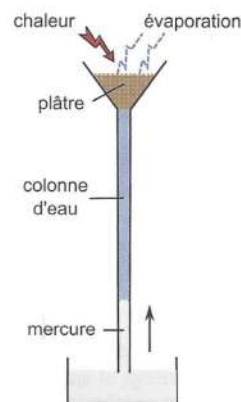


Figure 27. Expérience historique de DIXON (1914). D'après PEYCRU *et al.* (2014).

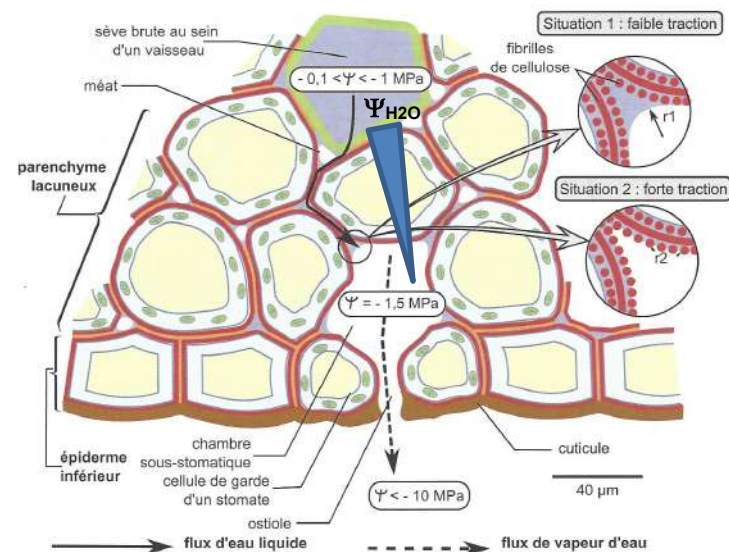
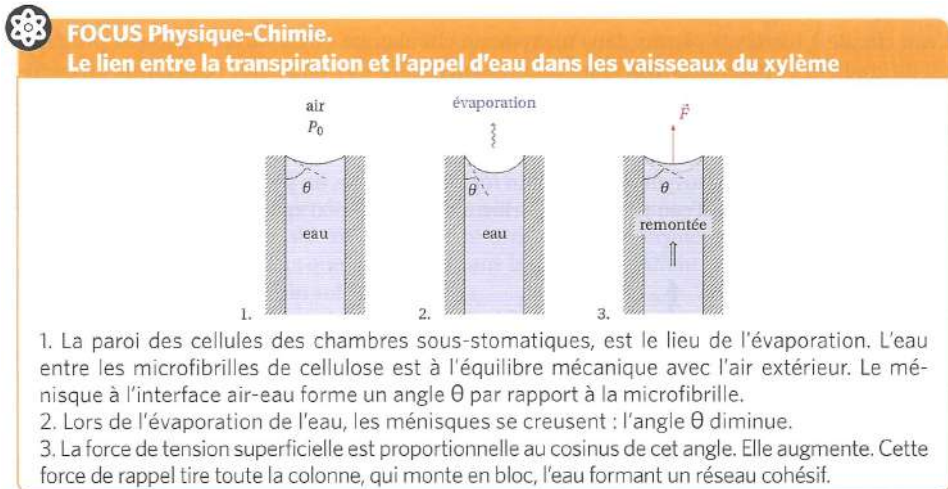


Figure 28. Mécanismes de l'évapotranspiration foliaire. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et PEYCRU *et al.* (2014).

- On peut noter que cette élévation de l'eau est **modélisable analogiquement** par la montée de **mercure** aspiré par l'eau dans un **fin tube en verre** sous l'effet de l'**évaporation** (figure 27).
- Au **niveau tissulaire** au sein de la **feuille**, on peut noter que les **méats** et les **lacunes** constituent des **interstices entre les cellules** où l'eau forme des **ménisques** en lien avec les **forces de tension superficielle** (figure 28). L'**évaporation** et donc l'**aspiration foliaire** dépendent de la taille des **ménisques d'eau** qui peuvent se former dans les **espaces intercellulaires**, voire entre les **fibrilles de cellulose** (figure 28).

Bilan : figures 28-29.



D'après DAUTEL *et al.* (2021)

Rappel (extrait) du formulaire de biochimie membranaire :

>> Potentiel matriciel (Ψ_m)

Souvent négligé, il quantifie la **capacité d'un compartiment à retenir l'eau** à cause de la présence de de constituants rétenteurs (cas des **gels hydratés matriciels** par exemple).

(!) Il peut être lié aux **forces de tension superficielle** (si l'eau forme un ménisque au contact de l'atmosphère). Dans ce cas, le **potentiel matriciel** vaut la **pression de l'eau au niveau de la zone de contact (pression de LAPLACE)**, soit (en appliquant la loi de JURIN) :

$$\Delta \Psi_m = P_{atm} - \frac{2 \gamma \cos \theta}{r}$$

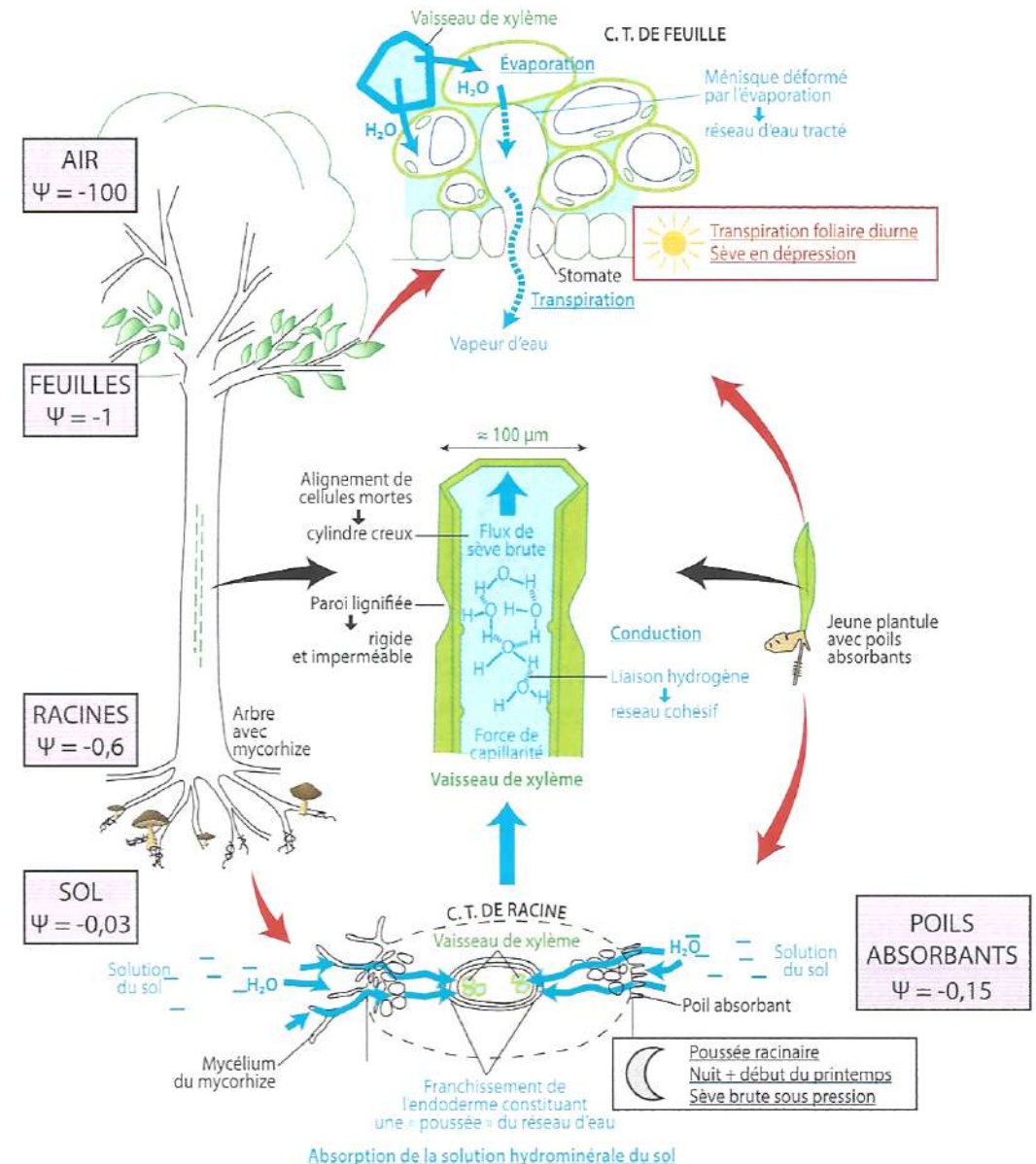
P_{atm} = pression atmosphérique (Pa)

γ = tension superficielle du liquide (N)

θ = angle de contact entre le liquide et la paroi de la surface (rad ou °)

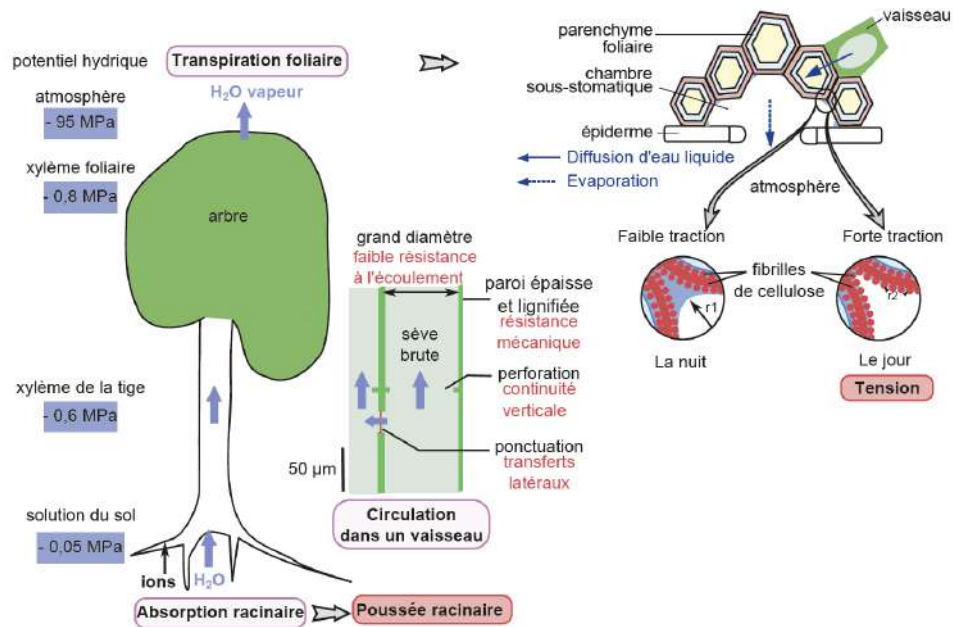
r = rayon de courbure du ménisque (m)

(!) Les **forces de tension superficielle** ne sont qu'un **acteur parmi d'autres** du **potentiel matriciel**. Il ne faudrait **pas réduire** cette notion.



▲ FIGURE 28bis. Vue d'ensemble du flux de sève brute par évapotranspiration foliaire.

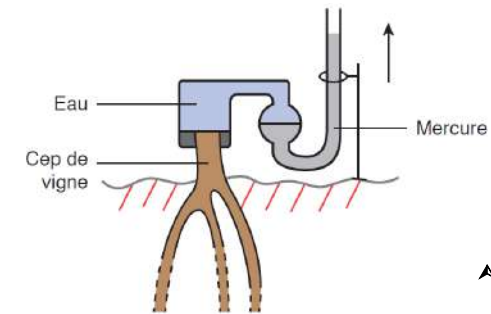
D'après DAUTEL *et al.* (2021).



▲ FIGURE 29. Vue d'ensemble du flux de sève brute par évapotranspiration foliaire.
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

c. La poussée racinaire, phénomène dû à la charge ionique du xylème surtout important la nuit

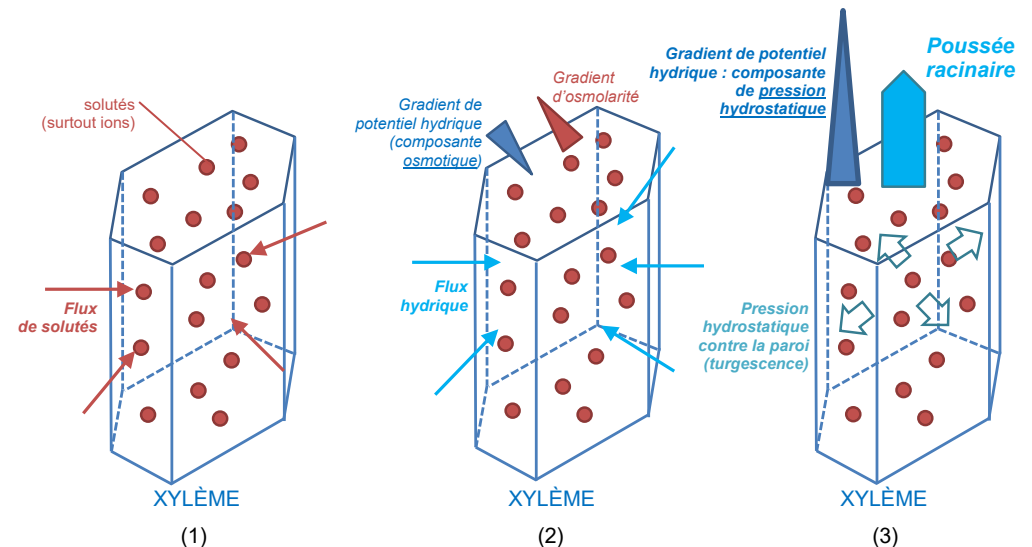
- Si l'on coupe une plante herbacée à la base, on constate un **écoulement de sève brute qui est donc « poussée » par la racine** : c'est la **poussée racinaire** démontrée en 1727 par l'expérience historique du prêtre anglican et chimiste britannique Stephen HALES (1667-1761) (figure 30). Cette poussée racinaire devrait théoriquement s'exercer en permanence mais est **masquée par l'évapotranspiration foliaire en journée**.
- Elle est due (figure 31) à l'**accumulation d'ions** dans le **xylème** dû à l'**absorption racinaire** : en **s'accumulant** (1), ces ions **abaissent le potentiel hydrique**, ce qui attire l'eau (2) ; il s'ensuit une **augmentation de la pression hydrostatique** de la **sève brute** dans les **éléments conducteurs**, plus élevée dans la **racine** que dans le **xylème en hauteur** où il y a **moins d'ions** : ce **différentiel de pression hydrostatique** génère finalement le **mouvement ascendant d'eau** qu'on nomme **poussée racinaire** (3) (figure 31). Ce mouvement **emporte les ions** contenus dans le **xylème** en même temps.



▲ Stephen HALES (1667-1761).
Wikipédia

Un pied de vigne a été coupé à la base (au niveau du collet) et relié à un dispositif permettant d'évaluer la pression exercée par l'eau sortant de l'appareil racinaire. À l'état initial, l'ampoule ne contient que du mercure. On mesure au cours du temps la montée du mercure dans le tube ouvert et donc soumis à la seule pression atmosphérique.

▲ FIGURE 30. Expérience historique de HALES (1727) mettant en évidence la poussée racinaire. D'après SEGARRA *et al.* (2015).



▲ FIGURE 31. Tentative simple d'illustration du mécanisme de la poussée racinaire.
Original (2022). Voir texte (les numéros y font référence).

Pour information

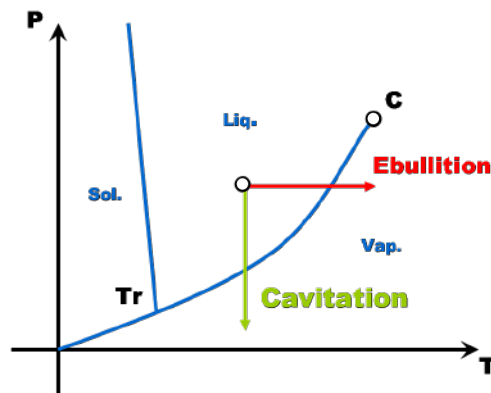
La **poussée racinaire** peut conduire l'eau à **s'accumuler** dans les **feuilles** la nuit, alors que les **stomates** sont **fermés**. On observe que **certaines plantes exsudent l'eau au petit matin au niveau de stomates modifiés qu'on nomme hydathodes** ; c'est le phénomène de **guttation** (figure 32).



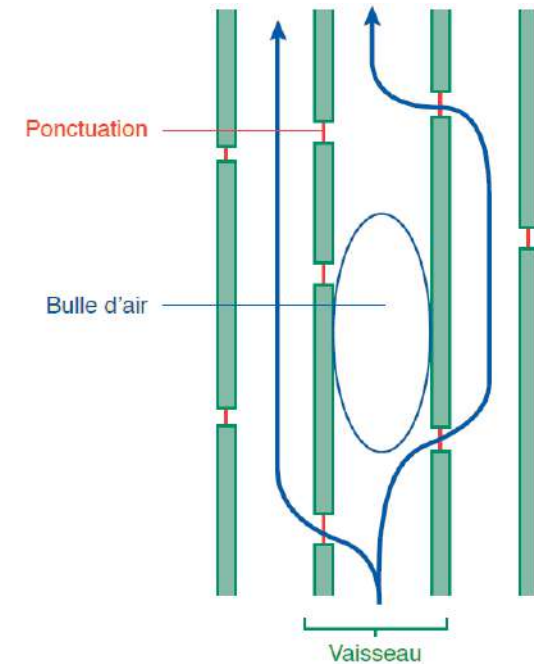
▲ FIGURE 32. Phénomène de guttation chez le Fraisier. D'après CAMPBELL & RECCE (2004).

d. Une circulation menacée par la cavitation

- On appelle **cavitation** le **phénomène physique où une baisse de pression entraîne localement le passage d'un état liquide à un état gazeux formant des bulles** (figure 33).
- L'eau étant **sous tension** sous l'effet de l'évaporation foliaire, les **pressions** qui **règnent** dans la **colonne d'eau** peuvent être **très faibles** et peuvent conduire, par exemple en cas de **forte température** entraînant une **très forte aspiration foliaire**, à une cavitation. Cela a pour **effet de rompre la colonne d'eau** et d'**interrompre localement le flux hydrique dans le xylème** (figure 34).
- Les **bulles « d'air »** (en fait, de **vapeur d'eau**) sont éliminées par la **poussée racinaire** la nuit.



▲ FIGURE 33. Diagramme de phase de l'eau. D'après Wikipédia (2022).



▲ FIGURE 34. La cavitation dans le xylème. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Bilan (adapté du programme)

- ✓ La **plante** prélève la **solution du sol** par une **absorption racinaire sélective d'eau** et d'**ions minéraux** mettant en action des **échanges transmembranaires**.
- ✓ Cette **absorption** s'effectue soit directement à partir de la **solution du sol** par des **poils absorbants** soit, le plus **souvent**, grâce au fonctionnement de **mycorhizes**. Les **mycètes** impliqués dans ces **associations symbiotiques** augmentent la **surface d'absorption** mais assurent aussi une **protection physico-chimique** contre les **pathogènes**.
- ✓ L'**absorption** de l'eau suit les **différences de potentiel hydrique** dans la **racine**.
- ✓ Il existe des **voies de circulation symplasmique** et **apoplasmique**.
- ✓ L'**absorption d'eau et d'ions** est à l'origine de la **sève brute** qui **circule** dans le **xylème**.
- ✓ La **transpiration foliaire** et la **poussée racinaire** constituent deux **moteurs complémentaires d'ascension** de la **sève brute**.

II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie

- La **plante** réalise des **échanges gazeux** et **hydriques** avec le **milieu de vie aérien** au niveau de **surfaces d'échanges variées**. Le **degré d'ouverture des stomates** **contrôle** largement le **flux de sève brute** et plus globalement l'**équilibre hydrique** du **végétal**.

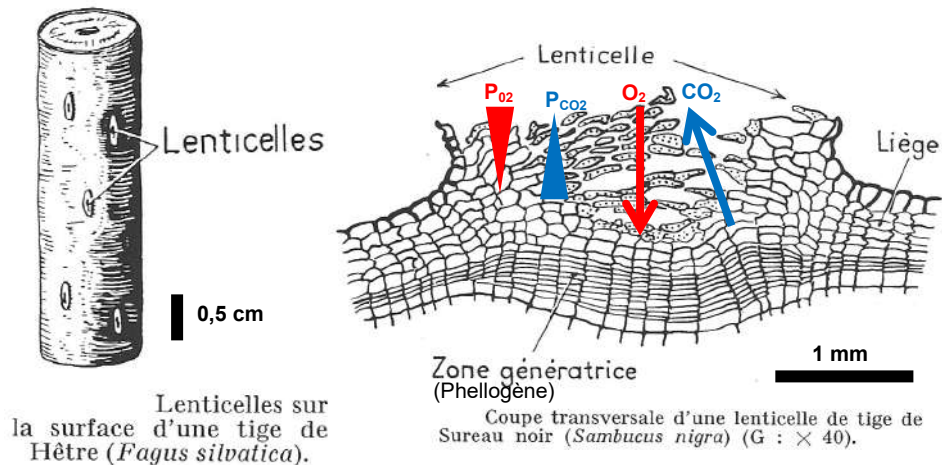
Capacités exigibles

- ✓ **Identifier** les espaces de circulation des gaz (stomates, chambres sous-stomatiques et méats/lacunes) ;
- ✓ **Relier** la localisation et la répartition des stomates avec l'orientation de la feuille.
- ✓ **Expliquer** le lien entre l'ouverture des stomates et la montée de la sève brute.

A. Des échanges gazeux qui se réalisent au niveau de surfaces d'échanges

1. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme (= secondaires) : des EGR empruntant les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome

- Dans les **tiges** et **racines secondaires**, le **liège** est un **tissu relativement imperméable** qui ne facilite pas les échanges gazeux. Même si les tissus des **racines** ou **tiges secondaires** ont souvent des **besoins peu importants en dioxygène** et un **métabolisme faible**, les **échanges gazeux** sont nécessaires à la survie des **cellules vivantes**.
- Ils se réalisent essentiellement dans les zones où le **liège se desquame** :
 - **lenticelles** : zones plus ou moins ovoïdes du **périderme** correspondant à une **fragilisation locale du liège** et à sa **desquamation partielle** assurant les **échanges gazeux** avec les **tissus sous-jacents** (figure 35).
 - crevasses du **rhytidome**, **état du périderme craquelé** ou les **craquelures** sont des **zones d'échanges gazeux** (figure 36).



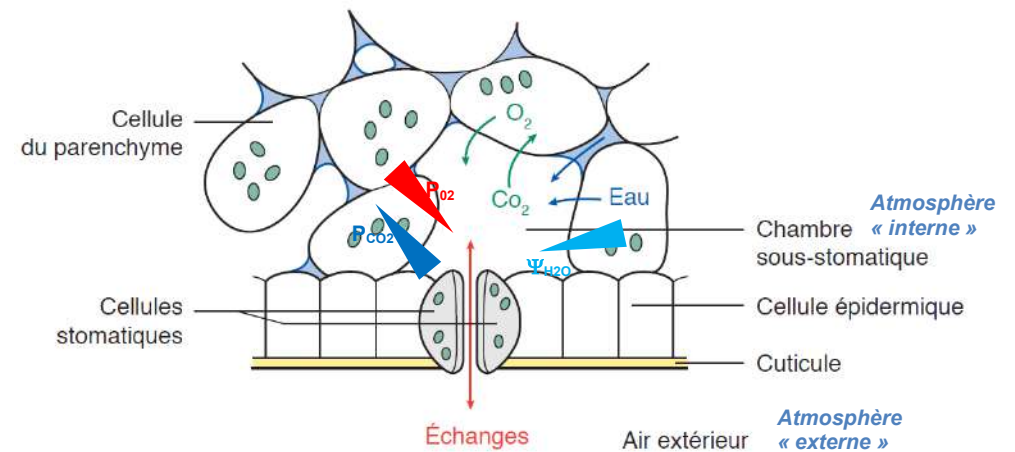
▲ FIGURE 35. **Lenticelles et échanges gazeux**. D'après CAMEFORT (1977).

On appelle **périderme** l'ensemble **phelloderme-phellogène-suber**, recouvrant **extérieurement les tiges et racines secondaires**.

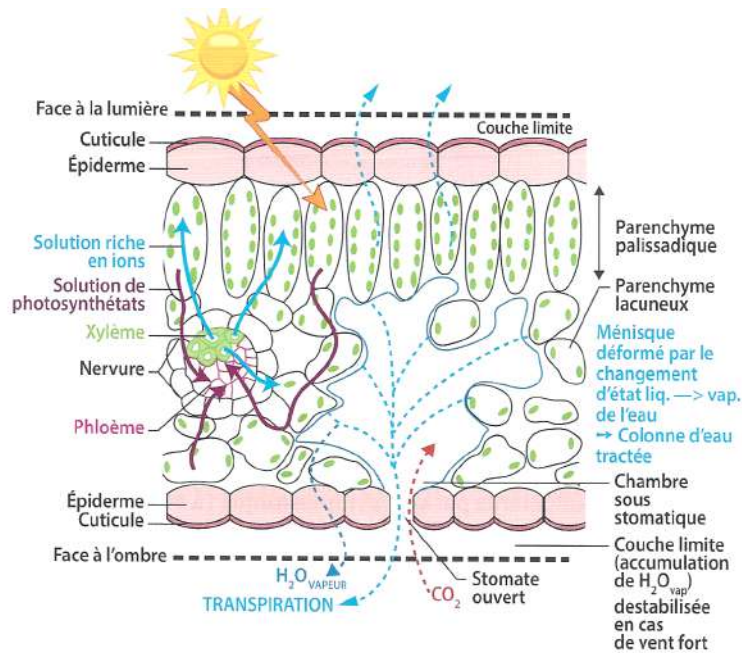


▲ FIGURE 36. **Rhytidome de Châtaignier**. D'après Wikipédia (2022).

2. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire des gaz limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates



▲ FIGURE 37. **Stomates et échanges gazeux**. D'après SEGARRA et al. (2015).
Les flux représentés sont considérés **en journée** (où la **photosynthèse** l'emporte quantitativement sur la **respiration**).



▲ FIGURE 38. Échanges gazeux et flux de matière au niveau de la feuille : une autre vision.
D'après DAUTEL *et al.* (2021).

- Dans les **tiges aériennes herbacées** ou dans les **feuilles** où se réalisent une importante **activité métabolique** (avec entre autres la **photosynthèse** en journée), on note que l'**épiderme** est recouvert d'une **cuticule épaisse** (riches en **cérides**) qui permet d'**imperméabiliser** les organes, **limitant ainsi l'évaporation d'eau** mais aussi les **échanges d'autres gaz (O_2 , CO_2) photosynthétiques ou respiratoires**.
- Les **échanges gazeux** se réalisent au moyen des **stomates** (voir **figure 37**). Les **distances parcourues** par les gaz dans les feuilles et dans les tiges herbacées sont **très faibles**, de l'ordre du **mm**, ce qui permet aux **gradients de pression partielle** de « suffire » à la **réalisation des échanges gazeux**.
- En **journée** (**figures 37-38**), la plante **réalise les échanges gazeux suivants** qui s'expliquent par une **photosynthèse dominante** qui **supplante en intensité la respiration cellulaire** pourtant **toujours effective** :
 - Prélèvement de **dioxyde de carbone** dans le milieu
 - Rejet de **dioxygène**
 - **Évaporation d'eau** au niveau de la **chambre sous-stomatique**, ce qui permet la **mise en mouvement de la sève brute**.

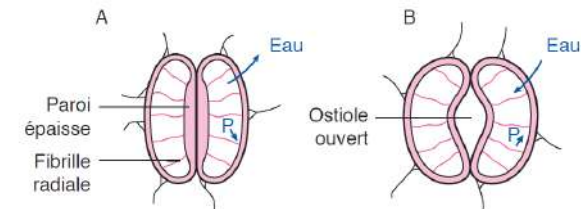
On notera le **paradoxe** entre :

- La **nécessité d'ouverture** des stomates dans la réalisation des **EGR** et **EGP** ;
- La **nécessité d'ouverture** des stomates dans l'évaporation de l'eau assurant la **mise en mouvement de la sève brute** (transpiration foliaire) ;
- La **nécessité de fermeture** (ou au moins d'**ouverture maîtrisée**) des **stomates** dans l'évitement du **dessèchement** de la plante.

- La **nuit**, la plante **réalise les échanges gazeux suivants** qui s'expliquent par une **photosynthèse inexistante** et donc la seule **respiration cellulaire** :
 - Rejet de **dioxyde de carbone** dans le milieu
 - Prélèvement de **dioxygène**
 - **Cessation** (ou diminution drastique) de l'**évaporation d'eau** au niveau de la **chambre sous-stomatique**, ce qui limite grandement **mise en mouvement de la sève brute** (qui n'est plus guère assurée que par la **poussée racinaire**).

B. Un contrôle des échanges gazeux et de la transpiration foliaire, donc du flux et de l'équilibre hydriques, par l'activité stomatique

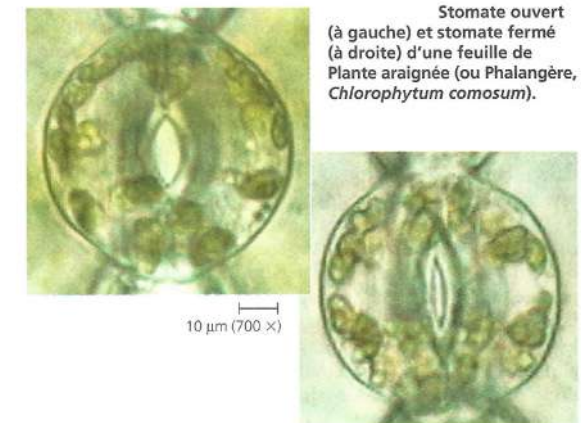
- Comme l'**essentiel des échanges gazeux** et la **presque totalité des pertes d'eau** se réalisent au niveau des **stomates**, leur **degré d'ouverture** conditionne le **flux de sève brute** (dû à la **transpiration foliaire** au niveau **stomatique**) et plus généralement l'**équilibre hydrique** au sein de la **plante**.



A. Cellules de garde peu turgescents et ostiole fermée.

B. Cellules de garde très turgescents et ostiole ouverte.

P : pression exercée par l'eau sur les parois cellulaires. Les stomates sont entourés de cellules épidermiques banales.



▲ FIGURE 39. Ouverture et fermeture des stomates.

D'après SEGARRA *et al.* (2015) et CAMPBELL & REECE (2004)

Les **microfibrilles de cellulose** des cellules de garde ont une **orientation majoritairement radiale**. Ajouté à cela l' au niveau de l'**ostiole**, ces éléments conditionnent l'**orientation de la déformation des cellules**.

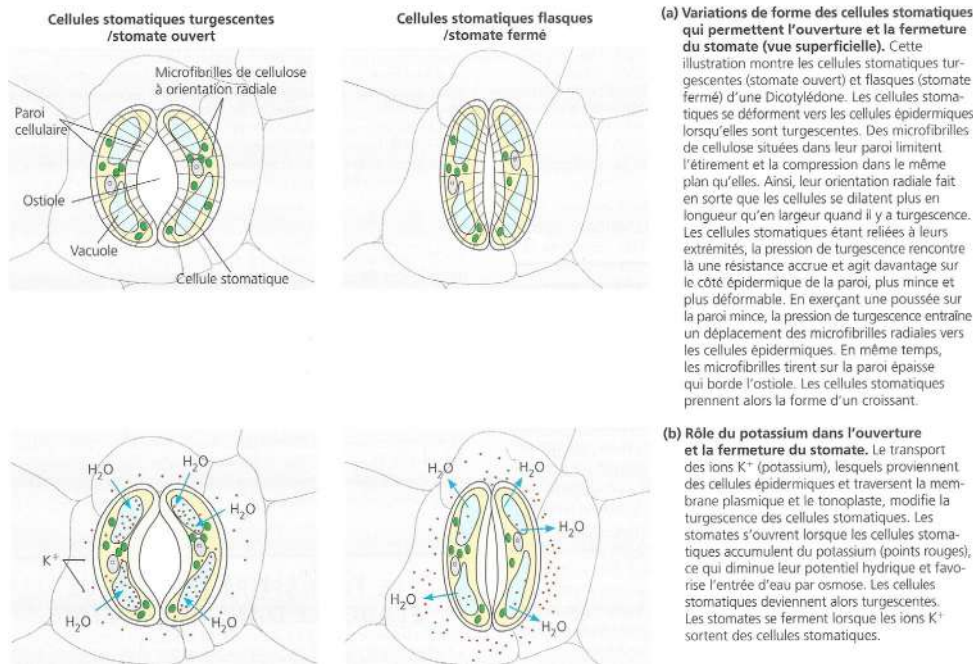
1. L'équilibre hydrique des Angiospermes : une égalité entre entrées (par absorption racinaire) et sorties (par transpiration) d'eau dans l'organisme

- On appelle **équilibre hydrique** le fait que globalement les entrées d'eau dans un organisme (ou dans une cellule) et les sorties d'eau ont tendance à s'équilibrer à assez court terme, ce qui assure une quantité d'eau stable dans l'organisme (ou la cellule).
- Chez les plantes, l'entrée d'eau se fait par l'absorption racinaire et les sorties d'eau se font par transpiration, essentiellement au niveau des stomates (mais il existe en réalité de très légères pertes d'eau à tous les niveaux de la plante).

2. Des sorties d'eau qui dépendent du degré d'ouverture des stomates

- On constate que les stomates s'ouvrent et se ferment par une variation de la pression de turgescence des cellules stomatiques (figure 39) ; on notera la disposition particulière des fibrilles de cellulose et l'épaississement central de la paroi.

3. Modulation de la turgescence des cellules de garde : rôle des solutés vacuolaires



▲ FIGURE 40. Rôle des flux ioniques (notamment de K^+) dans le contrôle de la turgescence stomatique.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- Le degré d'ouverture des stomates dépend principalement de l'entrée ou la sortie dans les cellules – et surtout les vacuoles – d'ions potassium K^+ et, dans une moindre mesure, d'ions chlorures Cl^- par le biais de protéines de transport transmembranaire activables par les paramètres du milieu (figure 40).
- L'entrée d'ions augmente l'osmolarité de la vacuole, abaisse son potentiel hydrique et conduit à l'entrée d'eau : il y a alors turgescence et ouverture des stomates.

- L'entrée de K^+ est un processus passif : elle fait suite à l'acidification de l'apoplasme par des pompes à protons (qui excrètent des protons hors de la cellule).
- L'entrée de chlorures est un processus actif : elle se fait contre le gradient de concentration de l'ion, par un symporteur Cl^-/H^+ (dont le fonctionnement est couplé à la pompe à protons sus-citée).

- La sortie d'ions diminue l'osmolarité de la vacuole, augmente son potentiel hydrique et conduit à la sortie d'eau : il y a plasmolyse et fermeture des stomates.

- La sortie de K^+ est un processus passif : elle se fait suite à l'arrêt du fonctionnement des pompes à protons sus-citées).
- La sortie de chlorures est un processus passif : elle se fait par un canal ionique selon le gradient de concentration de l'ion.

- Les photoassimilats (comme le saccharose) produits par photosynthèse ou les intermédiaires comme le malate sont aussi des substances stockées dans la vacuole qui abaissent son potentiel hydrique et conduisent à une entrée d'eau, donc à la turgescence des cellules de garde ; l'activité photosynthétique favorise ainsi l'ouverture des stomates.

4. Contrôle de l'activité stomatique par le milieu : importance de la lumière et de la disponibilité en eau (+ type métabolique, température...)

- Le degré d'ouverture des stomates est contrôlé par les paramètres du milieu et les caractéristiques physiologiques de la plante (figure 41). Il dépend notamment :
 - De la quantité de lumière (effet positif) : on assiste ainsi le plus souvent à une ouverture des stomates d'autant plus importante que l'on s'approche du zénith ; le degré d'ouverture suit ainsi les cycles jour-nuit avec une fermeture la nuit.

Remarque 1 : Une journée nuageuse aura pour conséquence une moindre ouverture des stomates qu'une journée ensoleillée.

Remarque 2 (pour information) : On peut signaler que certaines plantes présentent des adaptations particulières :

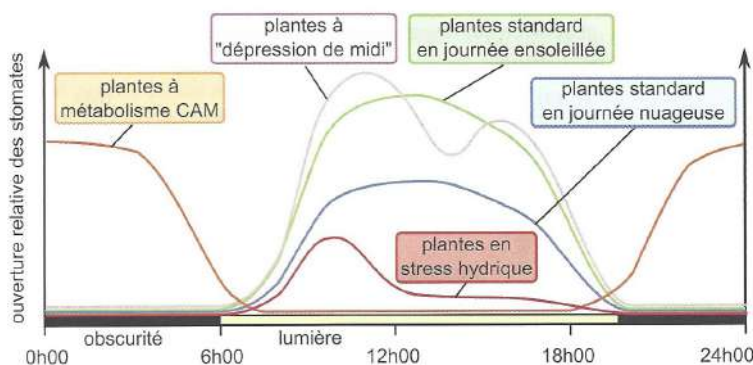
- Les plantes à « dépression de midi » qui vivent souvent en régions très chaudes présentent une légère fermeture au zénith ou peu après, c'est-à-dire pendant les heures les plus chaudes, ce qui évite une trop grande évaporation d'eau.
- Les plantes de types CAM (Crassulacean Acid Metabolism) présentent un métabolisme qui découple temporellement l'ouverture des stomates et le prélèvement de CO_2 d'une part (qui ont lieu la nuit), et l'activité photosynthétique d'assimilation d'autre part (qui a lieu le jour, avec les stomates fermés).

Revoir plus haut les adaptations aux milieux secs.

- De la disponibilité en eau : un stress hydrique (= manque d'eau disponible dans le sol) provoquera une ouverture stomatique très amoindrie, ce qui évitera la dessiccation de la plante.

Pour information

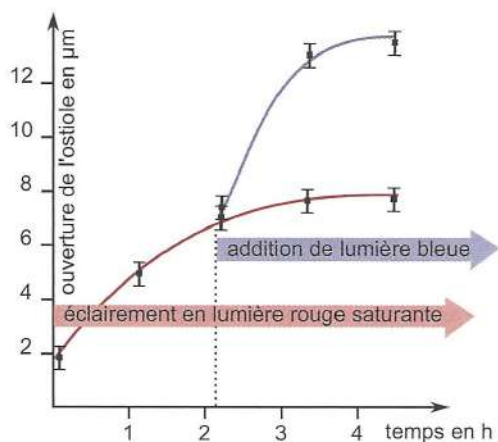
- D'autres paramètres (pour information) : température (effet positif ou négatif selon les plantes et la valeur de la température : il existe souvent une température « optimale » où l'ouverture des stomates est maximale ; puis elle décroît au-dessus ou au-dessous), quantité de CO_2 présent...



▲ FIGURE 41. Quelques paramètres contrôlant l'ouverture des stomates. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

5. Mécanismes d'action de l'activité photosynthétique et de la lumière sur l'ouverture des stomates

a. Mise en évidence d'une double action de la lumière et du rôle de la longueur d'onde



▲ FIGURE 42. Influence de la longueur d'ondes sur le contrôle de l'ouverture stomatique par la lumière : mise en évidence expérimentale. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

- La figure 42 montre qu'il existe une **double réponse des plantes** à la lumière :
 - Tout d'abord, on constate que la soumission d'une plante à une **lumière rouge saturante pour la photosynthèse** augmente l'ouverture des stomates au fur et à mesure du temps (il faudrait toutefois ici un témoin négatif pour le confirmer).
 - On peut émettre l'hypothèse que **l'activité photosynthétique stimule l'ouverture des stomates**.
 - Ensuite, on constate que, si on **ajoute** à cet éclaircissement une **lumière bleue** supplémentaire, l'ouverture stomatique est **augmentée** par rapport à la lumière rouge (saturant pour la photosynthèse) seule.
 - On peut émettre l'hypothèse qu'il **existe en outre un système spécifique de détection de la lumière bleue qui stimule l'ouverture des stomates**.

b. Une corrélation entre activité photosynthétique et ouverture des stomates due à l'accumulation de photoassimilats dans la vacuole

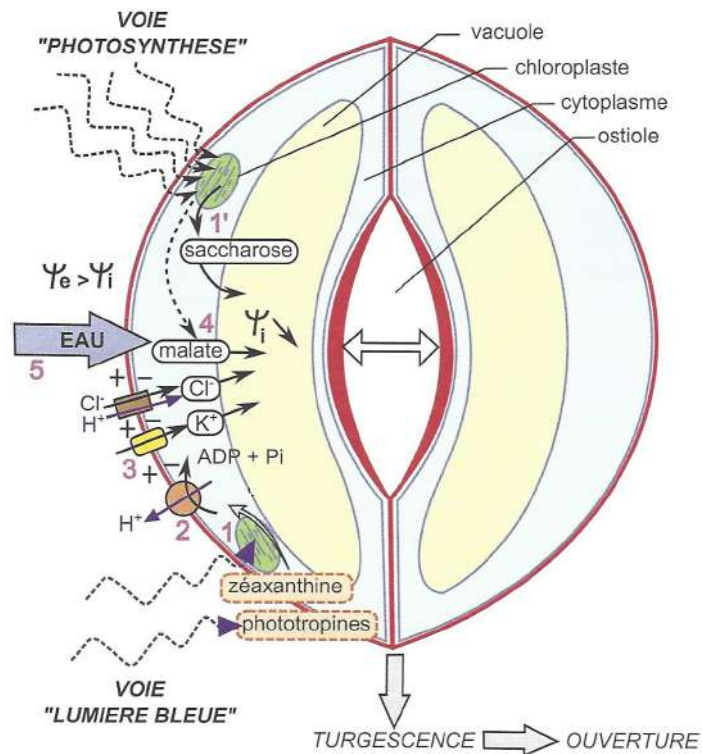
- La **turgescence** des **cellules de garde** – et donc l'**ouverture des stomates** – **augmentent** lorsque l'activité photosynthétique augmente à cause de l'accumulation de **photoassimilats** (principalement du **saccharose** formé dans le **cytosol** à partir des **trioses phosphates** produits dans le **chloroplaste**). Ces photoassimilats abaissent en effet le potentiel osmotique de la vacuole, générant un appel d'eau. [À l'inverse, une **diminution de l'activité photosynthétique** engendre une **diminution de l'accumulation de photosynthétats** dans la vacuole].
- Les **longueurs d'ondes** concernées correspondent au **spectre d'action de la photosynthèse** et ne se limitent donc pas à la lumière rouge utilisée dans la manipulation.

c. Une détection de la lumière bleue par des photorécepteurs spécifiques qui induit une transduction à l'origine de l'entrée d'ions (K^+ et Cl^-)

Partie un peu complexe... mais moins prégnante qu'auparavant dans le **programme** actuel. À votre place en cas de manque de temps, je me contenterais de l'**essentiel**, c'est-à-dire **ce qui est dans le titre**... et tant pis pour la **transduction** qui ne rapportera jamais des tonnes des points et restera toujours, dans une copie, un **détail** que vous n'aurez pas trop le temps d'expliquer ! Par contre, **l'existence des photorécepteurs et les flux ioniques est à noter**.

- La **lumière bleue** est détectée par des **pigments particuliers** : les **zéaxanthines**, des **xanthophylles chloroplastiques**, et un **coenzyme*** associé à des **protéines photoréceptrices de la membrane plasmique nommées phototropines**.
- Le mécanisme de **transduction*** du signal « lumière bleue » peut être résumé comme suit (figure 43) :
 - Un mécanisme encore inconnu permet la mise en activité de **pompes à protons membranaires (ATP-dépendantes)** qui **expulsent des protons** à l'extérieur de la cellule.
 - Le **flux de protons** modifie l'**équilibre ionique entre milieu intracellulaire et milieu extracellulaire** et donc la **valeur du potentiel électrochimique membranaire** : il y a **dépolarisation**. Cela induit l'ouverture de **canaux potassiques (K^+) voltage-dépendants**, c'est-à-dire de **canaux dont l'ouverture dépend est induite par cette variation de potentiel**. Les K^+ s'accumulent dans la cellule puis la vacuole, compensant les H^+ sortis, ce qui **abaisse le potentiel osmotique et augmentent donc la turgescence (donc l'ouverture stomatique)**.
 - Les **protons** accumulés au niveau extracellulaire permettent en outre le **fonctionnement de symporteurs à protons et ions chlorures (symporteur H^+/Cl^-)** qui font entrer les **chlorures** dans la cellule ; ces chlorures terminent dans la **vacuole** et **là encore abaissent le potentiel osmotique et augmentent donc la turgescence (donc l'ouverture stomatique)**.

* Un **coenzyme** est une **molécule organique non protéique** (souvent des dérivés nucléotidiques, comme c'est le cas ici) qui s'associe à une enzyme et participe à son fonctionnement.
 * **Transduction** : ensemble des mécanismes cellulaires permettant à un signal (d'origine intracellulaire ou extracellulaire) d'être converti en une modification de l'activité cellulaire.



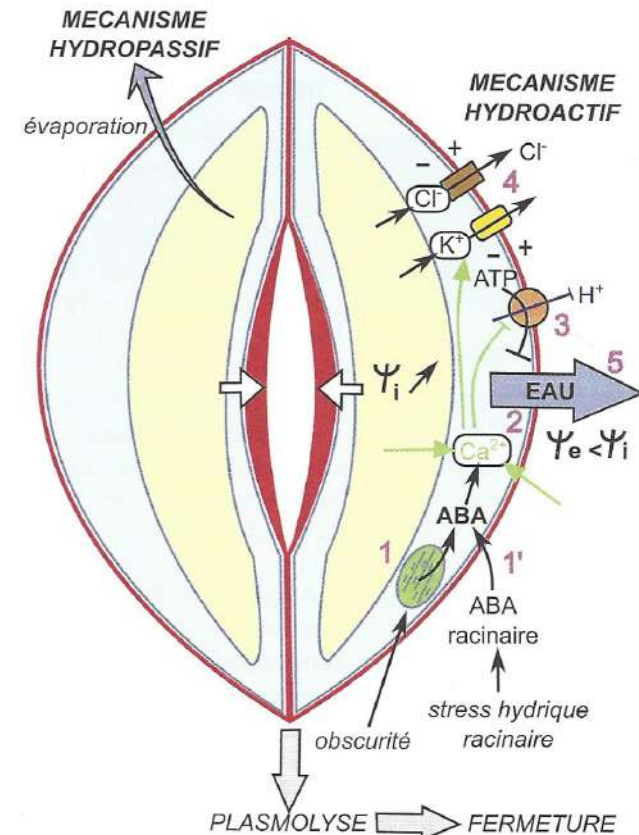
▲ FIGURE 43. Modèle d'ouverture stomatique : rôle de la photosynthèse et de la lumière bleue.
 D'après PEYCRU et al. (2014).

Pour aller plus loin :

Petite vidéo sur l'ouverture des stomates par Chantal PROULX (Collège de Bois-de-Boulogne, Québec, Canada) : <https://www.youtube.com/watch?v=O8Hn-FErGQQ> (consultation février 2016)

6. Mécanismes à l'origine de la fermeture stomatique

- En cas de **manque d'eau (stress hydrique)** ou de **baisse de l'activité photosynthétique**, on constate que les **cellules de garde** tendent à se **plasmolyser**, donc que **les stomates se ferment** (figure 44).



▲ FIGURE 44. Modèle de fermeture stomatique : rôle d'un stress hydrique (et de l'obscurité).
 D'après PEYCRU et al. (2014).

a. Une baisse de l'activité photosynthétique qui induit une baisse de l'accumulation vacuolaire de photosynthétats (mécanisme hydroactif)

- Si l'**activité photosynthétique diminue** ou **cesse** (comme c'est le cas à l'**obscurité**), il y a **moins** voire il n'y a **plus d'accumulation de photosynthétats** dans la **vacuole**, ce qui **augmente le potentiel hydrique** et favorise la **sortie d'eau** des vacuoles et des cellules, donc la **plasmolyse des cellules de garde**.

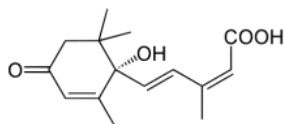
b. En cas de stress hydrique : une évaporation d'eau non compensée par l'arrivée xylémienne (mécanisme hydropassif)

- En cas de situation de **stress hydrique**, l'**évaporation d'eau stomatique n'est pas compensée par l'arrivée d'eau véhiculée par le xylème**, ce qui induit finalement une **diminution de la quantité d'eau** dans les **cellules de garde** et donc la **fermeture** par **plasmolyse des stomates**.

c. En cas de stress hydrique prolongé (ou à l'obscurité) : un mécanisme hydroactif impliquant l'acide abscissique (ABA) et la sortie d'ions

Mêmes remarques que **plus haut** : c'est au programme mais n'y perdez pas toute votre énergie...

- En cas de stress hydrique prolongé, on peut noter la libération d'une **phytohormone**, l'**acide abscissique (ABA)** (figure 45) à deux niveaux dont les mécanismes fins sont encore à l'étude (figure 44) :
 - La **racine** produit de l'**acide abscissique** véhiculé par le **xylème**, ce qui permet à la racine d'**agir « à distance »** sur l'**évapotranspiration foliaire**.
 - Le **chloroplaste** libère également de l'**acide abscissique** qui serait ordinairement **stocké** dans le chloroplaste et **libéré** dans le **cytosol** en cas d'**acidification** du chloroplaste. Or on observe cette **acidification** dans deux cas :
 - Soit en **situation de stress hydrique**
 - Soit à l'**obscurité**



▲ FIGURE 45. **L'acide abscissique, un dérivé terpénique.** https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr/pap-ebooks/marouf-tremblin/fiche_produit/acide-abscissique (consultation février 2016).

- Dans le **cytosol** des **cellules de garde**, l'**acide abscissique agit très rapidement sur des canaux calciques du tonoplaste (= membrane de la vacuole) et du plasmalemme (= membrane plasmique)** qui permettent l'arrivée de calcium en provenance de la vacuole et de l'apoplasme, ce qui aboutit à l'**augmentation de la concentration en calcium Ca^{2+} dans le cytosol** (figure 72).

Un petit point sur le calcium dans la cellule

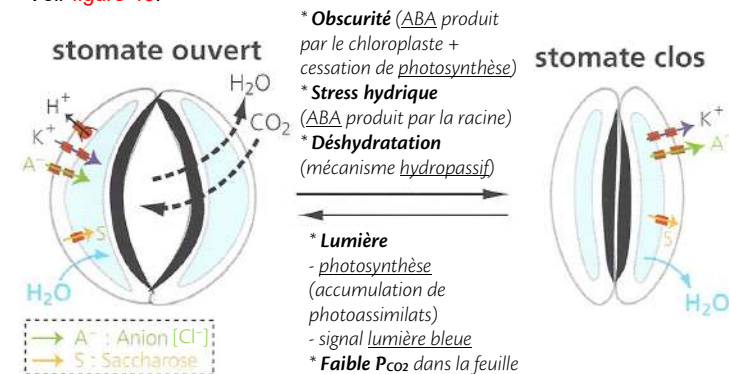
- Dans les **cellules végétales** comme animales, le **calcium** est présent en **très faible concentration cytosolique** (de l'ordre de 10^{-4} à 10^{-7} mmol $\cdot$ L $^{-1}$) ; il est toxique à haute dose et agit souvent comme second messenger dans de nombreux processus de signalisation.
- Au niveau des **cellules végétales**, le **calcium** est essentiellement « stocké » à l'extérieur de la cellule au niveau des **parois** (apoplasme) et dans la **vacuole** ainsi que le **réticulum endoplasmique**.
- [Au niveau des **cellules animales**, le **calcium** est essentiellement « stocké » à l'extérieur de la cellule dans le **liquide interstitiel**, et aussi dans le **réticulum endoplasmique**].
- Ces **ions calcium** agissent ensuite ainsi (figure 72) :
 - Le calcium **inhibe la pompe à protons ATP-dépendante** dont nous avons déjà parlé, modifiant ainsi le **potentiel de membrane**.
 - Le calcium stimule alors l'**ouverture de canaux à chlorures** qui permettent la **sortie de Cl^-** de manière passive.
 - La **modification du potentiel de membrane** suite à la **sortie de Cl^-** et de l'**arrêt des pompes à H^+** stimulent l'ouverture de **canaux potassiques voltage-dépendants** qui laissent échapper des **K^+** de manière passive (en effet, ceux-ci compensent la sortie de chlorures, et l'arrêt du prélèvement de protons, d'où le fait qu'il s'agisse d'un phénomène passif).

Pour aller plus loin :

Petite vidéo assez complète sur la fermeture des stomates par Chantal PROULX (Collège de Bois-de-Boulogne, Québec, Canada) : <https://www.youtube.com/watch?v=uxhNq8GIAO8> (consultation février 2016)

7. Bilan sur l'ouverture des stomates : une autre vision simplifiée et synthétique

- Voir figure 46.



facteurs d'ouverture et de fermeture des stomates

L'ouverture est permise par la lumière reçue par la chlorophylle (radiations bleues et rouges) et les récepteurs de lumière bleue qui activent une H^+ -ATPase de la membrane plasmique. L'extrusion de protons abaisse le potentiel électrique membranaire entraînant l'ouverture de canaux K^+ voltage dépendants et l'entrée des ions Cl^- dans le cytosol. L'influx de K^+ cytosolique dans la vacuole est compensé électriquement par l'influx d'anions cytosoliques par des canaux qui s'ouvrent lors de l'ouverture des stomates (Cl^- venant initialement de l'apoplasme, malate $^{2-}$ du cytosol). Du saccharose s'accumule aussi dans les vacuoles. Cette accumulation d'ions et de métabolites abaisse le potentiel hydrique de la cellule de garde par rapport aux cellules épidermiques, d'où un influx d'eau, une augmentation de la turgescence de la cellule de garde entraînant l'ouverture du stomate. La fermeture est induite par les ions calcium qui entraînent, par une cascade de signalisation, l'arrêt des pompes à H^+ , la dépolarisation de la cellule et, au final, l'efflux d'anions, de K^+ , de saccharose et d'eau (cf. encadré).

▲ FIGURE 46. **Ouverture et fermeture des stomates : synthèse ultra simple.**
D'après MEYER *et al.* (2008), modifié.

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Les **stomates** permettent un **flux d'eau** par **transpiration**, qui met en mouvement la **sève brute** dans le **xylème**, ainsi que les **échanges de CO_2 et O_2** entre l'**atmosphère externe** et l'**atmosphère interne** du végétal.
- ✓ L'**ouverture** des **stomates** est **contrôlée** par différents **facteurs** du **milieu** : elle joue à la fois sur l'**équilibre hydrique** du végétal et sur son **métabolisme**.

III. Une distribution des photoassimilats au sein du végétal et une accumulation / mobilisation de réserves organiques

- Dans cette dernière partie, on s'intéresse à la **circulation des photoassimilats** dans la **plante** ainsi qu'à leur **mise en réserve** et aux **modalités de mobilisation** de ces **réserves**.

Capacités exigibles	
	✓ Identifier le phloème dans des coupes transversales et/ou longitudinales de racine, de tige et de limbe de feuille ;
	✓ Identifier les structures de réserve d'un organe végétatif au choix à l'échelle de l'organe, de la cellule, des molécules ;
	✓ En prenant appui sur des coupes de nodosité, présenter l'organisation fonctionnelle de celle-ci.
	✓ Exploiter des données expérimentales afin d'identifier des mécanismes de contrôle de développement de nodosités suivant les teneurs en nitrates et ammonium dans le sol.

▼ **TABLEAU II (rappel). Composition des sèves.** D'après PEYCRU *et al.* (2014, 2010b).

COMPOSITION MOYENNE COMPARÉE DE LA SÈVE ÉLABORÉE ET DE LA SÈVE BRUTE
(D'APRÈS R. JONES *ET AL.*, 2013 *ET* S. SATOH, 2006).

	Sève élaborée	Sève brute
Glucides (saccharose et oligosaccharides)	100 à 300 g.L ⁻¹	~0,1* g.L ⁻¹
Acides aminés (surtout Glu, Asp, Gln, Asn)	5 à 40 g.L ⁻¹	0,1 à 2 g.L ⁻¹
Ions minéraux	1 à 5 g.L ⁻¹	0,2 à 4 g.L ⁻¹
Protéines	1,45 à 2,20 g.L ⁻¹	~0,02** g.L ⁻¹
Total de solutés	250 à 1 200 mmol.kg ⁻¹ Ψ _o = -0,6 à -3 MPa	10 à 100 mmol.kg ⁻¹ Ψ _o = -0,02 à -0,2 MPa
pH	7,3 à 8	5 à 6,5

(*) Chez les espèces ligneuses, au moment de la « montée de sève » qui précède le débourrement des bourgeons, la sève brute contient une forte concentration de glucides issus de la mobilisation des réserves racinaires.
(**) De nombreuses protéines (enzymes et messagers chimiques surtout) ont été identifiées dans la sève brute.

COMPOSITION DES SÈVES DE *NICOTIANA GLAUCA* EN MMOL.L⁻¹.

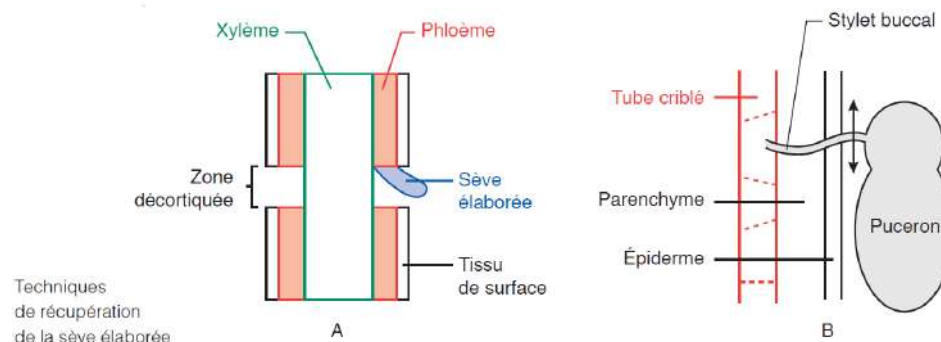
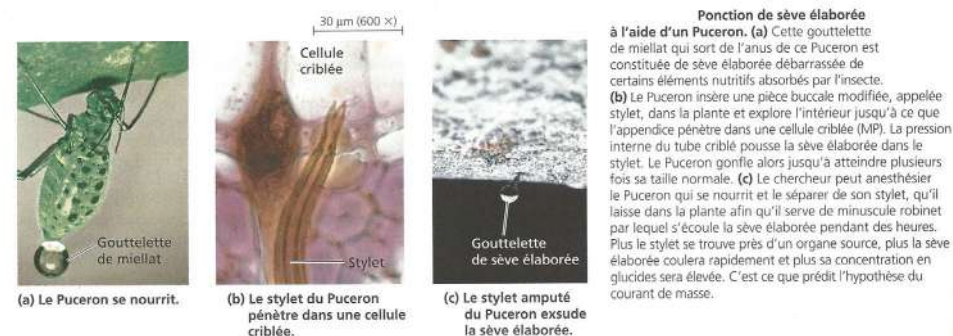
	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	NO ₃ ⁻	Fe	PO ₄ ³⁻	Saccharose	Acides aminés	pH
Sève brute	4,7	1,4	5,2	2,0	NA	0,01	2,2	ND	2,2	5,7
Sève élaborée	2,1	4,3	94,0	5,0	ND	0,17	14,0	460,0	83,0	7,9

ND : non détectable ; NA : non disponible

A. La sève élaborée, un liquide transporté dans les tubes criblés du phloème de manière multidirectionnelle mais polarisée des organes-sources aux organes-puits

1. Nature et composition de la sève élaborée

- Rappelons que les **sèves** (**tableau II**) constituent les **liquides circulants des Trachéophytes (Plantes vasculaires) qui se déplacent à l'intérieur des cellules des tissus conducteurs**.



A. Coupe longitudinale d'une tige âgée avec une zone annulaire décortiquée jusqu'au phloème compris. La zone située juste au-dessus de l'entaille finit par former un bourrelet
B. La flèche indique l'endroit où le stylet est coupé: il sert alors de microdrain naturel

▲ FIGURE 47. Techniques de prélèvement de la sève élaborée.

D'après CAMPBELL & REECE (2004) et SEGARRA *et al.* (2015).

- La **composition** de la **sève élaborée** (**tableau II**) est connue par **décortication partielle annulaire** d'organes ou bien grâce des **stylets de pucerons** (**figure 47**).
- La **sève élaborée** est une **solution également riche en eau (80 %)** qui **comprend de nombreux photoassimilats organiques (20 %)**, **principalement du saccharose mais aussi des acides aminés** (**tableau II**) ; on y trouve également des ions en proportion variable et des **phytohormones**.
- Le pH y est **légèrement basique** (7,5 à 8,5).

2. Un déplacement multidirectionnel mais polarisé des organes-sources aux organes-puits

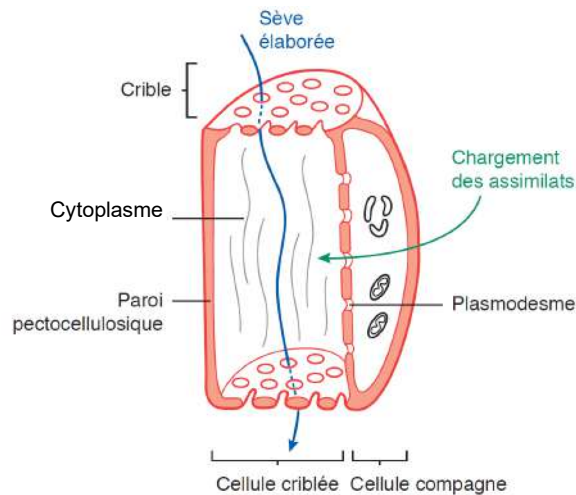
- La sève élaborée circule depuis les **organes-sources** (*organes qui produisent de la matière organique* : feuilles en été) vers les **organes-puits** (*organes qui utilisent ou stockent de la matière organique déjà synthétisée* : racines, fleurs, fruits en été). Attention, les organes-sources et les organes-puits peuvent changer en fonction des saisons (voir plus loin).

Il n'y a donc pas d'orientation absolue de la circulation de la sève élaborée qui est **multidirectionnelle**, mais cette circulation est néanmoins **polarisée** (du pôle « organes-sources » vers les pôles « organes-puits »).

a. Le phloème, tissu de cellules vivantes à fine paroi pectocellulosique qui véhiculent la sève élaborée

- Le **phloème** est constitué principalement de deux types de cellules à fine paroi pectocellulosique (figures 48-49) :
 - Des **cellules criblées**, *cellules vivantes à paroi pectocellulosique mais sans noyau (le noyau est dans la cellule compagne adjacente) qui constituent les éléments conducteurs du tissu*. Les parois transverses sont épaissies mais forment des **plaques criblées** où de nombreuses ponctuations assurent le passage de la sève élaborée.
 - (!) Les **files** de cellules criblées alignées verticalement forment des **tubes criblés**.
 - Des **cellules compagnes** (qui se sont formées par séparation d'avec la cellule criblée adjacente) assurent le **chargement ou le déchargement du phloème**. Elles sont plus minces que les cellules criblées et présentent un **noyau** ainsi qu'un **réseau endomembranaire** classique (mitochondries, RE...).

Une cellule criblée et sa cellule compagne forment le **complexe phloémien**.

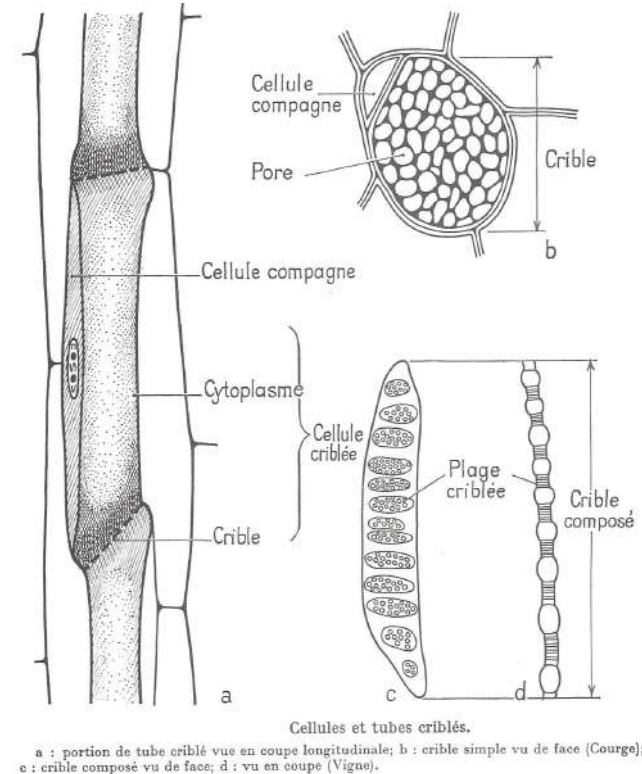


▲ FIGURE 48. **Le complexe phloémien**. D'après SEGARRA et al. (2015).

- On trouve également, essentiellement dans le **phloème II (= liber)** :
 - des **cellules parenchymateuses** (organisées en **rayons**) à rôle de **réserve**

Les **rayons libériens** (= **rayons phloémiens**) **prolongent les rayons ligneux** (= **rayons xylémiens**) l'ensemble formant des **rayons libéro-ligneux**, caractéristiques des **tissus conducteurs secondaires**.

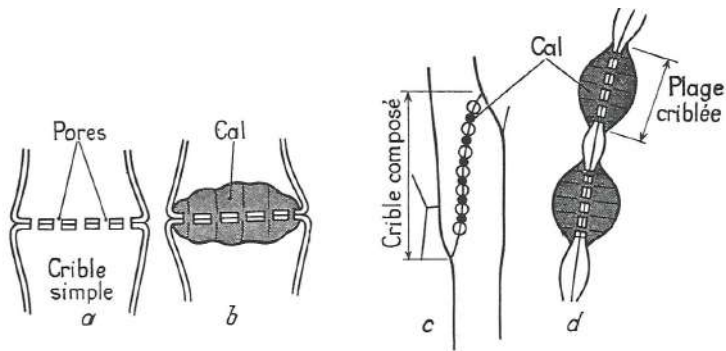
- et des **fibres** de **soutien**.



▲ FIGURE 49. **Cellules criblées et cribles**. D'après CAMEFORT (1977).

b. Des tissus qui peuvent s'obturer par des cals à la mauvaise saison

- À l'approche de la **saison défavorable** (l'hiver sous nos latitudes) qui se caractérise par une **cessation des flux de sèves** chez les **Angiospermes pérennes**, on note que **les éléments conducteurs s'obturent**.
- Dans le **phloème**, des **cals** (figure 49bis) peuvent se former au niveau des cribles à la mauvaise saison puis être dissous par le cytosol des cellules au retour de la saison favorable. Les **cals** sont des **bouchons de callose** (**polymère de glucose en β 1-3 ramifié en β 1-3**).



a, b: Cal obstruant un crible simple ; c, d : cals dans un crible composé.

▲ FIGURE 49bis. **Cals au niveau de plaques criblées.** D'après CAMEFORT (1977).

3. La charge et la décharge du phloème : principes de base [limite programme]

- La façon dont le **phloème** est « chargé » ou « déchargé » en **photoassimilats** est relativement simple, quoique **non exigible dans le programme actuel**. Il paraît néanmoins **indispensable** d'en avoir entendu parler pour **comprendre les flux**.

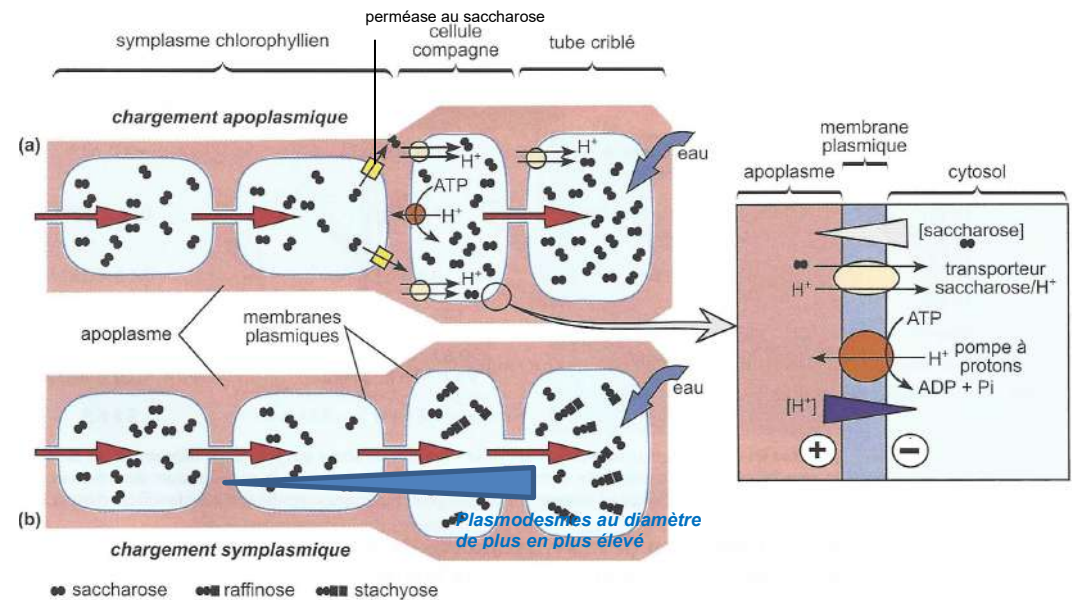
a. L'exemple de la charge du phloème en glucides non réducteurs au niveau des organes-sources : un processus apoplastique ou symplasmique selon les cas

- Il existe **deux possibilités** principales de **charge glucidique du phloème** (figure 50). On n'examinera pas la charge en acide aminés (qui obéit souvent à des processus semblables).

α. Un complexe phloémien « fermé » : la charge apoplastique de saccharose par un symport saccharose/H⁺

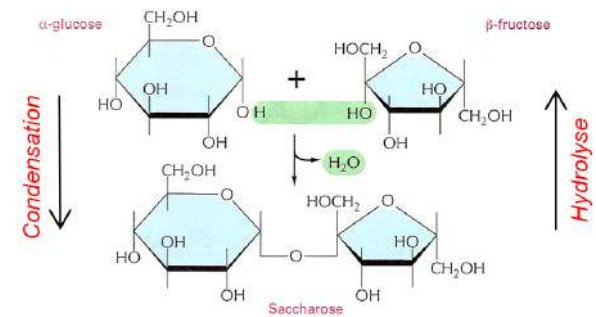
- Chez la plupart des **espèces herbacées des zones tempérées**, le **cytoplasme des cellules du mésophylle chlorophyllien** est isolé des **cellules compagnes du phloème** par l'**absence de plasmodesmes** (figure 50a).
- Le **saccharose** sort des **cellules chlorophylliennes** dans l'**apoplasme**, très probablement par une **perméase** (diffusion facilitée = dans le sens du gradient de concentration ; c'est donc un transport passif).
- Il est ensuite **chargé** dans la **cellule compagne** par un **transport actif secondaire** couplé à un **flux entrant de protons**.
- Le **gradient de protons** est quant à lui entretenu par une **pompe à protons** qui consomme de l'**ATP**.

Le **saccharose** (figure 51) est un **disaccharide composé d'un glucose α et d'un fructose β liés en α1-β2**. Ce sucre, parce qu'il est **non réducteur** et donc **peu réactif** quand il n'est pas hydrolysé, est une **forme privilégiée** de **transport glucidique** par la **sève élaborée**. Il est en outre aisément **stockable** dans les **vacuoles**.



Mécanismes de chargement apoplastique (a) et symplasmique (b) du phloème.
La zone encadrée représente les principaux acteurs moléculaires du chargement apoplastique.

▲ FIGURE 50. **Charge du phloème : deux modalités possibles.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).



▲ FIGURE 51. **Le saccharose.** D'après ALBERTS *et al.* (2004).

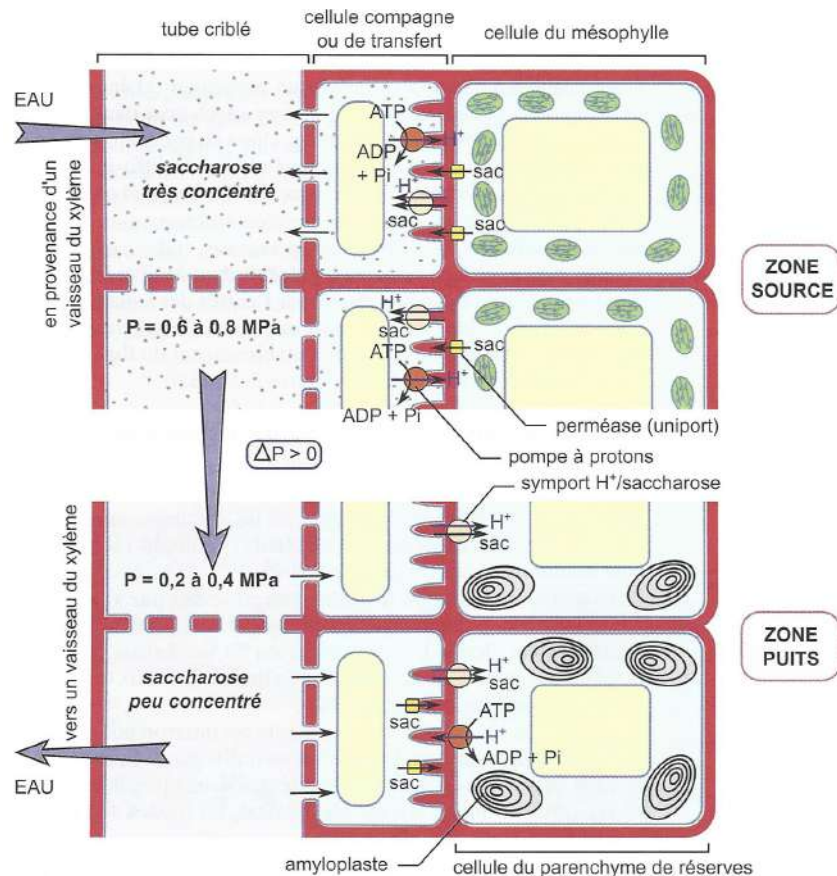
(!) La réaction de condensation ici représentée n'est pas le mécanisme de formation du saccharose !

β. Un complexe phloémien « ouvert » : la charge symplasmique passive de très courts oligosaccharides (stachyose, raffinose...)

- Chez les **espèces arborescentes**, chez de nombreuses **plantes tropicales** mais aussi chez **diverses herbacées de nos latitudes**, il y a une totale **continuité symplasmique** entre **mésophylle et phloème** (figure 50b).

- La **taille de ces plasmodesmes est alors souvent de plus en plus élevée à mesure que l'on s'approche du phloème**. Le **saccharose**, disaccharide de **petite taille** produit par les cellules chlorophylliennes, peut **transiter par tous les plasmodesmes** (figure 50b).
- Dans les **cellules compagnes** et les **tubes criblés**, de **nouveaux oses** sont **ajoutés aux molécules de saccharose** formant des **sucres à trois oses** (par exemple le **raffinose**) ou à **quatre oses** (par exemple le **stachyose**) voire davantage : ceux-ci ne peuvent **pas refluer dans les cellules chlorophylliennes** car ils sont **trop volumineux** pour passer par les **plasmodesmes du mésophylle**. Ils sont donc « **condamnés** » à **rester dans le phloème** et à s'y **déplacer**.

b. La décharge symplasmique ou apoplasmique du phloème en photoassimilats au niveau des organes-puits

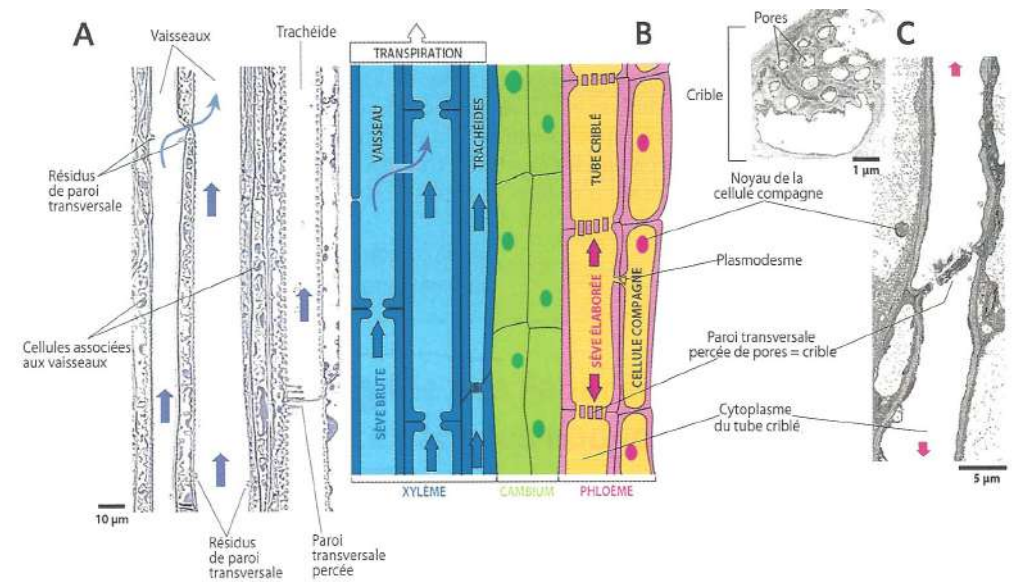


▲ FIGURE 52. La circulation de la sève élaborée, un processus couplé à la charge-décharge du phloème et à la circulation de la sève brute. D'après PEYCRU et al. (2014).

- Le **phloème est déchargé** au niveau des **organes-puits** (figure 52) :
 - Soit par voie **symplasmique** : les **glucides** suivent alors leur **gradient de concentration** jusqu'aux **cellules-puits** (cette possibilité existe y compris pour le **saccharose**).
 - Soit par **voie apoplasmique** : dans ce cas, il peut y avoir **interruption du symplasma** entre phloème et organe-puits. Le **saccharose** est alors **déchargé par des mécanismes identiques à la charge** du phloème (perméase + symport saccharose/ H^+) (voir par exemple **plus loin**).
- Dans les **organes-puits**, le **saccharose** peut :
 - Être **stocké** dans la **vacuole**
 - Être **métabolisé** : **hydrolysé enzymatiquement en glucose et fructose** (voir plus loin) par une **invertase (= sucrase = saccharase)**. Ces **oses** peuvent ensuite :
 - Être utilisés dans le **catabolisme** (production d'**ATP**)
 - Être utilisés dans la production de nouvelles molécules (**anabolisme**), y compris de l'**amidon** qui peut être mis en **réserve**.

4. Une mise en mouvement selon un gradient de pressions hydrostatiques

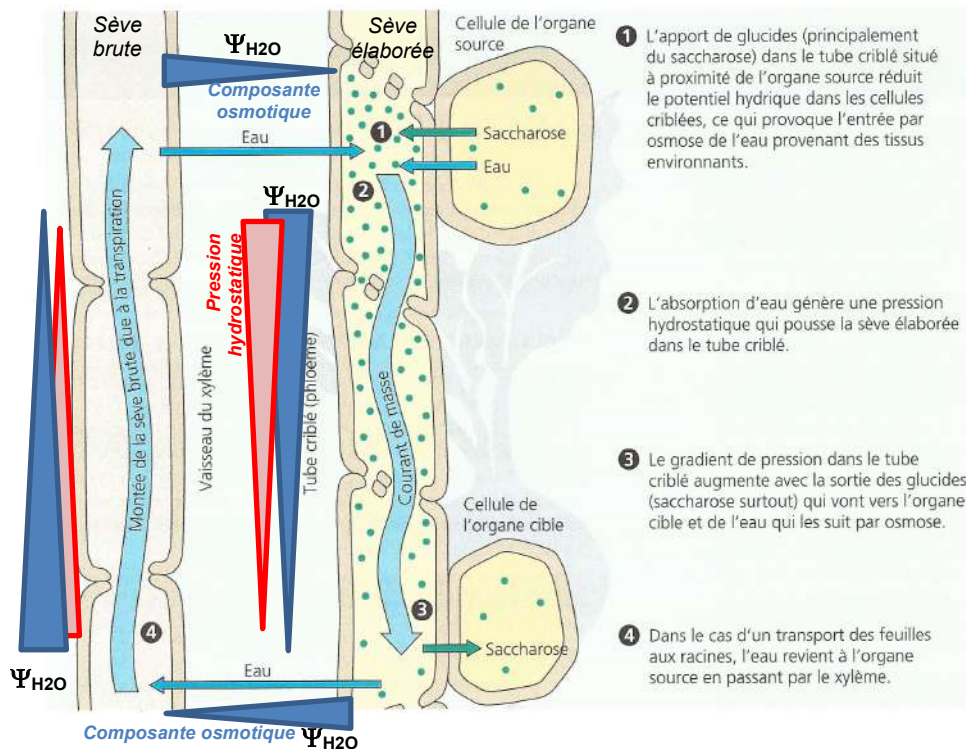
a. Un couplage osmotique des flux d'eau entre les deux circulations, permis par la proximité du xylème et du phloème [**limite programme**]



La sève élaborée circule dans les tubes criblés du phloème maintenus en vie grâce à leurs cellules compagnes alors que la sève brute circule dans les vaisseaux du xylème lignifiés morts. A. Une coupe longitudinale du xylème coloré au bleu de toluidine (MO). B. La circulation des sèves dans le phloème et le xylème. C. Une coupe longitudinale du phloème et le détail d'un crible (MET).

▲ FIGURE 53. La proximité spatiale entre xylème et phloème (CL), caractère permettant les flux d'eau entre ces deux tissus conducteurs. D'après DAUTEL et al. (2021).

- Rappelons que l'eau entre dans la plante par l'**absorption racinaire** et compose alors l'essentiel de la **sève brute**.
- Il existe des **flux d'eau entre les deux sèves**, permis par leur **proximité** (figure 53) (**disposition alterne** dans les racines ; **disposition superposée** dans les **organes de l'appareil caulinaire**).
- C'est la **différence de potentiel hydrique**, plus précisément dans sa **composante osmotique**, qui explique les **flux d'eau entre sèves** (figures 54) :
 - En lien avec la **charge en photoassimilats**, l'**osmolarité** est **plus élevée** dans la **sève élaborée** que dans la **sève brute** au niveau des **organes-sources** : **l'eau sort** ainsi du **xylème** au niveau des **organes-puits** et **entre** donc dans le **phloème**.
 - En lien avec la **décharge en photoassimilats** du **phloème** et la **charge en ions** du **xylème**, l'**osmolarité** est **plus élevée** dans la **sève brute** que dans la **sève élaborée** : **l'eau sort** ainsi du **phloème** au niveau des **racines** et **retourne** donc dans le **xylème**.



▲ FIGURE 54. **Mise en mouvement de la sève élaborée : un courant de masse.**
Ici, l'**organe-source** est une **feuille** et l'**organe-cible** est une **racine**.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

b. Une circulation multidirectionnelle des organes-sources vers les organes-puits variant selon les saisons et permettant les corrélations trophiques entre organes

- La circulation de sève élaborée (environ $1 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$) s'effectue **des organes-sources vers les organes-puits** (figure 52 ou 54).
- En été, les **organes-sources** sont typiquement les **feuilles** – qui produisent les photoassimilats – et les **organes-puits** sont les **racines** mais aussi les **bourgeons**, les **fleurs** ou encore les **fruits** – qui utilisent les photoassimilats véhiculés, voire les mettent en réserve.
- À la **reprise de la vie active** chez les végétaux (= au début du **printemps**), les **organes-sources** sont au contraire les **organes de réserve** (graines, tubercules, écailles/tuniques de bulbes...) produits à la belle saison, les **organes-puits** sont les **bourgeons** et les **jeunes pousses vertes** (voir **plus loin**).

On appelle **transition source-puits** le **changement de statut source-puits de certains organes en fonction de la saisonnalité**.
Exemple : un **tubercule de Pomme de terre** est un **organe-source** à la reprise de la vie active au retour de la belle saison, alors que c'est un **organe-puits** de mise en réserve en belle saison installée.

Pour désigner les **coopérations fonctionnelles** entre les divers tissus et organes de la plante et leur nutrition en eau comme en matière organique azotée ou carbonée, on peut parler de **corrélations trophiques** au sein du végétal.

c. Un courant de masse dû à un gradient de pression hydrostatique mis en place par la charge du phloème (et entretenu par la décharge)

- La **sève élaborée** se déplace dans les **tubes criblés** grâce à un **mouvement de masse** d'eau depuis les **organes-sources**, au niveau desquels une quantité importante de **photoassimilats** (souvent du **saccharose**) est **concentrée**, vers les **organes-puits** où la **concentration** en **photoassimilats** (**saccharose** essentiellement) est **faible** puisqu'il s'y opère un **prélèvement de matière organique** (figures 52, 54-55).
- Nous renvoyons à la **figure 54** qui résume comment s'opère la **circulation de la sève élaborée** :
 - La **charge du phloème** en **saccharose** **abaisse** le **potentiel hydrique**, ce qui provoque l'**entrée d'eau** dans les **tubes criblés**, cette eau provenant principalement du **xylème**.
 - L'**entrée d'eau** dans le **phloème** engendre une **importante pression hydrostatique** qui crée un **courant d'eau et de solutés**, les poussant vers les **organes-puits** où la **pression hydrostatique** est **plus faible** (voir **figure 52 ou 55** pour des valeurs).
 - Le **gradient de pression hydrostatique** est **entretenu** par la **décharge** en **saccharose** du **phloème** au niveau des **organes-puits**.
 - Au niveau **racinaire**, l'eau **phloémienne** est **réabsorbée** par le **xylème**, sous l'effet d'une différence de **potentiels hydriques**.

Deux remarques :

- Ce **modèle de circulation de la sève élaborée** s'appelle **modèle de MUNCH (1930)**. Notez bien que le **différentiel de potentiel osmotique** n'agit que sur de **courtes distances** (exemple : entre **xylème** et **phloème** proches)... Il ne peut donc expliquer un **déplacement global de sève** dans toute une plante, c'est pourquoi c'est la **pression hydrostatique** qui est le **moteur de déplacement** ici.
- On peut noter que la **poussée racinaire** **vue plus haut (dans le grand I)** s'exerce selon un **mécanisme semblable**.

B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques

- On appelle **réserves** des **substances accumulées** dans des cellules ou tissus qui sont utilisées (mobilisées) de manière **différée** par rapport à leur moment de **production**, ce qui suppose entre temps un **stockage provisoire** plus ou moins long.

1. Des réserves journalières

- À la **belle saison**, les **photoassimilats** (= **molécules organiques produites par photosynthèse**) sont **partiellement stockés** en journée par le **parenchyme assimilateur** et **mobilisés** la nuit.

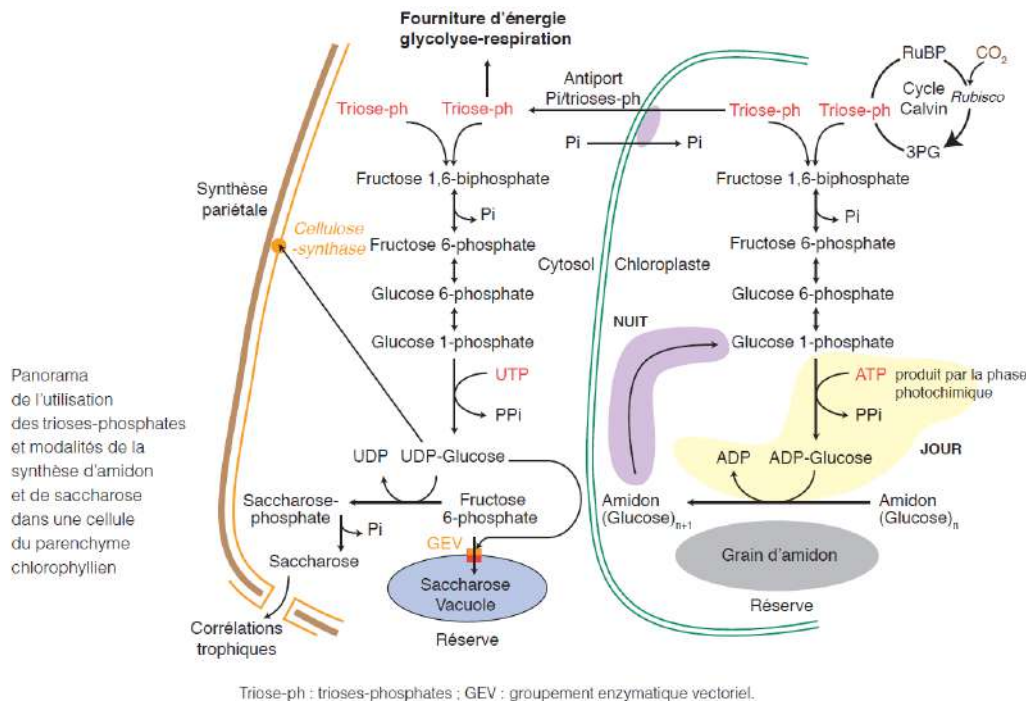
a. Des réserves journalières surtout stockées dans les parenchymes assimilateurs en journée (à la lumière)

- Les **parenchymes assimilateurs** (= **parenchymes chlorophylliens** = **chlorenchymes**) produisent des **photoassimilats** en journée par **photosynthèse**.
Voir les chapitres de métabolisme

Voir les chapitres de métabolisme

a. Le devenir des trioses phosphates : des glucides variés

- La **photosynthèse** produit des **trioses phosphates** en journée. Ceux ne s'accumulent **pas** dans le **chloroplaste** (figure 55).



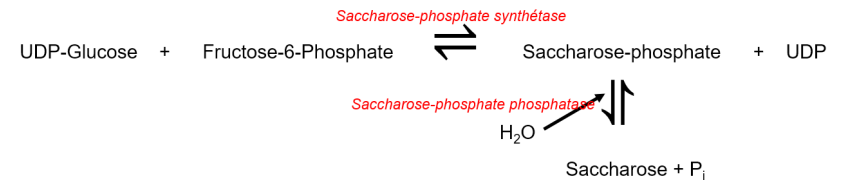
▲ **FIGURE 55. Devenir des trioses phosphates.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).
Limite programme ? (pas très clair...)

- Deux **phénomènes** sont alors à noter :
 - Soit leur **utilisation** dans la **production d'hexoses phosphates** puis d'**amidon** dans le **chloroplaste** ;
 - Soit leur **export** par un **antiport avec le Pi** suivi de leur **transformation cytosolique** en **hexoses phosphates**, puis leur **utilisation locale** ou souvent leur **transformation en saccharose**. Les **hexoses phosphates** sont le point de départ de **nombreuses voies métaboliques** ; ils peuvent par exemple servir à la **glycolyse** ou encore à la synthèse d'**UDP-glucose**, précurseur de **cellulose**.

β. Le saccharose, molécule stockée dans la vacuole (ou exportée vers le phloème)

- Le **saccharose** peut être produit de **deux façons** suite à la **photosynthèse** en lien avec **deux devenir immédiats** (**figure 73**) :
 - Soit ***il est formé dans le cytosol*** et alors le plus souvent **dirigé vers une cellule adjacente** par les **plasmodesmes** jusqu'à son **chargement dans le phloème**.

Attention, contrairement à la figure 51 (page 32), le **saccharose** est le plus souvent **formé par condensation de fructose activé sous forme de fructose-6-phosphate et de glucose activé sous forme d'UDP-glucose** ; le phosphate inorganique est perdu dans l'opération (figures 55 et 56).



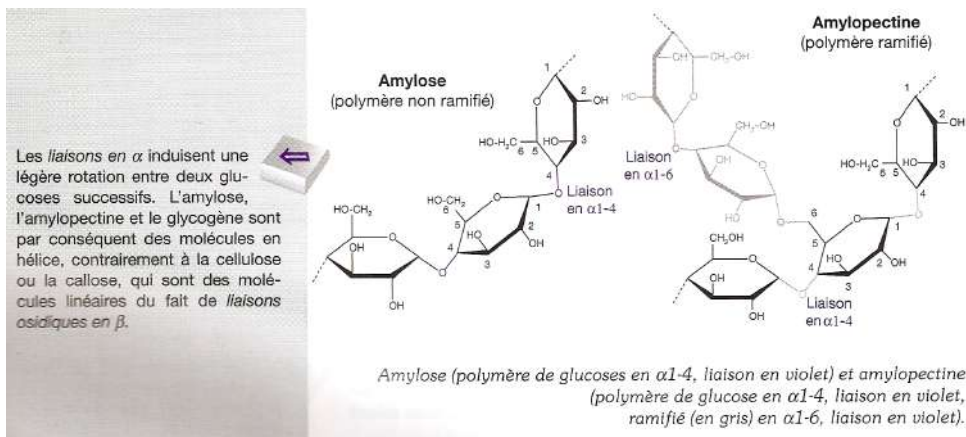
▲ FIGURE 56. Formation cytosolique du saccharose. *Original.*

- Soit **il est formé au niveau du tonoplast et immédiatement transféré dans la vacuole grâce à un complexe enzymatique** (nommé **GEV – groupement enzymatique vectoriel**) qui permet conjointement la formation de la molécule et son **transfert dans la vacuole** (voir **figure 55**). Il y a alors **stockage vacuolaire** du saccharose.

y. L'amidon, polymère glucidique mis en réserve dans le chloroplaste en journée

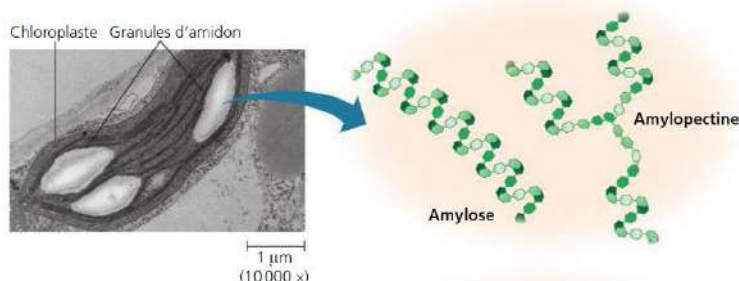
i. L'amidon, polymère glucidique de réserve (rappels)

- **L'amidon** est un **homopolymère de glucose alpha** qui se trouve chez les **végétaux** et comprend deux formes (figure 57) :
 - ✓ **Amylose** : **chaînes linéaires de glucoses α liés en α 1-4** (200 à 3000 **résidus** – ces chiffres varient beaucoup selon les auteurs, ici les données viennent de VOET & VOET, 2005). Les liaisons α 1-4 induisent un **enroulement en hélice gauche** de la molécule en solution aqueuse, propice au **stockage**.
 - ✓ **Amylopectine** : **chaînes de glucoses α liés en α 1-4 et ramifiées, tous les 12 à 30 résidus, par des liaisons α 1-6** (jusqu'à 100 000 résidus). La ramification induit une **densification des monomères favorable au stockage**.



Structure moléculaire
D'après DENCEUD *et al.* (2013).

Amidon : un polysaccharide des Végétaux. Cette micrographie montre un fragment de cellule végétale avec un chloroplaste, l'organe cellulaire où le glucose est synthétisé puis emmagasiné sous forme de granules d'amidon.



Structure tridimensionnelle et localisation cellulaire. D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

▲ FIGURE 57. **L'amidon.**

ii. Mode de formation de l'amidon dans le chloroplaste

- De manière **schématique** et **simplifiée**, on peut résumer la **synthèse d'amidon** dans un **chloroplaste** comme suit (figure 58) :
 - Il y a tout d'abord **production**, à partir de **trioses phosphates** produit par photosynthèse, de **glucose-1-phosphate**.
 - Il y a ensuite **conversion** de **glucose-1-phosphate** en **ADP-glucose** à l'aide d'**ATP** (avec rejet d'un « double » phosphate inorganique ou **pyrophosphate PP_i**). [Rappel : **ATP** Adénosine TriPhosphate et **ADP** Adénosine DiPhosphate sont des nucléotides]
 - L'**amidon-synthase** (ou **amidon-synthétase**) ajoute ensuite l'**ADP-Glucose** à une **chaîne en croissance** de **glucoses** liés en α -1-4, libérant de l'**ADP** : on obtient ainsi progressivement de l'**amylose** augmentée d'un **glucose**.
 - Une **enzyme de branchement** de l'amidon crée des **liaisons α -1-6** entre plusieurs **chaînes linéaires** : on obtient de l'**amylopectine**.

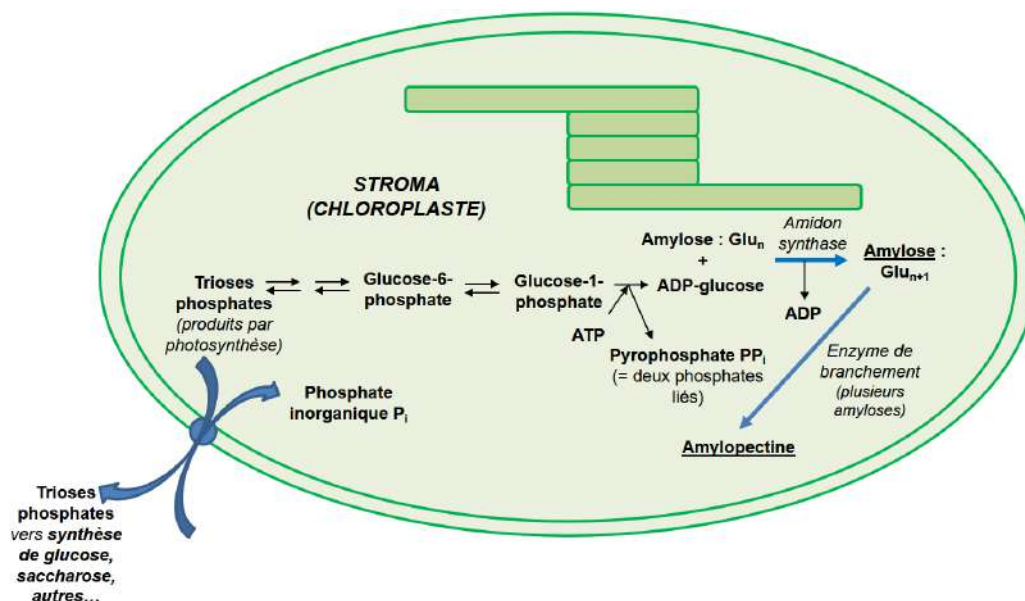
- L'**amylose** et l'**amylopectine** constituent, dans des proportions variables selon les organismes (10 à 30 % pour l'**amylose**), l'**amidon** qui est la principale forme de stockage du glucose chez les Embryophytes.
- L'amidon se trouve dans les **chloroplastes** sous forme de **granules** dans le **stroma** mais est surtout **stocké en grandes quantités dans les amyloplast** (des organes-puits) sous forme paracrystalline constituée de **couches concentriques**.

Relations structure-fonction : molécule adaptée au stockage

- La **polymérisation** réduit la pression osmotique des molécules (*des oses isolés présentent une pression osmotique beaucoup plus forte qu'un polymère avec le même nombre d'oses*), ce qui en fait des **molécules peu solubles** qui ne font presque pas varier le potentiel osmotique de la solution qui les abrite.
- Les **liaisons alpha** induisent une légère rotation de la chaîne à chaque résidu. La **conformation spatiale** de ces polymères (enroulée pour l'amylose, ramifiée pour l'amylopectine) favorise la **condensation des molécules** sur elles-mêmes et donc leur **stockage**.
- Les **extrémités de chaînes** sont **non-réductrices** ; ces molécules sont donc **peu réactives**.
- On trouve des **liaisons H** entre oses qui **stabilisent l'édifice**, réduisant d'autant le nombre de groupements disponibles pour former des liaisons H avec l'eau.

Réactif utile :

Eau iodée = réactif de Lugol : solution d'iodure de potassium et de diode qui **réagit avec l'amidon** (coloration violette) et le **glycogène** (coloration brun-acajou).



▲ FIGURE 58. **Biosynthèse d'amidon dans un chloroplaste.** Schéma original 2015.

b. Des réserves mobilisées la nuit assurant la continuité de l'approvisionnement en photoassimilats du végétal

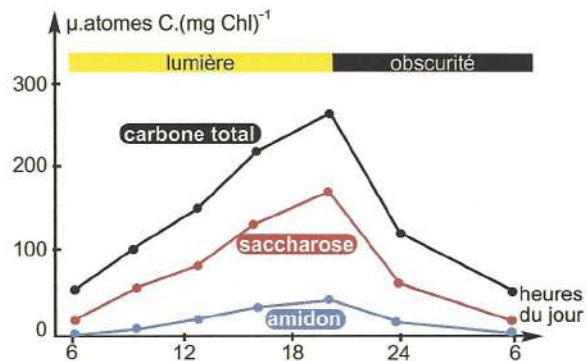
a. Mise en évidence d'une variabilité nycthémerale du transport glucidique et des réserves amylacées foliaires

- Dans les **feuilles** (figure 59), on constate que :
 - La **présence de C organique total** dans les **feuilles augmente en journée** (lumière) et **diminue la nuit** : cela s'explique par la **photosynthèse** en journée qui permet l'assimilation de carbone inorganique (issu du CO_2) et l'**arrêt de la photosynthèse** la nuit, l'*utilisation et la consommation des photoassimilats n'étant plus compensées par la photosynthèse*.
 - De même, on constate une **accumulation de réserves en journée** dans la feuille (**amidon** dans les **chloroplastes**, **saccharose** dans la **vacuole**) et une **mobilisation** des **réserves la nuit**.

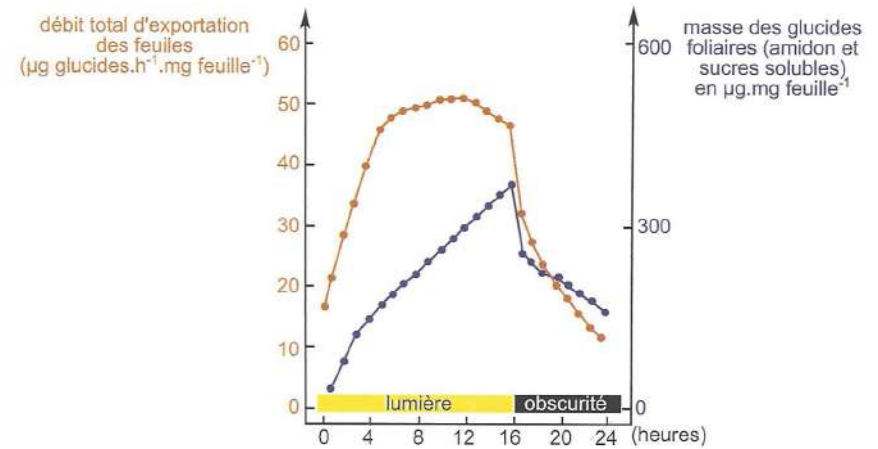
En journée, l'export et l'utilisation des photoassimilats sont plus importants que la nuit, mais la synthèse et la mise en réserve l'emportent quantitativement.

- La figure 60 confirme les observations précédentes et montre en outre une **nette diminution de la circulation glucidique (saccharose) dans la sève élaborée la nuit** par rapport à la journée : il existe donc un **ajustement de la distribution** en fonction de la disponibilité en solutés.

Les **mécanismes précis d'ajustement** de la **distribution** qui entrent en jeu sont encore **largement à l'étude** et semblent combiner de **multiples facteurs** ; on ne les trouve **pas dans les manuels** et il faut recourir à des **publications spécialisées**. Je fais donc le choix de **considérer qu'on ne peut pas vous interroger à un tel niveau de précision**.



▲ FIGURE 59. Évolution de la quantité de photoassimilats lors d'un cycle journalier (C organique total, saccharose, amidon) chez l'Orge (Poacées).
D'après PEYCRU et al. (2014).

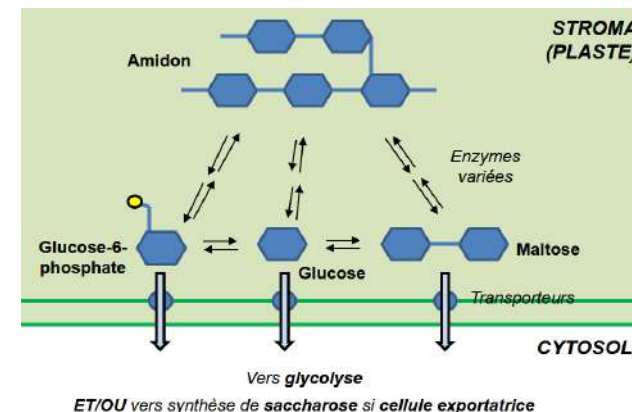


Fluctuations journalières des glucides foliaires et du débit d'exportation des feuilles chez la vesce (D'après J. Pearson, 1974).

▲ FIGURE 60. Évolution de la quantité de glucides exportés et de glucides foliaires totaux lors d'un cycle journalier chez la Vesce (Fabacées). D'après PEYCRU et al. (2014).

β. Vue d'ensemble sur les mécanismes de dégradation de l'amidon

- Des **enzymes particulières** sont capables de **lyser les liaisons α1-4 et α1-6 entre monomères de glucoses**, ce qui permet de produire des **courtes chaînes de glucose**, des **disaccharides** (à savoir du **maltose** = **2 glucoses alpha liés en α1-4**) et *in fine* des molécules de **glucose simple** (figure 61).
- Le **maltose**, le **glucose** – y compris sous forme **glucose-6-phosphate** – sont **produits la nuit** à partir de l'**amidon stocké en journée**. Ils peuvent sortir du plaste grâce à des **transporteurs spécifiques** (figure 61).



▲ FIGURE 61. Principe général de mobilisation des réserves d'amidon. Schéma original 2015.

Il existe aussi des **amylases animales** qui interviennent dans la **digestion** (exemple des **amylases salivaires**).

Voir chapitre sur la Vache : partie digestion (chapitre 1)

c. Remarque : de jour comme de nuit, l'existence d'une activité respiratoire mitochondriale et d'activités de synthèses variées

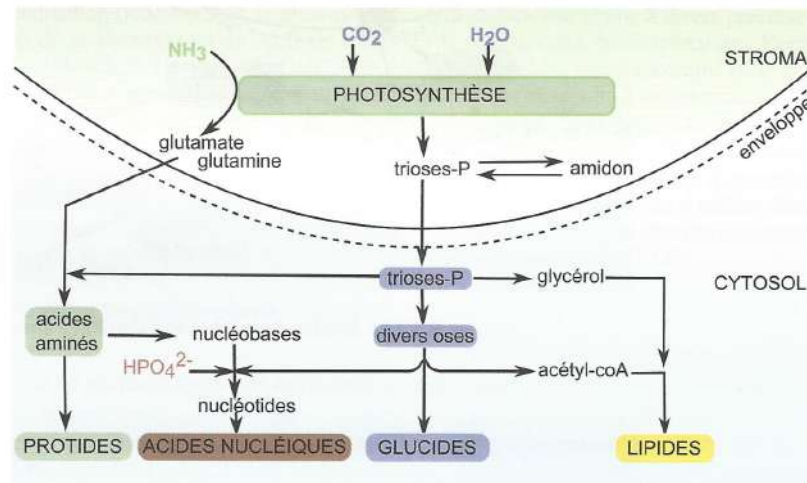
- Les **cellules végétales chlorophylliennes** réalisent, comme toute cellule eucaryote, du **catabolisme oxydatif** qui permet la **production d'ATP**, notamment *via* la **respiration cellulaire** qui a lieu dans les **mitochondries**.
- En journée, les **échanges gazeux respiratoires** sont « **masqués** » par les **échanges gazeux photosynthétiques** mais la respiration a bien lieu ! On peut ainsi définir :
 - La **photosynthèse brute** : *quantification de l'activité photosynthétique par unité de temps*.
 - La **respiration cellulaire** : *quantification de l'activité respiratoire par unité de temps*.
 - La **photosynthèse nette** : *quantification de la différence entre photosynthèse brute et respiration cellulaire*.

Photosynthèse nette = Photosynthèse brute – Respiration

$$PN = PB - R$$

- De **nombreuses activités de synthèses anaboliques** ont également lieu à tout moment dans les **cellules**. Les **glucides produits lors de la photosynthèse** peuvent en être, nous l'avons vu, un **point de départ** ces synthèses (figure 62).

Les **molécules élémentaires formées par la photosynthèse** (qui a permis l'**assimilation de carbone d'origine minérale**) et l'**assimilation des nitrates** (qui a permis l'**assimilation d'azote d'origine minérale** – *hors programme*) sont à la base de **toutes les voies anaboliques** permettant la **synthèse de la totalité des molécules organiques** (figure 62).



▲ FIGURE 62. **Vers la synthèse de toutes les molécules organiques.**

D'après PEYCRU *et al.* (2013)

d. La variation des corrélations trophiques quotidiennes au sein d'un végétal

- On peut inscrire le **stockage** et la **mobilisation quotidiens** des **réserves** dans le cadre d'une **adaptation aux rythmes circadiens** des **corrélations trophiques** ; le **tableau III** présente une **vision synthétique** de ces aspects.

▼ TABLEAU III. **Variations quotidiennes des corrélations trophiques au sein d'une plante.**

D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

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

2. Des réserves saisonnières

- À la **mauvaise saison** (l'hiver sous nos latitudes), la **température** et la **photopériode** rendent difficiles l'**activité physiologique** et **photosynthétique** et les **organismes végétaux** subsistent sous des **formes de résistance** au sein desquelles on trouve des **réserves**.

a. La mauvaise saison, une période défavorable aux plantes qui suppose des modifications structurales et physiologiques

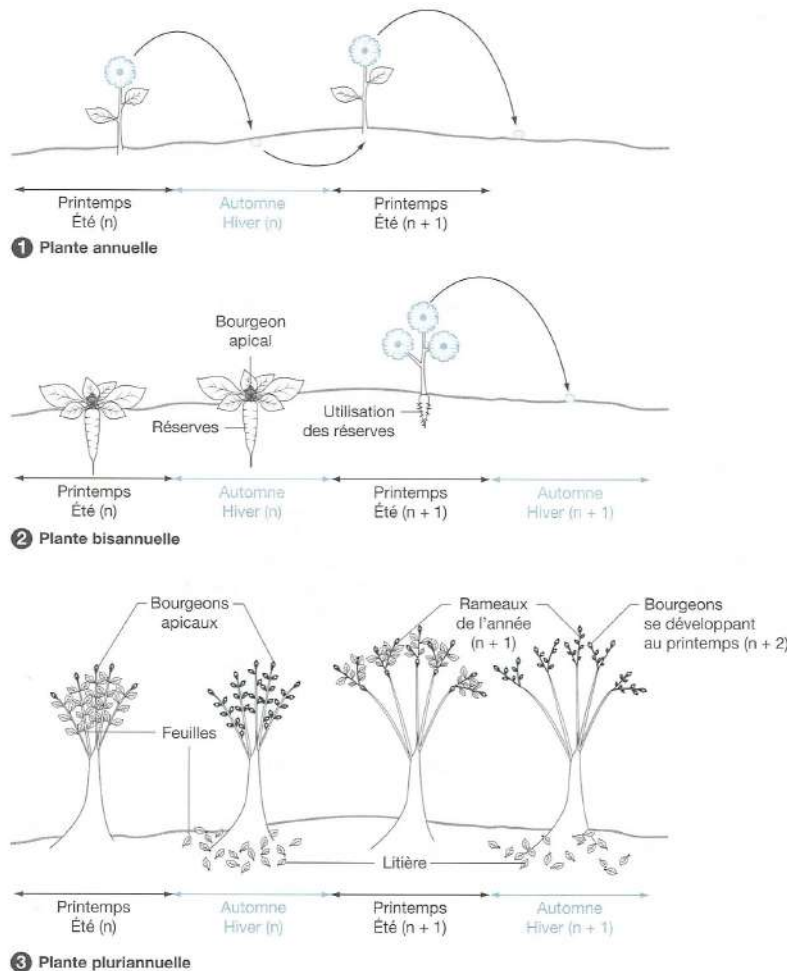
a. Le problème de l'hiver : faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau

- L'**automne** et surtout l'**hiver** sont fondamentalement **défavorables à l'activité végétale** (surtout l'hiver) en lien avec une **raréfaction de ressources utiles** :
 - faible **température** :
 - risque de **gel** et donc de **lésions cellulaires**,
 - activité enzymatique ralentie**.
 - très faible **disponibilité en eau** si l'eau gèle (l'eau gelée étant inaccessible à la plante),
 - faible **luminosité**, **photopériode** courte ⇒ **photosynthèse difficile** à réaliser...
- On notera toutefois que le **passage de la saison favorable à la saison défavorable** n'est pas soudain mais **progressif** : les **Angiospermes** peuvent donc « **se préparer** » à cette **mauvaise saison** en développant des **organes** et/ou des **dispositifs** qui permettront de **résister** aux **conditions défavorables**.

On appelle **endurcissement** (= **acclimatation**) l'**ensemble des processus morpho-anatomiques, cellulaires, biochimiques et physiologiques** qui permettent de **préparer des organes végétaux au passage de la mauvaise saison**. Sous nos latitudes, cet **endurcissement** intervient surtout en **automne** chez la plupart des espèces.

β. Les différentes manières de passer la mauvaise saison

i. Trois types de cycle de développement : plantes annuelles, bisannuelles et vivaces (= pérennes = pluriannuelles)



Cycle des plantes

1. Plantes annuelles. Les individus ne passent pas l'hiver, mais la descendance y survit sous forme de graines.
2. Plantes bisannuelles. La première année, la graine donne naissance à une plante qui stocke des réserves dans des organes spécialisés. La seconde année, les réserves sont utilisées pour construire un appareil reproducteur avant que les feuilles ne se soient formées. L'individu survit un hiver et meurt l'hiver suivant, l'espèce le passe sous forme de graines.
3. Plantes pluriannuelles. Moyennant quelques adaptations, l'appareil végétatif survit différents hivers successifs. La chute des feuilles et la formation de bourgeons dormants sont les adaptations les plus visibles.

▲ FIGURE 63. Cycles des Angiospermes. D'après BREUIL (2007).

- Signalons d'abord qu'une **Angiosperme** peut présenter (figure 63) :
 - un **cycle de vie qui s'étale sur une année (plante annuelle)** ;
 - un **cycle de vie qui s'étale sur deux ans (plante bisannuelle)** ; souvent, ces plantes accumulent des réserves racinaires ou hypocotylaires la première année, puis fleurissent et produisent des graines la seconde année.
 - ou un **cycle de vie qui s'étale sur plusieurs à de nombreuses années (plante vivace = pérenne)**. L'appareil végétatif perdure donc en hiver (ces plantes peuvent fleurir dès la première année, seulement la deuxième ou bien après plusieurs années de croissance – cas des arbres par exemple).

ii. Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904)

- En 1904, le Danois Christen RAUNKIAER (1860-1938) propose une **classification des plantes, surtout les Angiospermes, en fonction des types d'organes de survie chez les Angiospermes et du positionnement des points végétatifs permettant la reprise de la vie active à la belle saison** ; on parle de **types biologiques** (figure 64).

Notez que RAUNKIAER, en lien avec ses origines, a pris en compte une **couche moyenne de neige d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur en hiver** qui **protège les bourgeons aériens des températures négatives atmosphériques**.

- Sa classification comprend **5 types fondamentaux** (figure 64).

➤ Les **phanérophytes** (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur)

- Les **phanérophytes** (arbres et arbustes) sont les **plantes dont l'appareil caulinair perdure en hiver et où les bourgeons demeurent nettement au-dessus de la couche de neige**. Ce sont des plantes ligneuses vivaces.

➤ Les **chaméphytes** (buissons à bourgeons près du sol)

- Les **chaméphytes** (buissons) sont les **buissons dont l'appareil végétatif perdure en hiver mais dont les bourgeons sont près du sol, protégés au sein de la couche de neige**. Ce sont des plantes ligneuses vivaces.

➤ Les **hémicryptophytes** (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol)

- Les **hémicryptophytes** (plantes en rosettes = plantes « acaules » = plantes avec une tige en plateau extrêmement courte) sont les **herbacées dont l'appareil végétatif aérien perdure à la mauvaise saison en étant constitué d'une rosette de feuilles insérées et regroupées très près du sol**. On y trouve des herbacées bisannuelles et vivaces.

Une mise en réserve dans une racine pivot ou un rhizome est fréquente mais pas systématique chez ces organismes.

➤ Les **géophytes** (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants

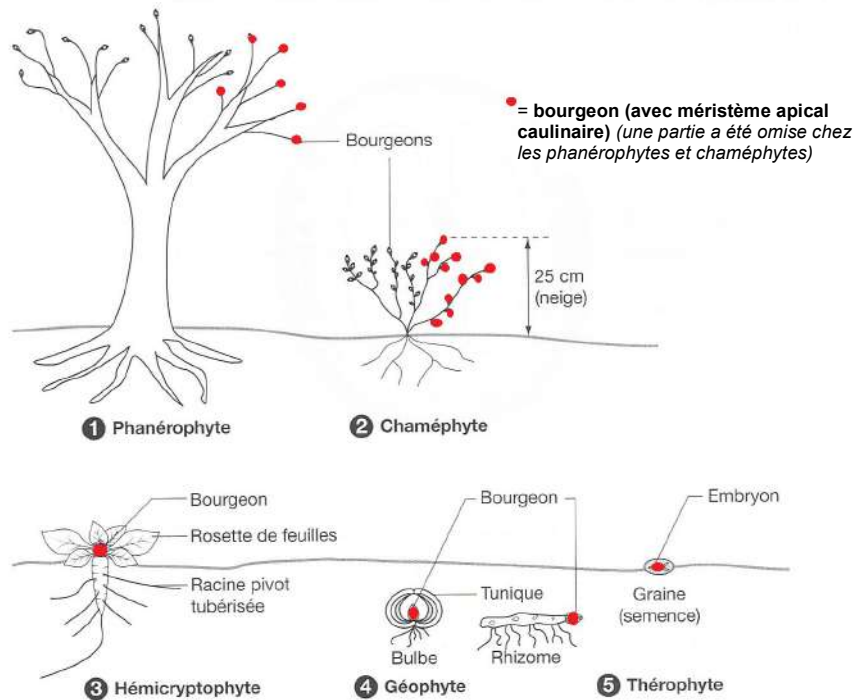
- Les **géophytes = cryptophytes** sont les **herbacées dont l'appareil végétatif aérien ne perdure pas et qui demeurent sous forme d'organes de réserve souterrains** ; on y trouve des herbacées vivaces et bisannuelles.

Attention aux pièges !

Toutes les **plantes à organes de réserves souterrains** ne sont pas toutes des **géophytes** car il arrive que **l'organe souterrain ne perdure pas à la mauvaise saison** ! Ce sont alors des **plantes annuelles**, qui, puisqu'elles ne perdurent qu'à l'état de graine, seront à classer parmi les **thérophytes** (ex. Radis, certaines Carottes).

➤ Les **thérophytes**, plantes passant l'hiver seulement sous forme de graines

- Les **thérophytes** (plantes annuelles) passent la mauvaise saison seulement sous forme de graines.



Types biologiques d'après la classification de Raunkiaer

1. Phanérophytes. Les bourgeons se situent au-dessus de la couche neigeuse.
2. Chaméphytes. Les bourgeons sont situés dans la couche de neige.
3. Hémicryptophytes. Les bourgeons sont au centre d'une rosette de feuilles.
4. Géophytes. Les bourgeons sont situés dans le sol.
5. Thérophytes. L'individu ne vit qu'un an, la survie de l'espèce est assurée par de nouveaux individus qui passent l'hiver sous forme de graines.

▲ FIGURE 64. Principaux types biologiques de RAUNKIAER (1904). D'après BREUIL (2007).

b. Une mise en réserve dans des organes ou tissus particuliers

- La **belle saison** permet de mettre en réserve des **substances organiques** (voir c) qui seront **consommées** lors de la reprise de la vie active l'année suivante.

a. Les semences (présentes chez tous les types biologiques)

i. Notions de semence et de graine

- Les **semences** désignent essentiellement (en biologie) les **graines** ou les **caryopses**. Toutes les **Angiospermes** produisent évidemment des **graines** (tous les ans chez les **annuelles**, seulement la **deuxième année** chez les **bisannuelles**, après **plusieurs années** chez de **nombreuses plantes ligneuses**).

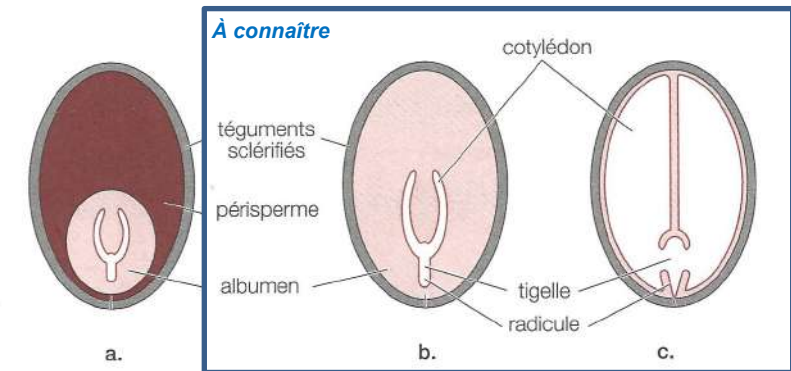
Agronomiquement toute structure qui peut donner un nouvel individu est appelée **semence**, y compris des **structures végétatives** comme des tubercules, bulbes...

- Les **graines** sont :

- des structures **porteuses d'un embryon**, jeune individu qui donnera une **plante adulte** suite à la **germination**.
- des organes riches en **réserves** situés soit **dans l'albumen** (**graines albuminées**), soit **dans les cotylédons** (**graines exalbuminées**) (figure 65), (!) On peut rappeler la **diversité des réserves** possibles : existence de **graines amylacées, oléagineuses, protéagineuses**... Les réserves peuvent être parfois **combinées** mais on note souvent une **dominante**.
- des structures **déshydratées**,
- des organes **protégés** par un **tégument**,
- des structures en **vie ralentie**.

ii. Deux grands types de graines en fonction de la localisation des réserves : graines albuminées vs. exalbuminées

- Rappelons qu'on peut distinguer les **types de graines** suivants (figure 65-b-c) :
 - Les **graines albuminées** comme celle du Ricin. **L'albumen y est développé et constitue le tissu de réserve**. Le **nucelle a disparu**.
 - Les **graines exalbuminées** comme celle des Fabacées. **Les réserves sont localisées dans les cotylédons, transformés en tissus d'accumulation**. L'albumen et le nucelle ont été consommés par le développement embryonnaire.



Différents types de graines.— a. Graine à périsperme (Nymphéacées, Caryophyllacées). b. Graine albuminée (Poacées, Renonculacées, Apiacées). c. Graine exalbuminée (Fabacées, Brassicacées, Astéracées).

▲ FIGURE 65. Typologie des graines. D'après KLEIMAN (2001).

Vous devez savoir schématiser simplement ces deux types de graines mais aussi représenter plus précisément et diagnostiquer les échantillons vus en TP.

- Pour information, il existe un **troisième type**, beaucoup plus **rare** (figure 65-a) :
 - Les **graines à périsperme** sont des **graines chez lesquelles le nucelle n'a pas été complètement digéré et forme un tissu de réserve**, le **périsperme**. Le périsperme peut être le **seul tissu de réserve** ou bien **cohabiter avec l'albumen** (cas le plus fréquent, comme dans la graine de Poivrier).

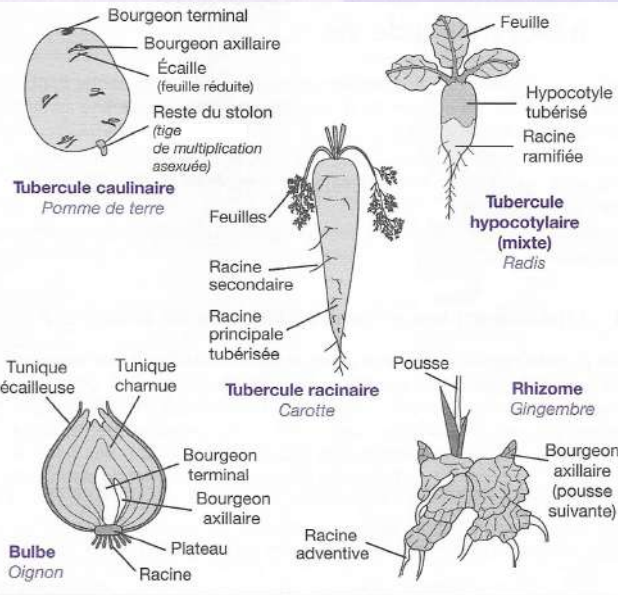
β. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes

Savoir reconnaître un organe de réserve

Un organe de réserve est un organe renflé :

- s'il ne porte pas de bourgeon mais des traces éventuelles de racines de petite taille, c'est un tubercule racinaire (ex. Carotte, Betterave ou Radis) ;
- s'il porte des feuilles réduites et des bourgeons, c'est un tubercule caulinaire (ex. tubercule de Pomme de terre). Ce sont des tiges souterraines hypertrophiées qui ne survivent pas plus d'un an ;
- s'il porte des feuilles réduites à des écailles, des nœuds ou des bourgeons, c'est un rhizome (ex. rhizome de Gingembre, Iris et Sceau de Salomon). Ce sont des tiges souterraines vivaces ;
- s'il dispose de feuilles modifiées (tuniques) et d'une tige courte (plateau), c'est un bulbe (ex. bulbe d'Oignon ou de Tulipe). Ce sont des pousses souterraines verticales.

Le stockage des réserves entraîne des modifications profondes de l'organisation de l'appareil végétatif, qui rendent parfois difficile l'identification des tiges et des racines. Soyez attentifs aux différents indices, et en particulier à la présence de bourgeons.



Erreur à éviter

Attention, « légume » est uniquement un terme culinaire, il ne représente pas un type d'organe végétal, au contraire des « fruits ». Certains « légumes » sont d'ailleurs des fruits (ex. tomate, avocat, courgette...).

▲ FIGURE 66. Organes de réserves végétatifs. D'après DENŒUD *et al.* (2014).

- Les **organes de réserve végétatifs** sont fondamentalement des **organes renflés** (= épaissis) et **hypertrophiés dont les parenchymes sont gorgés de réserves**.
- Ces organes peuvent être (figure 66, tableau IV) :
 - Des **structures renflées massives dérivant de tiges ou de racines**, les **tubercules**. On les qualifie en fonction de leur origine :
 - **Caulinaire** s'il dérive de la tige (plutôt l'épicotyle*).
 - **Hypocotylaire** s'il dérive de la partie hypocotylaire* de la tige.
 - **Mixte** s'il dérive en proportions variables de tige (souvent hypocotyle) et de racine.
 - **Racinaire** s'il dérive de racines.

* **Épicotyle** et **hypocotyle** désignent les portions de tige situées respectivement au-dessus ou au-dessous des cotylédons, c'est-à-dire techniquement au-dessus ou au-dessous de l'insertion des feuilles.

- Des **structures renflées composées d'une tige en plateau et de feuilles charnues gorgées de réserves**, les **bulbes**.
- Des **structures renflées plus fines et plus longilignes, présentant des unités de croissance se répétant, et dérivant de tiges**, les **rhizomes**.

▼ TABLEAU IV. Diversité des organes de réserve avec quelques exemples marquants pour chaque type (incluant les semences).

Document J. SEGARRA (TB2, ENCPB – Lycée Pierre-Gilles de Gennes, Paris 13).

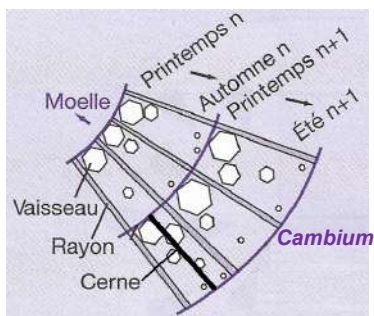
Les exemples en rouge sont souvent vus en TP.

Attention à certaines plantes parfois annuelles (Radis, certaines Carottes...) ici présentées comme bisannuelles.

Partie de la plante ou organe accumulant des réserves	Nature de l'organe ou du tissu	Exemples	rythme de développement (au regard des exemples)
racine (essentiellement)	tubercule racinaire	carotte salsifi, panais betterave sucrière	plantes bisannuelles
		dahlia	plante vivace
racine + hypocotyle	tubercule mixte hypocotylaire	radis betterave rouge betterave fourragère	plantes bisannuelles
racine + hypocotyle + tige		céleri-rave	plantes bisannuelles
tige	tubercule caulinaire	pomme de terre topinambour glaiéul	plantes vivaces
		chou-rave	plantes bisannuelles
	rhizome	gingembre sceau de Salomon muguet	plantes vivaces
feuilles	bulbe	oignon	plantes bisannuelles
		ail tulipe	plantes vivaces
graines → cotylédon graines → albumen		haricot, pois blé ricin	plantes annuelles plantes annuelles plante vivace

γ. Le parenchyme du bois (et du liber), une réserve importante chez les espèces ligneuses (phanérophytes, chaméphytes)

- Il ne s'agit pas vraiment d'organes mais uniquement de **tissus de réserve** : le **parenchyme ligneux** et, dans une moindre mesure, le **parenchyme libérien** très présents chez les **Angiospermes ligneux** sont un lieu de **stockage de matière organique** – surtout sous forme d'**amidon** (dans des **amyloplastes**). Ces parenchymes forment des **rayons libéro-ligneux** (voir plus haut + figure 67).
- Les **photoassimilats** sont mis en réserve à la belle saison et utilisés à la reprise de la **vie active** où ils circulent notamment par le **xylème**.



▲ FIGURE 67. **Bois avec deux années de fonctionnement.** D'après DENCEUD *et al.* (2014), modifié.

c. Des réserves variées accumulées au sein de parenchymes de réserve

Revoir la biochimie structurale (chapitre 8)

- Les **réserves à long terme** que sont les **réserves saisonnières** sont généralement accumulées dans des **parenchymes de réserves**. Quelques **exemples de réserves** sont proposés dans le **tableau V**.

▼ TABLEAU V. **Aperçu des réserves végétales dans quelques organes de résistance et de leur localisation.**

Document J. SEGARRA (TB2, ENCPB – Lycée Pierre-Gilles de Gennes, Paris 13).

Echantillon biologique	Nature des réserves	localisation (tissu) des réserves
Carotte	Sucres solubles (saccharose)	Parenchyme libérien
Oignon	Sucres solubles réducteurs	Parenchyme foliaire
Pomme de terre	amidon	Parenchyme médullaire
Gingembre	amidon	Parenchyme (médullaire)
Graine de haricot	amidon	Cotylédon
Grain de blé	amidon	Albumen
Cacahuète (arachide)	lipides	cotylédon

Vacuole

Vacuole

Amyloplastes

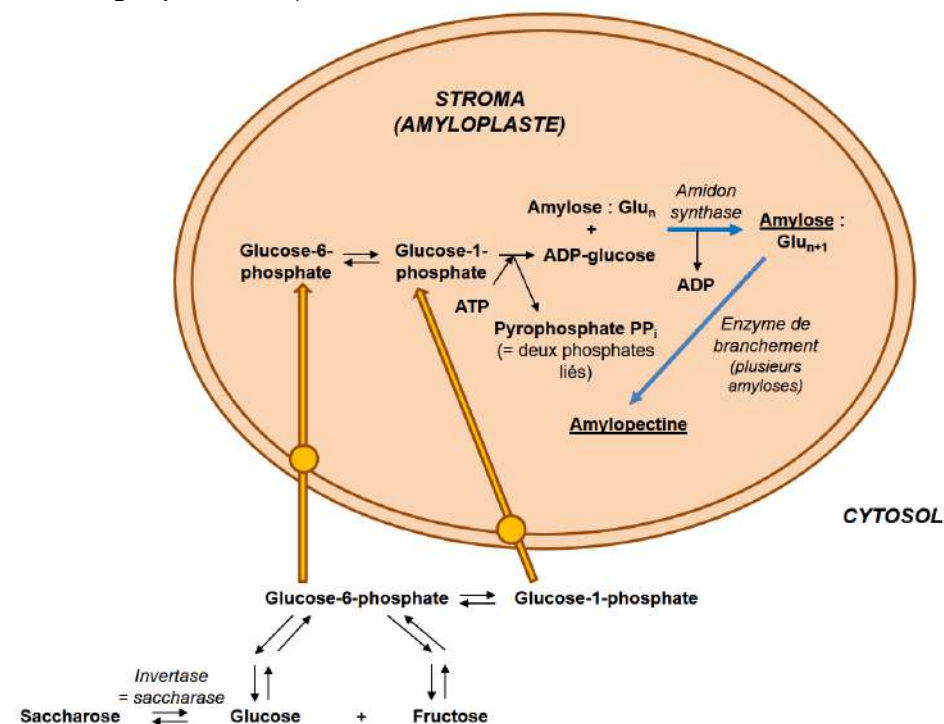
Cytosol

α. La possibilité de réserves amylacées dans les amyloplastes

- Si les **réserves d'amidon** à vocation **journalière** sont stockées dans les **chloroplastes** (voir plus haut), les **réserves d'amidon** à vocation **saisonnière** sont stockées dans des **amyloplastes**, **plastides dont le stroma est occupé par un ou plusieurs grains d'amidon** (encadré E).

Encadré E La production d'amidon dans les amyloplastes

Au sein des **amyloplastes** situés dans les **organes-puits** (figure a), le principe est le même mais il y a **import** dans le plaste de **glucose-6-phosphate** et de **glucose-1-phosphate**. Ces composés sont eux-mêmes produits à partir de **glucose** et de **fructose** issus de l'**hydrolyse** de **saccharose** (lui-même d'**origine phloémienne**).

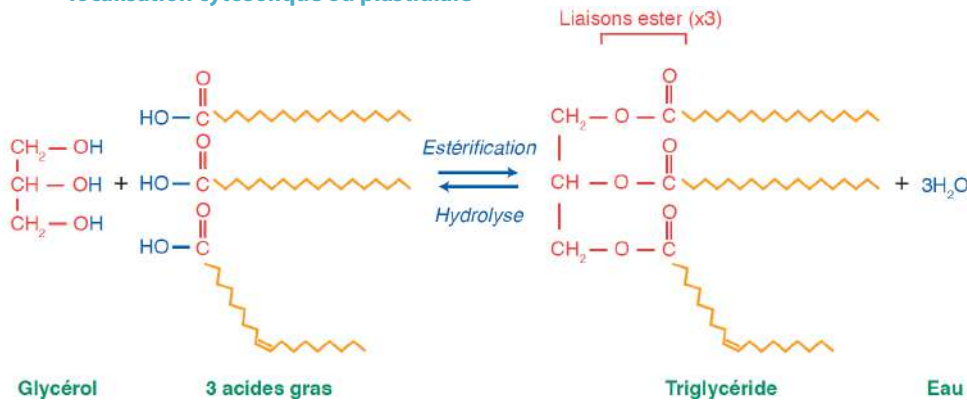


▲ FIGURE a. **Biosynthèse d'amidon dans un amyloplaste.** Schéma original.

β. La possibilité de réserves en sucres solubles dans les vacuoles

- Les **oses** ou **disaccharides**, parfois du **glucose** (parfois du **fructose**) mais plus **souvent** du **saccharose** plus facile à stocker en raison de son **caractère non réducteur**, peuvent s'accumuler dans les **vacuoles** de **parenchymes de réserve**.
- On trouve ainsi de nombreux **organes de réserves souterrains** (tableau V) chez lesquels cette modalité de **mise en réserve** s'exprime au niveau de **rayons libéroligneux hypertrophiés**.

γ. La possibilité de réserves lipidiques dans des gouttelettes lipidiques situées à localisation cytosolique ou plasmidiale



▲ FIGURE 68. Équation d'estérification (bilan) de la formation des triglycérides. Les étapes intermédiaires ne sont pas représentées. D'après SEGARRA et al. (2014).

- Les **triglycérides** ou **triacylglycérols** sont des **triesters d'acides gras et de glycérol** : ils se forment par la **réaction d'estérification entre le glycérol (un triol) et trois acides gras** (figure 11). Les triglycérides peuvent contenir trois fois le même acide gras (**triglycérides simples**) ou non (**triglycérides mixtes**).

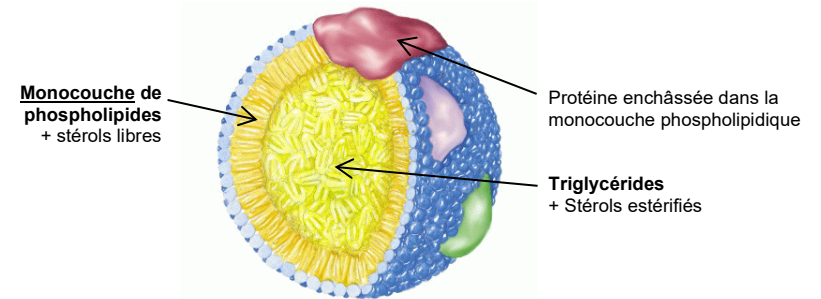
Pour information

La **triestérification** n'est généralement pas réalisée en une seule étape. La réaction entre le **glycérol** et un AG donne un **monoacylglycérol (monoglycéride)**, une deuxième estérification avec un deuxième AG donne un **diacylglycérol (diglycéride)** et fin une troisième estérification avec un dernier AG donnera un **triacylglycérol (triglycéride)**.

Chaque estérification, **coûteuse en énergie**, passe par des étapes intermédiaires utilisant de l'énergie cellulaire ; c'est en réalité un **acyl-coenzyme A** (AG + coenzyme A) qui réagit avec du **glycérol-3-phosphate (glycérol phosphorylé)**.

- L'**estérification** « **neutralise** » les **fonctions alcool** et les **triglycérides** sont donc totalement **hydrophobes** : ceux-ci s'accumulent en grosses **gouttelettes lipidiques** dans le **cytosol**. Chez les 'végétaux', on les trouve dans **divers tissus**, notamment dans les **graines d'oléagineux**. Ces gouttelettes portent le nom d'**oléosomes** chez les Angiospermes.
- Chez les **Angiospermes**, on peut aussi les trouver dans les **plastides** – on peut alors nommer les gouttelettes des **plastoglobules** :
 - **Globules lipidiques** dans les **chloroplastes** [réserves journalières]
 - **Gouttelettes lipidiques** dans les **oléoplastes** (plastides spécialisés dans la mise en réserve de lipides) [réserves saisonnnières].

Notons que les **gouttelettes lipidiques** (figure 69) incluent également souvent des **stérols estérifiés** et qu'elles présentent des **lipides amphiphiles** à leur surface (dont la partie hydrophile est au contact de l'eau : stérols, phospholipides). On y trouve aussi des **protéines**.

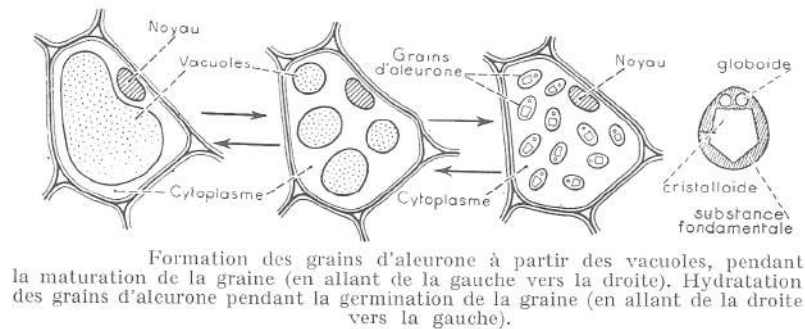


▲ FIGURE 69. Organisation d'une gouttelette lipidique.
<http://www.actuscimed.com/2011/03/regulation-des-gouttelettes-lipidiques.html> (août 2015).
Les **oléosomes** des cellules végétales peuvent mesurer plusieurs μm .

δ. La possibilité de réserves protéiques de nature et localisation variables (ex. gluten, grains d'aleurone...)

Encadré F Les grains d'aleurone

➤ L'**aleurone** est une **protéine végétale de réserve** qui se présente souvent sous forme de **grains limités par le tonoplaste (membrane vacuolaire) qu'on appelle grains d'aleurone**. Les protéines sont « **sécrétées** » dans la **vacuole** puis celle-ci se fractionne en de **multiples vacuoles** qui se **déshydratent** ; les **protéines cristallisées** constituent les **grains d'aleurone**. La **mobilisation de ces réserves** suppose le **processus inverse** (figure a).



▲ FIGURE a. Grains d'aleurone dans la graine de Ricin. D'après CAMEFORT & BOUÉ (1980).

On trouve surtout les **grains d'aleurone** dans les **graines** : l'exemple type est la **graine de Ricin**, bien qu'il s'agisse d'une **graine à la fois oléagineuse et protéagineuse**.

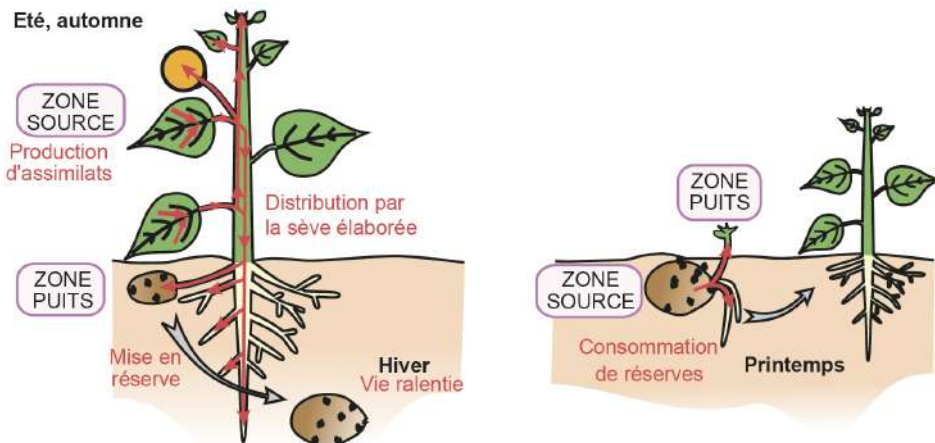
Remarque très importante : chez les **caryopses de Poacées**, on trouve **sous les téguments du fruit (péricarpe) une couche cellulaire contenant des grains d'aleurone** qu'on appelle « **couche à aleurones** » alors même que le **caryopse** est une **graine albuminée amylicée**. Cette couche fournirait notamment les **enzymes hydrolysant les réserves d'amidon** lors de la **germination**.

- Des **protéines de réserve** peuvent être **accumulées** dans le **cytosol**, éventuellement en **association étroite** avec les **amyloplast** (cas du **gluten** des caryopses de Poacées) ou encore accumulées dans des **vacuoles déshydratées** (cas des **grains d'aleurone** – encadré F).

d. Des réserves mobilisées au retour de la belle saison

a. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes

- On peut noter qu'en fonction des **saisons**, une **transition puits-source** des organes s'observe (figures 70-71-72) :
 - À la **reprise de la vie active**, la production de **saccharose** est essentiellement le fait des **tubercules** où l'**amidon** est **consommé** (**organes-sources**) alors que le **jeune appareil caulinaire** regroupe les **organes-puts**. *Peu à peu, les réserves du tubercule s'amenuisent.*
 - À la **belle saison** « installée » qui prépare le passage de la mauvaise saison, la production de **saccharose** est essentiellement le fait des **feuilles** par **photosynthèse** (**organes-sources**) et la **consommation** s'opère essentiellement au niveau des **nouveaux tubercules** qui mettent en **réserve** de l'amidon – mais aussi des éventuels **organes reproducteurs** (**organes puits**).

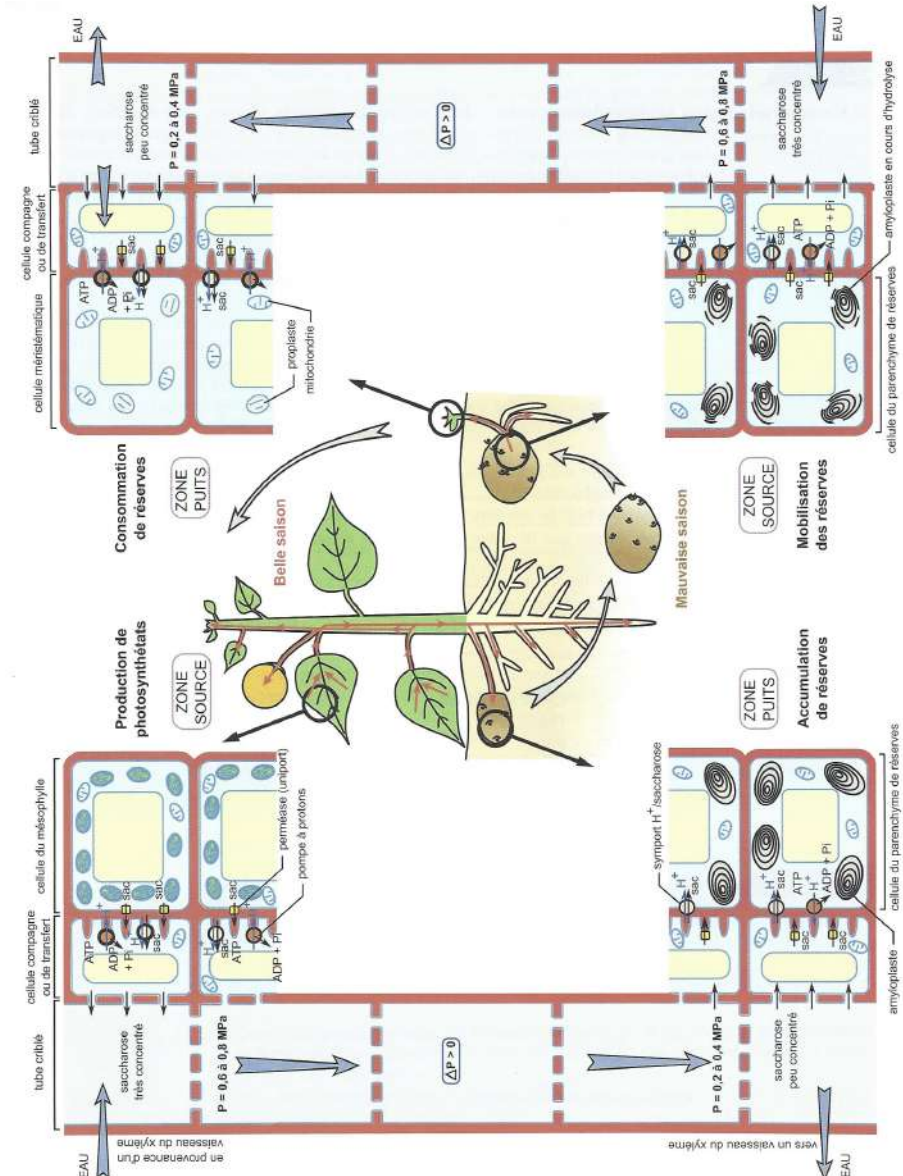


▲ FIGURE 70. Une vision plus complète des variations saisonnières des corrélations trophiques chez la Pomme de terre et la transition source-puts. D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021). On notera bien la **transition source-puts** en cours de belle saison.

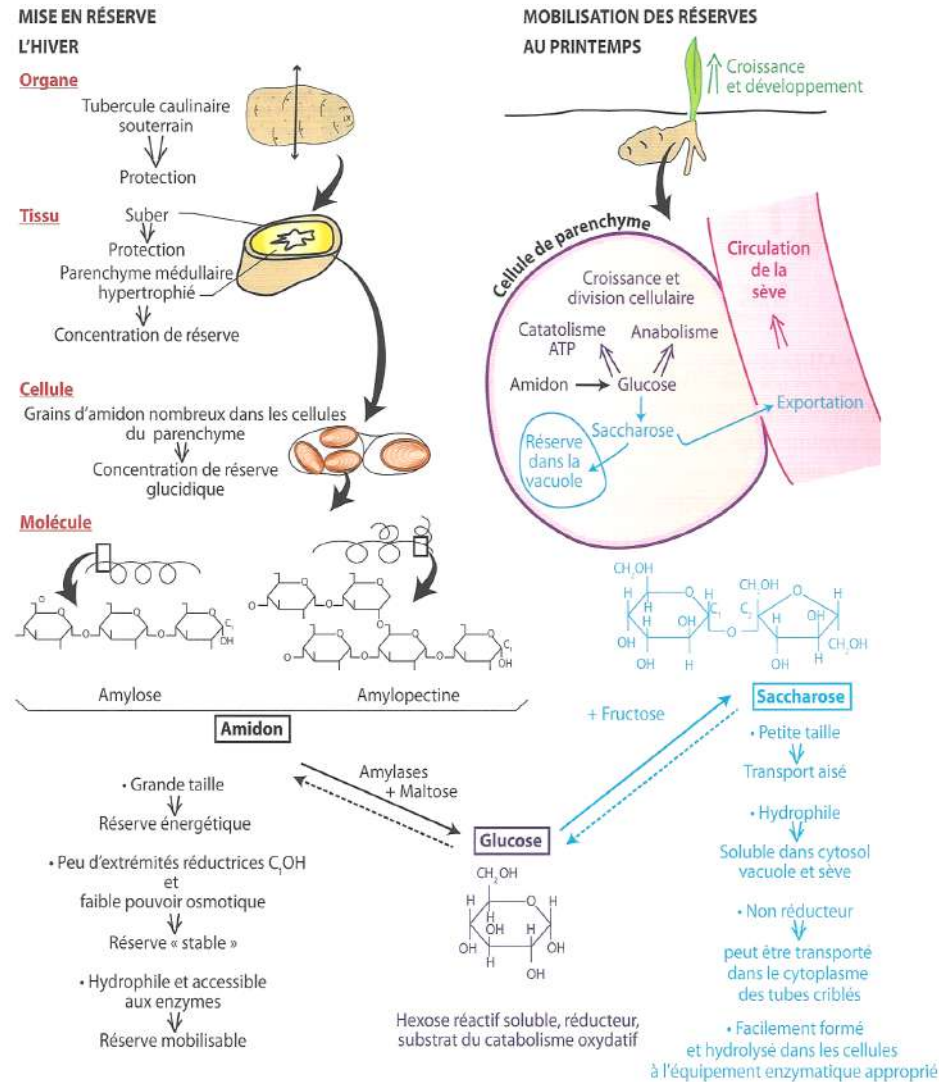
β. Une mobilisation des réserves dont les hydrolysats passent par le phloème

- Lors de la reprise de la vie active, la **circulation des hydrolysats de réserves** issus du **tubercule** vers les **jeunes parties vertes** à la **reprise de la vie active** s'effectue également, quoique de **manière ascendante** cette fois, par la **sève élaborée** (figures 70-71).

Attention, la **circulation de la sève élaborée** n'est **pas toujours** « descendante » ! Elle est **polarisée des organes-sources vers les organes-puts**. ... Ici, les **organes-sources** à ce stade de l'année, ce sont les **tubercules** !



▲ FIGURE 71. Une vision plus complète des variations saisonnières des corrélations trophiques chez la Pomme de terre et la transition source-puts. D'après PEYCRU et al. (2014). Même si c'est la **partie haute** du schéma qui nous intéresse **ici**, voilà un beau **schéma de synthèse**. On notera bien la **transition source-puts** en cours de belle saison.



▲ FIGURE 72. Une vue d'ensemble sur les réserves saisonnières. D'après DAUTEL et al. (2021). On notera bien la transition source-puits en cours de belle saison.

IV. La diazotrophie chez les Fabacées

- On s'intéresse ici à une **symbiose** déjà évoquée dans le **cours sur les Fabacées**.
- Pour les auteurs francophones, la **symbiose** désigne un **mutualisme** (*interaction réciproquement profitable entre êtres vivants*) **durable** entre deux espèces qui **généralement associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction**. C'est le sens **retenu dans ce cours**. On discutera cette définition dans le **cours sur les écosystèmes**.

Capacité exigible

✓ En prenant appui sur des coupes de nodosité, **présenter** l'organisation fonctionnelle de celle-ci.

A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie

- La **diazotrophie** (*alimentation azotée à partir de diazote atmosphérique*) chez les Fabacées est permise par une **symbiose** entre des **Eubactéries** jadis regroupées sous le genre « *Rhizobium* » (mais il semblerait que ce groupe soit en réalité **polyphylétique** et comprennent **plusieurs genres non immédiatement apparentés**) et les **Fabacées** :
 - Les **Fabacées** récupèrent ainsi des **acides aminés** où l'azote a été **fixé** à partir de **N₂ atmosphérique**.
 - Les **Bactéries** récupèrent **15 à 30 %** des **assimilats photosynthétiques** de la plante qu'elles utilisent dans leur **métabolisme**.

Cette association est donc une **entrée possible dans le cycle de l'azote** qui, bien que non explicitement au programme, a déjà fait l'objet de questions au concours (**encadré G**). On appelle **cycle de matière** la **représentation cyclique du devenir et des transformations d'un élément chimique au sein d'un écosystème ou de la biosphère**.

- Il est à noter que l'association Fabacées-Rhizobium n'est **pas la seule symbiose diazotrophe existante** (**encadré H**).

Encadré G Le cycle de l'azote

Anticipation sur la **deuxième année**

Importance du degré d'oxydation

- Les **réactions impliquées** dans le cycle de l'azote sont **majoritairement des réactions d'oxydo-réduction** (**figure b**) qui modifient le **degré d'oxydation** (= **nombre d'oxydation**) (**tableau 1**).

Composé	Niveau d'oxydation
N organique (R-NH ₂)	-3
Ammoniac (NH ₃)	-3
Azote gazeux (N ₂)	0
Oxyde nitreux (N ₂ O)	+1 (moyenne par N)
Oxyde d'azote (NO)	+2
Nitrite (NO ₂ ⁻)	+3
Dioxyde d'azote (NO ₂)	+4
Nitrate (NO ₃ ⁻)	+5

TABLEAU 1. **Principaux composés du cycle de l'azote**. D'après MADIGAN & MARTINKO (2007).

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Les **photosynthétats** produits dans les **organes sources** sont **distribués** dans les **organes puits** via la **sève élaborée**.
- ✓ Les **organes de réserve** sont des **organes puits/sources** qui **accumulent la matière organique**. Les **réserves** sont **accumulées/mobilisées** avec une **périodicité** variable, **quotidienne** et/ou **saisonnière**.

Transferts et réservoirs du cycle de l'azote

➤ Dans un cycle de matière, les **réservoirs** sont les « **compartiments** » de **stockage des différentes formes de l'élément chimique étudié (y compris les êtres vivants)** ; le cycle inclut en outre les **flux** ou **transferts** qui existent **entre ces réservoirs** (figures a-b). On notera le rôle central des **êtres vivants**, particulièrement des **Bactéries**. On notera que la **figure a** inclut l'impact des **activités humaines** ou encore des **processus géologiques** (volcanisme) ou **météorologiques** (foudre).

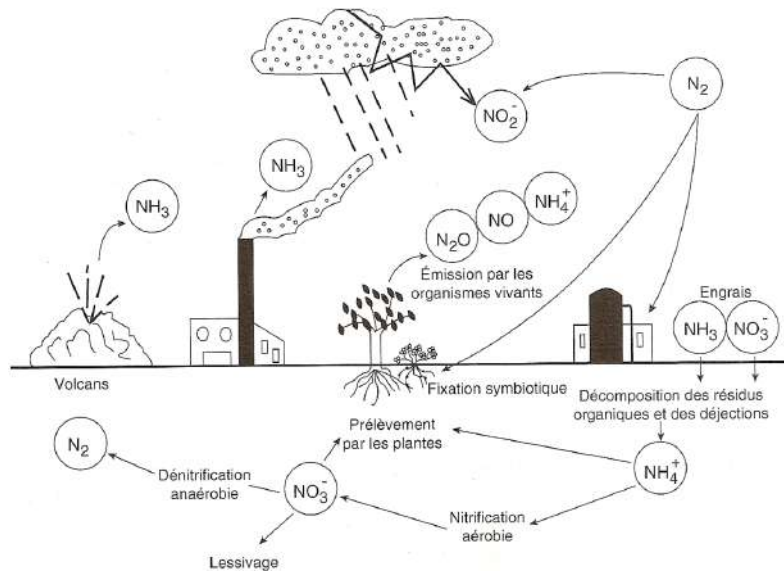


FIGURE a. **Cycle de l'azote**. D'après MOROT-GAUDRY (1997).

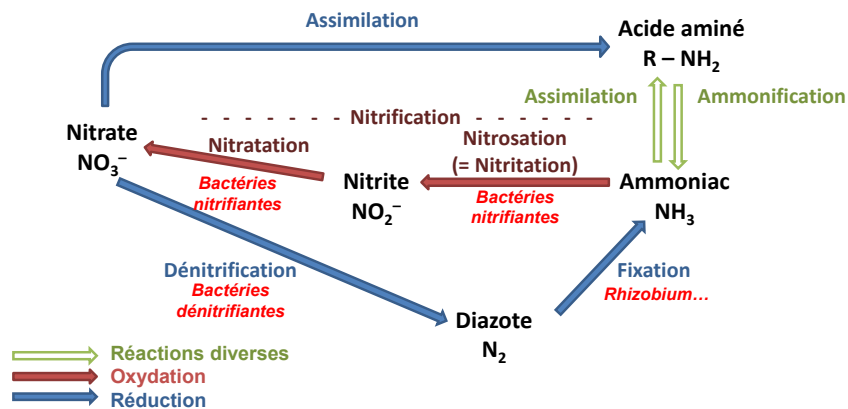


FIGURE b. **Cycle de l'azote simplifié**. Original.

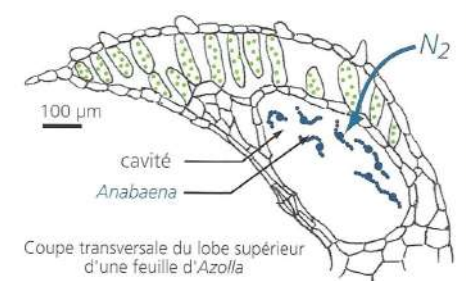
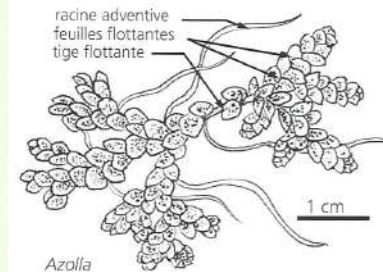
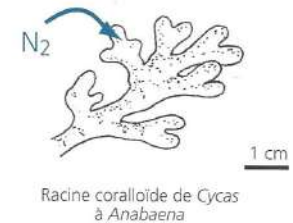
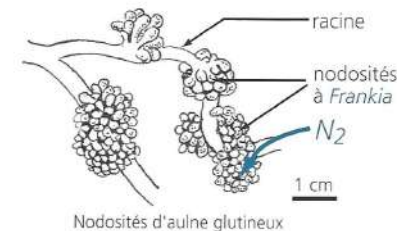
Encadré H D'autres symbioses fixatrices de diazote

(Au-delà du programme : pour information – d'après MEYER et al. 2008)

D'AUTRES VÉGÉTAUX QUE LES LÉGUMINEUSES VIVENT EN SYMBIOSE AVEC DES MICRO-ORGANISMES FIXATEURS DE N₂

L'aulne (*Alnus* sp., Bétulacées), commun au bord des rivières, la dryade (*Dryas octopetala*, Rosacées) de haute montagne, le Myrica (*Myrica gale*, Myrtacées) des marécages, les Casuarinas (*Casuarina* sp., Casuarinacées) des zones intertropicales sont des exemples de dicotylédones ligneuses dont les racines présentent des nodosités à *Frankia*, une bactérie Gram+, du groupe des Actinomycètes qui fixe N₂. Cette symbiose leur permet de vivre en situation pionnière sur des sols pauvres en azote. D'autres végétaux, en symbiose avec des cyanobactéries fixant N₂, ne forment pas de nodosités.

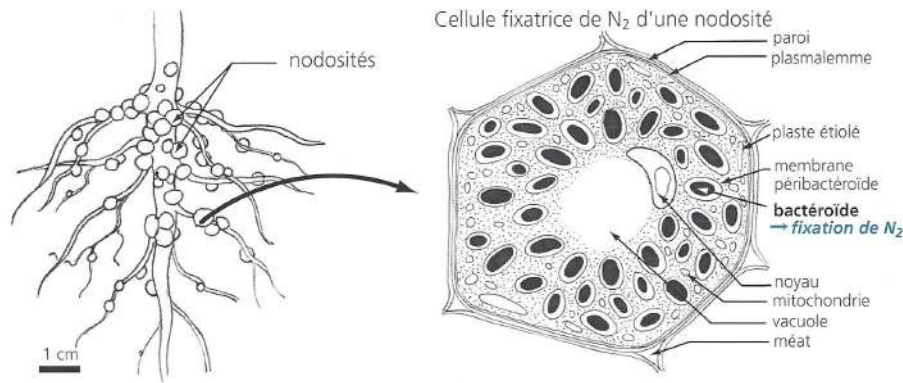
C'est le cas de *Gunnera* (Eudicotylédones, Rosales), des cycas (Cycadophytes) aux racines à l'aspect de corail dont le gravitropisme négatif les fait croître vers la surface du sol, et d'une fougère aquatique, *Azolla* (Filicophytes, Salviniales). Les minuscules feuilles flottantes d'*Azolla* abritent une cyanobactérie (*Anabaena*) qui peut fixer jusqu'à 150 kg d'azote ha⁻¹.an⁻¹. Originnaire d'Amérique tropicale, elle a été introduite en Asie pour améliorer les rizières inondées. Lorsqu'elle meurt, sa décomposition enrichit le sol en azote. *Azolla* est un engrais vert. Certains lichens (*Collema*, *Peltigera*), certaines hépatiques (*Blasia*) et les anthocérotes vivent aussi en symbiose avec des cyanobactéries fixatrices de N₂ qui logent dans leur thalle plaqué sur le sol.



B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires

1. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]

- Les **nodosités** (= **nodules**) (figure 73) sont des **protubérances ovoïdes situées au niveau des racines** des Fabacées. Elles comprennent des **cellules infectées de bactéries *Rhizobium*** qui prennent, dans ce cadre, le nom de **bactéroïdes**. Ces bactéroïdes sont entourés d'un **espace péribactéroïdien** limité par une **membrane péribactéroïde** (figure 73). L'ensemble **bactéroïde-espace péribactéroïdien-membrane péribactéroïde** est parfois appelé un **symbiosome**.



nodosités à *Rhizobium* de racines de Fabacées et détail d'une cellule infectée, comportant des bactéroïdes fixateurs de N_2

Selon les espèces, la membrane péribactéroïde renferme un (luzerne, trèfle) ou plusieurs (haricot, glycine) bactéroïdes. Il est possible d'observer les bactéroïdes au microscope optique en frottant une nodosité sur une lame en présence de colorant (encre de Chine). Ils ont des formes variables selon les espèces (forme ronde, en L ou en Y).

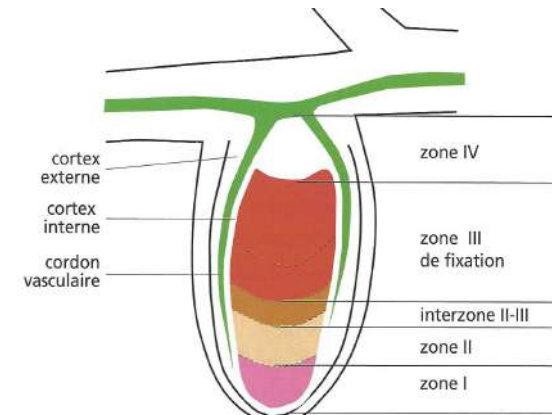
▲ FIGURE 76. **Nodosités**. D'après MEYER *et al.* (2008).

Sur une coupe longitudinale le nodule à croissance indéterminée présente, à partir de l'apex, un méristème apical (zone I), une zone de différenciation, ou zone de préfixation (zone II), où les bactéries sont libérées dans les cellules de la plante. Les bactéries libérées dans la cellule ont une morphologie et une physiologie nouvelle, on les appelle des bactéroïdes. Les *Rhizobium* sont acheminés dans les cellules végétales au travers d'un cordon d'infection qui se ramifie. Chaque bactérie déversée dans la cellule par un processus d'endocytose est entourée d'une membrane péribactéroïde, qui dérive de la membrane cytoplasmique de la cellule-hôte. Une nouvelle unité fonctionnelle est réalisée, le symbiosome, qui comprend le bactéroïde, l'espace péribactéroïdien, et la membrane péribactéroïde. Dans la zone II-III, les bactéroïdes montrent une structure modifiée et les cellules végétales accumulent des amyloplastes. La fixation optimale de l'azote a lieu dans la zone III, tandis qu'au niveau de la zone IV, ou zone de sénescence, les cellules végétales ne sont plus fonctionnelles et les bactéroïdes sont lysés.

D'après DUHOIX & NICOLE (2004).

- Les **nodosités** (figure 74) présentent une **zonation**. On se limite ici à l'exemple d'un **nodule indéterminé** (il existe aussi des nodules déterminés avec une organisation un peu différente – voir encadré 1). Les **cellules infectées** se situent au **centre de la structure (moelle)** (alors que la **partie corticale** de la structure présente surtout

des **tissus non infectés** : **rhizoderme**, du **parenchyme cortical** et des **tissus conducteurs**, ces derniers s'organisant en **cordons vasculaires**).



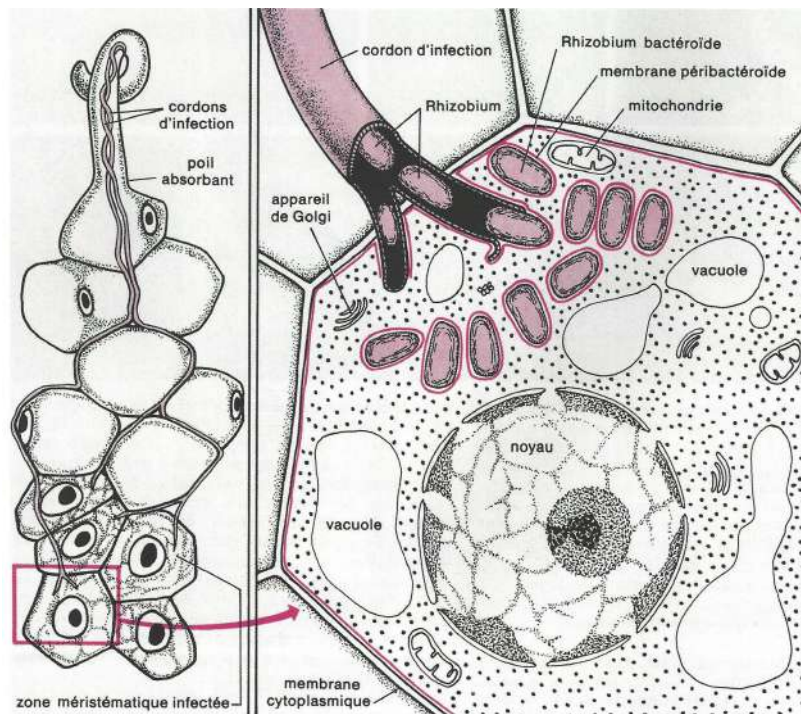
▲ FIGURE 74. **Zonation des nodosités**. D'après DUHOIX & NICOLE (2004).

- La **partie centrale** s'organise typiquement en quatre zones (figure 74) :
Voir absolument le TP SV B à ce sujet
 - Zone I : méristème apical nodulaire** (comprend des **cellules méristématiques généralement sans bactéroïdes qui permettent la multiplication des cellules et la croissance du nodule**).
 - Zone II : zone d'accroissement cellulaire et de différenciation** où **les cellules toujours de type méristématique commencent à s'allonger et sont infectées par des bactéroïdes**.

Pendant toute la durée de fonctionnement d'une nodosité, les *Rhizobium* pénètrent jusqu'à la zone II au moyen d'un **cordon d'infection** (figure 75) mis en place par les Bactéries lors de genèse de la nodosité et qui **reste fonctionnel** pendant toute la durée de vie du nodule.

Entre les zones II et III, on note la présence d'une **interzone II-III** où les **bactéroïdes** présentent une **structure modifiée** et où les cellules **végétales produisent des amyloplastes** en quantité importante.

- Zone III : zone de fixation optimale du diazote atmosphérique**. Les **bactéroïdes** sont en place et le **symbiosome** est fonctionnel.
- Zone IV : zone de sénescence où il y a lyse des bactéroïdes**, ce qui rend les cellules végétales incapables de diazotrophie.



Stades du processus d'endocytose des bactéries (d'après Dommergues et coll., 1985).

▲ **FIGURE 75. Fonctionnement du cordon d'infection.**
On notera que la **membrane pér bactéroïde** est issue de la **membrane d'endocytose du bactéroïde**.
D'après DUHOX & NICOLE (2004).

2. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]

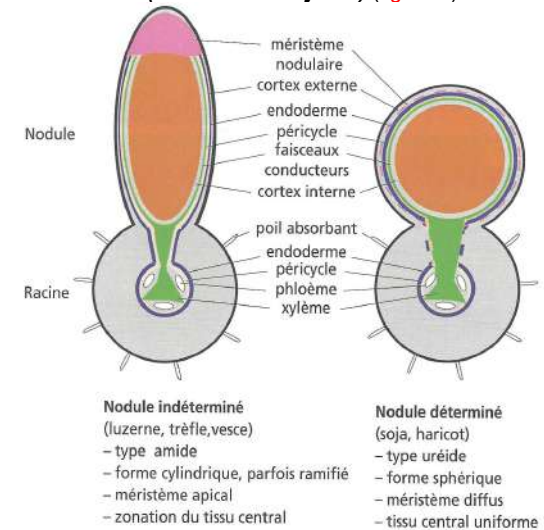
On distingue classiquement **deux types de nodosités** (encadré I) :

- Les **nodosités à croissance indéterminée** où **l'activité méristématique se maintient tout au long du fonctionnement du nodule**. De nouvelles cellules apicales sont continuellement infectées. Cela résulte en une **forme plutôt cylindrique** de la nodosité. Ces nodosités sont surtout connues chez les **Fabacées** des **zones tempérées**.
Le cours et le TP traitent de ce type de nodosités.
- Les **nodosités à croissance déterminée** où **l'activité méristématique cesse tôt**. Les **cellules infectées** engendrent d'autres cellules infectées en se divisant et la nodosité en grandissant par expansion acquiert une **forme sphérique**. Ce type de nodosité existe surtout chez les **Fabacées** originaires des **zones tropicales** (cas du Soja et du Haricot).

Encadré I Pour information : nodules indéterminés et déterminés

(Au-delà du programme : pour information – d'après DUHOX & NICOLE, 2004)

➤ Les **nodosités** que nous avons étudiées jusqu'ici sont des **nodules indéterminés** caractérisés par un **méristème nodulaire en position apicale du nodule** et une **différenciation basipète, la nodosité perdurant toute une saison**. Il existe aussi des **nodules déterminés** caractérisés par un **méristème nodulaire dispersé** dans toute la partie périphérique du nodule, une forme plutôt sphérique et un fonctionnement souvent court (une dizaine de jours) (figure a).

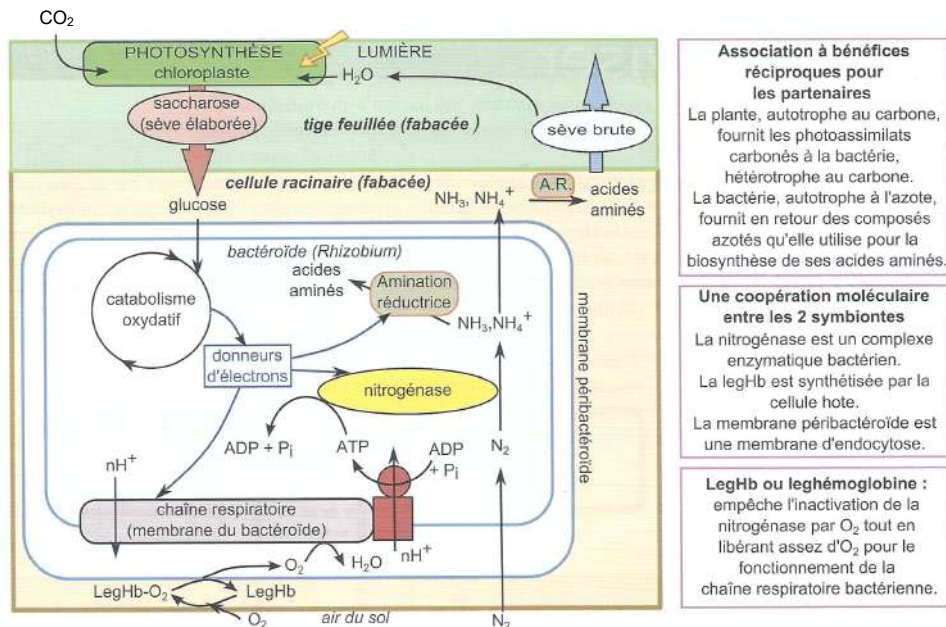


Les deux grands types de nodules. C'est la plante-hôte, et non pas la bactérie, qui est à l'origine du type de nodule. Dans le nodule de type indéterminé, le méristème apical donne naissance à toute la structure du nodule de manière basipète. Ces nodules sont parfois ramifiés. Dans le nodule de type déterminé, le méristème a une durée de vie limitée à une dizaine de jours et le nodule est plus ou moins sphérique.

FIGURE a. Nodules indéterminés et déterminés. D'après DUHOX & NICOLE (2004).

3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux

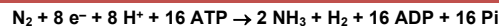
- Il s'agit ici de montrer que la **nodosité** présente un **fonctionnement mutuellement profitable** aux **deux protagonistes** de l'interaction en explicitant son **fonctionnement**.
- Pour une vue d'ensemble : construire une figure synthétique avec les étudiants (figure 76).



▲ FIGURE 76. **Fonctionnement d'une nodosité.** D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021)

a. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires

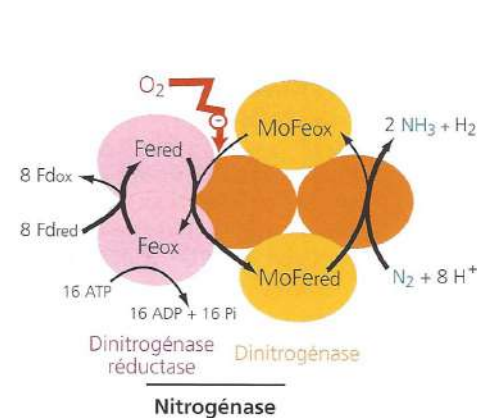
- Naturellement, à l'état libre, les « *Rhizobium* » sont des Bactéries souvent flagellées du sol qui ne réalisent généralement pas la diazotrophie mais, en association au sein de la plante, ces Bactéries perdent leur mobilité et présentent une autotrophie à l'azote (capacité d'assimiler l'azote minéral, ici le N₂) tout en demeurant hétérotrophes au carbone (incapacité d'assimiler le carbone minéral).
- Le processus de fixation du N₂ est un processus endergonique consommateur d'ATP qui a lieu dans le nodule au sein des seuls bactéroïdes selon la réaction :



- Cette réaction est une réduction (= il y a gain d'électrons lors de la réaction). Elle est catalysée par un complexe enzymatique, la nitrogénase (figure 76) (encadré J). L'ATP, les électrons et les protons sont fournis par la respiration du bactéroïde.
- L'ammoniac produit (NH₃) – ou plutôt sa forme ionisée, l'ammonium (NH₄⁺) – est alors :
 - Pour une partie, directement utilisé par le bactéroïde dans la synthèse d'acides aminés propres (parfois ensuite transférés à la plante).
 - Pour une autre partie, exporté vers la cellule végétale qui peut alors produire ses propres acides aminés ; le système enzymatique GS-GOGAT intervient.

Encadré J La nitrogénase, un complexe enzymatique

(Pour information ? D'après MEYER *et al.*, 2008)



réaction d'oxydo-réduction assurée par la nitrogénase
La nitrogénase est un complexe protéique bactérien formé de deux métalloprotéines : la protéine à fer, appelée dinitrogénase réductase (dimère d'environ 60 kDa) et la protéine à molybdène-fer, appelée dinitrogénase (tétramère d'environ 220 kDa). Chacune est liée à des atomes de fer par l'intermédiaire de leur cystéine, ce qui constitue des centres fer-soufre. La dinitrogénase réductase en comporte quatre et la dinitrogénase, un nombre variable, dont deux sont liés à du molybdène. Les atomes de fer sont impliqués dans les transferts d'électrons. Dans un cycle de fonctionnement, la dinitrogénase réductase accepte les électrons de la ferrédoxine (Fd) et lie deux molécules d'ATP. Elle cède ses électrons à la dinitrogénase. L'hydrolyse de l'ATP lui permet de retourner à une conformation oxydée prête à accepter de nouveaux électrons de la ferrédoxine. Huit cycles sont nécessaires pour que la dinitrogénase réduise N₂ en NH₃ et H⁺ en H₂. La dinitrogénase est inhibée par l'O₂ (d'après Buchanan *et al.*, 2000).

b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée

- La nitrogénase est très sensible à la concentration en dioxygène qui peut inhiber fortement son activité voire l'altérer irrémédiablement.
- Une faible pression partielle en dioxygène est assurée dans le bactéroïde grâce à trois niveaux de protection :
 - Le cortex interne du nodule est souvent protégé par une couche de sclérenchyme qui limite les échanges gazeux.
 - La respiration bactérienne est rapide : le dioxygène parvenant au bactéroïde est préférentiellement fixé par la chaîne respiratoire plutôt que la nitrogénase.
 - Les cellules végétales contenant des bactéroïdes expriment en forte quantité une protéine de structure quaternaire fixatrice de dioxygène : la leghémoglobine (LegHb) (figure 76). Cette protéine, qui possède un hème (cofacteur contenant un ion métallique pouvant fixer un gaz diatomique au centre d'un ensemble organique de plusieurs cycles appelé porphyrine) semblable à celui de l'hémoglobine animale, se trouve exprimée dans le cytosol : elle libère une quantité de dioxygène permettant la respiration des *Rhizobium* tout en interdisant les pressions partielles en dioxygène toxiques pour la nitrogénase.

c. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée

- Les photoassimilats carbonés sont issus de la photosynthèse qui a lieu dans les parties aériennes chlorophylliennes (particulièrement les feuilles) de la plante. Ces composés, essentiellement du saccharose, arrivent aux cellules racinaires par la sève élaborée.

- Là, ce saccharose est **utilisé essentiellement dans la production de glucose transférable aux bactéroïdes** (figure 76) qui peuvent aussi utiliser d'autres composés du métabolisme tels que des acides organiques (succinate, malate...) (figure 76).

C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire

1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]

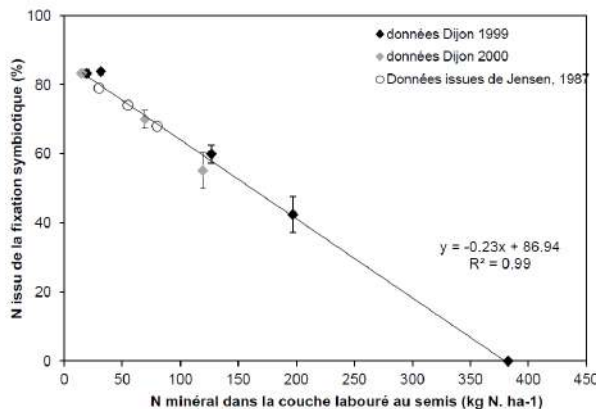
- De nombreuses études montrent clairement que l'importance de la **nodulation** est une **fonction décroissante de la disponibilité en nitrates du milieu** (figure 77). Les Fabacées suscitent la **mise en place des nodosités** en cas de **faible présence de ressources azotées** du sol.

Point agronomie

- En agriculture, les **jachères à Fabacées** permettent ainsi de ré-enrichir un sol en azote.
- Un **ensemencement artificiel** par des Bactéries est possible dans les cultures de **Fabacées**.

Le **diazote atmosphérique** compose **78 % de l'air atmosphérique** (et donc de l'air du sol) : il s'agit donc d'une **ressource hautement disponible**.

- Notons qu'il existe généralement une **spécificité entre espèces de Bactéries et espèces de Fabacées**.

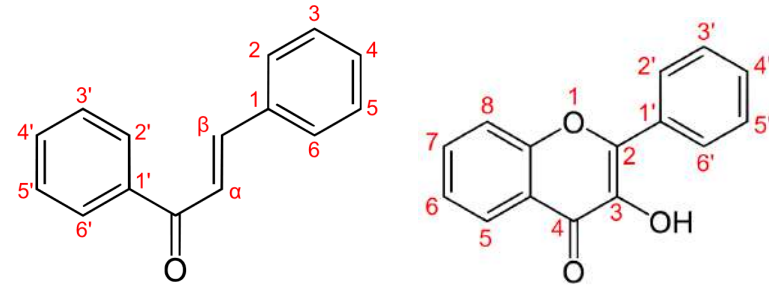


Contribution de la fixation symbiotique à l'acquisition totale d'azote par le peuplement sur la totalité du cycle de la plante, en fonction de la disponibilité en azote minéral (nitrates + ammonium) dans la couche labourée mesurée au semis (Expérimentation au champ INRA Dijon). Modifié d'après Voisin et al., 2002b.

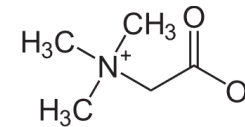
▲ FIGURE 77. **Effet de la disponibilité en azote minéral du sol sur la quantité d'azote fixé par les nodosités chez les Fabacées.** D'après VOISIN et al. (2004).

2. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales

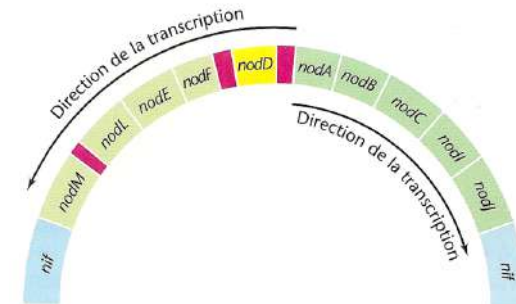
- En cas de faible disponibilité en azote minéral dans le sol, les Fabacées produisent et excrètent des **substances inductrices** de la **symbiose** : des **flavonoïdes** (composés aromatiques pigmentaires à deux ou trois cycles organiques) (figure 78) ou des **bétaïnes** (exemple : triméthylglycine TMD – figure 79).



▲ FIGURE 78. **Deux exemples de flavonoïdes** (pour information). D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).



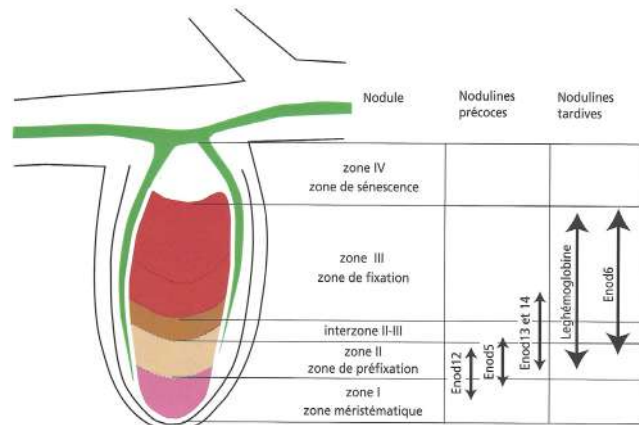
▲ FIGURE 79. **La TMD, une bétaine** (pour information). D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).



Les gènes nod. Organisation des gènes *nod* sur le plasmide Sym de *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae*, espèce nodulatrice des pois. Le produit de *nodD* contrôle la transcription des autres gènes *nod*. Les boîtes *nod* sont surlignées en rouge et les flèches indiquent la direction de la transcription des gènes *nod*. Les gènes *nif* codent des protéines impliquées dans la fixation de l'azote.

▲ FIGURE 80. **Organisation des gènes Nod** (pour information). D'après MADIGAN & MARTINKO (2007). Les gènes *nif* codent les polypeptides de la nitrogénase.

Au cours de cette symbiose, le programme génétique de la plante-hôte est considérablement modifié. Des approches moléculaires complémentaires (Northern blot, hybridation *in situ*, et expression fonctionnelle de promoteurs) ont permis d'identifier plusieurs gènes de la plante-hôte s'exprimant principalement dans les nodules (nodulines). La localisation de l'ARNm de ces gènes au cours de la formation du nodule a permis de « cartographier » les différentes zones de différenciation du nodule. On recherche activement la régulation et la fonction des gènes impliqués.



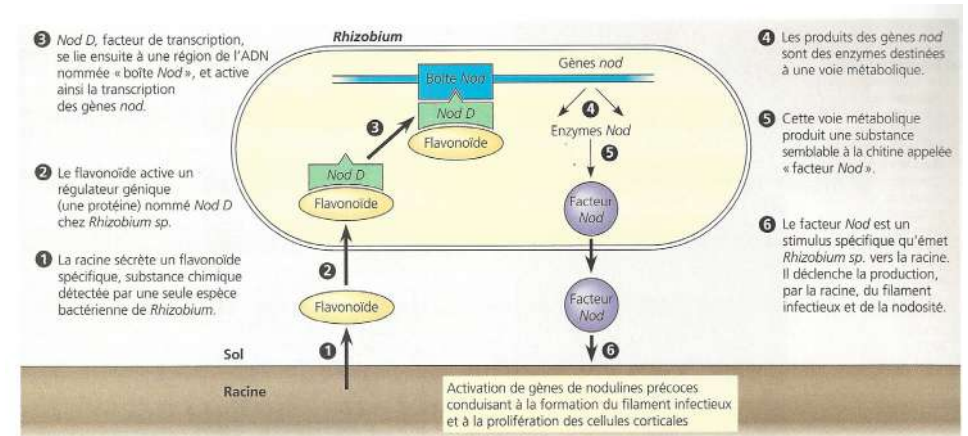
Localisation histochemique de quelques protéines exprimées dans le nodule (nodulines) des légumineuses. On distingue des nodulines précoces comme Enod12 et des nodulines tardives comme la légHémoglobine.

▲ FIGURE 81. Dialogue moléculaire entre Fabacée et *Rhizobium* montrant la répartition des facteurs Nod (pour information). D'après DUHOX & NICOLE (2004).

- En réponse à la présence de ces substances dans le sol, les bactéries *Rhizobium* sont attirées et se déplacent vers les racines de Fabacées : on peut parler de **chimiotactisme positif**. Les facteurs végétaux déclenchent une **modification de l'expression génétique bactérienne** en activant des **gènes Nod** organisés en **opéron** sur un **plasmide** (figure 80) sous la dépendance de **protéines régulatrices** produites par le **gène NodD** qui induisent l'expression des **autres gènes Nod**, ce qui aboutit à la production de **protéines Nod** responsables de la synthèse de **substances lipo-oligosaccharides** nommées **facteurs Nod** (figure 82).

Convention d'écriture : nom des gènes en italique, nom des protéines en caractères normaux.

- Les **facteurs Nod** induisent à leur tour une **modification de l'expression génétique de la plante** : des **protéines impliquées dans la mise en place et dans le fonctionnement de la symbiose** nommées **nodulines** sont alors produites, sans que le rôle de ces nodulines ne soit forcément toujours clairement identifié. On peut distinguer des **nodulines précoces produites lors de la mise en place de la symbiose** et des **nodulines tardives produites lors du fonctionnement de la symbiose**. L'expression des nodulines est fonction de la **zone de la nodosité** considérée (figure 81).



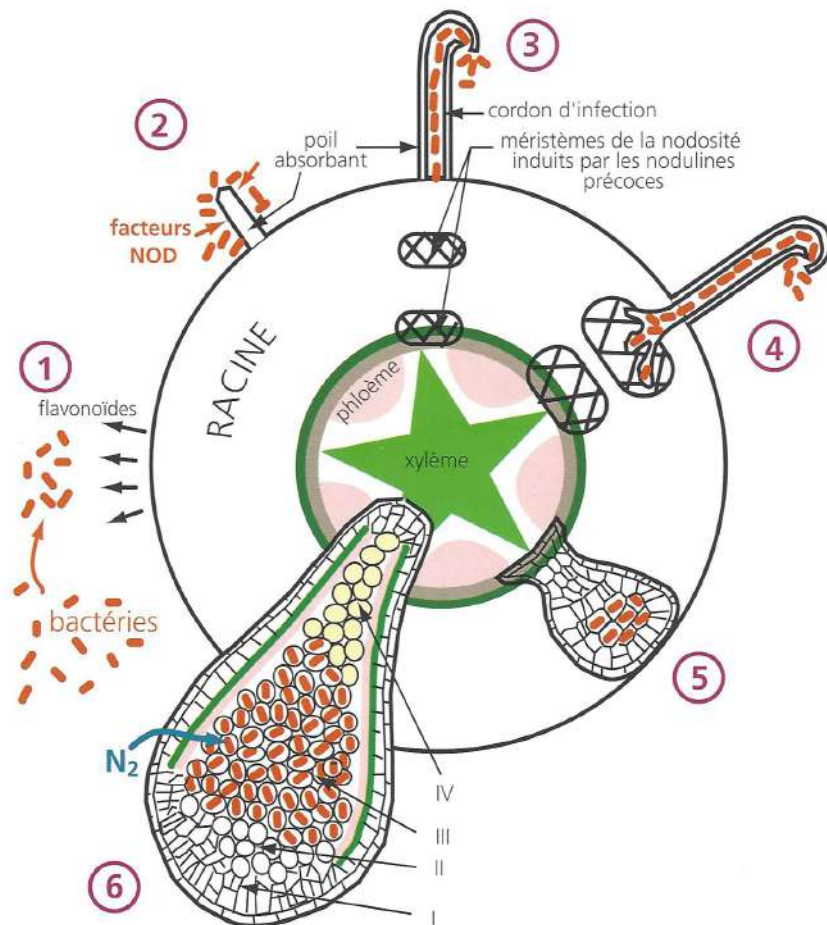
▲ FIGURE 82. Dialogue moléculaire entre Fabacée et *Rhizobium*. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation

- On peut appeler **nodulation** l'ensemble des processus qui permettent l'**édification de la nodosité** (figures 83-84, encadré F). Au sens le plus large, cela inclut le **dialogue moléculaire précoce** dont nous venons de parler.
- Les processus importants de la nodulation peuvent être résumés comme suit :
 - 1. Attraction chimique** des Bactéries par des **flavonoïdes** (ou des **bétaines**) produits par la plante.
 - 2. Réponse de la Bactérie : rapprochement du poil absorbant** (à l'aide de mouvements de **flagelle**), mise en place d'**interactions de reconnaissance** (impliquant des protéines des deux partenaires) et production de **facteurs Nod** (qui eux-mêmes induisent la **production de nodulines précoces** par la plante).
 - 3. Mise en place du cordon d'infection** [essentiellement produit par la plante : composition polysaccharidique, présence de mucilages au-dedans].
 - 3 bis.** Dans le même temps : **Formation**, au niveau principalement du **péricycle** mais aussi de **parenchyme cortical** proche, d'un **primordium nodulaire** : par **dédifférenciation des cellules péricycliques et parenchymateuses, des cellules méristématiques se forment et constituent l'ébauche du méristème nodulaire**.
 - 4. Croissance du cordon d'infection** jusqu'au niveau du nodule en cours de formation ; le cordon commence à y **déverser ses Bactéries**.
 - 5-6. Croissance de la nodosité** grâce à la **production de nouvelles cellules** par le méristème et **structuration de la nodosité** grâce à la **différenciation des tissus** et l'.

Notez que l'**infection continue pendant tout le temps de fonctionnement de la nodosité** et que le **cordon d'infection persiste**, contrairement à ce que de nombreux schémas peuvent laisser supposer.

L'idée d'une mise en place de la nodosité en **plusieurs méristèmes (3-4)** qui se réuniraient ensuite ne semble pas présente chez tous les auteurs. Pour DUHOX & NICOLE (2004), **un seul méristème constitue le méristème nodulaire** dès le départ : voir **encadré K**. Les clichés accréditent cette vision.



les principales étapes de l'établissement de la symbiose entre une Fabacée et un *Rhizobium*

1. attraction chimique, 2. adhésion et reconnaissance, 3. infection, 4. initialisation de la nodosité, 5. fusion des méristèmes de la nodosité, 6. différenciation de la nodosité. Les proportions ne sont pas respectées d'une étape à l'autre : le poil absorbant mesure quelques micromètres de long et la nodosité au stade 6, quelques millimètres de long. Les stades 3 et 4 durent environ deux jours. Les différentes régions de la nodosité différenciée au stade 6 sont généralement appelées zones I (zone méristématique), II (zone d'accroissement cellulaire et d'infection), III (fixation de N_2) et IV (senescence). Dans les nodosités persistantes, il y a maintien d'un cordon d'infection au voisinage du méristème (d'après Rolfe et Gresshoff, 1988).

▲ FIGURE 83. **La nodulation.** D'après MEYER *et al.* (2008).

Encadré K Une vision précise des mécanismes et étapes de la nodulation

(Pour information – d'après DUHOUX & NICOLE, 2004)

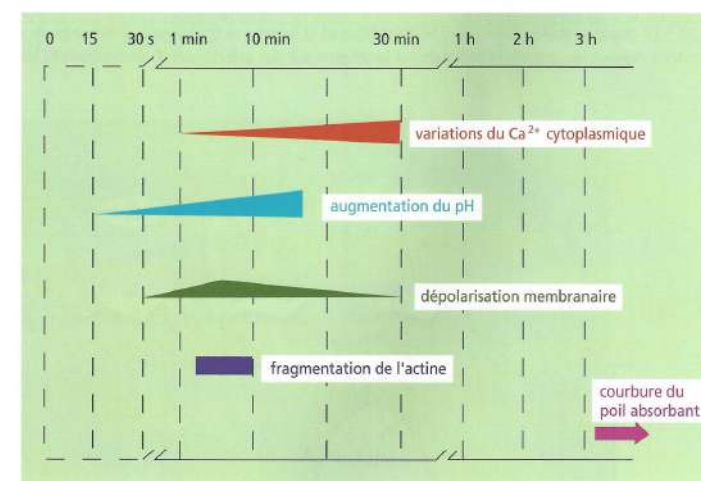
a) Modifications du poil absorbant

Chez la luzerne, dont les nodules sont de type indéterminé, l'infection a lieu par les jeunes poils absorbants de la racine. Dès la reconnaissance du *Rhizobium* spécifique acquise, des modifications structurales apparaissent dans les toutes premières heures de l'infection. Il s'agit de plusieurs paramètres cytophysiologiques du poil absorbant : dépolarisations membranaires, modifications de concentrations du Ca^{2+} intracellulaire, augmentation de pH et fragmentation de l'actine. Ces modifications concernent également les microtubules du cytosquelette des cellules du péricycle situées en face des pôles de protoxylème de la racine.

b) Initiation du primordium nodulaire

L'activation des cellules du péricycle est suivie également chez la luzerne d'une modification du cytosquelette des cellules corticales adjacentes. L'activation de ces cellules du cortex interne conduit à des divisions, anticlines puis périclines, et à l'édification progressive d'un méristème « nodulaire » qui sera à l'origine du futur nodule. Notons qu'à ce stade, les *Rhizobium* n'ont pas encore pénétré dans la racine.

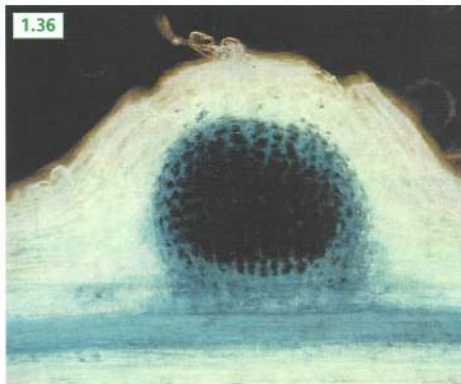
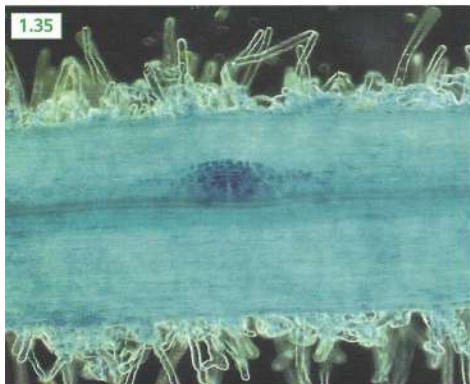
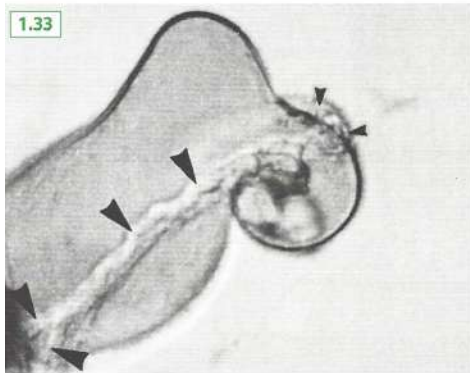
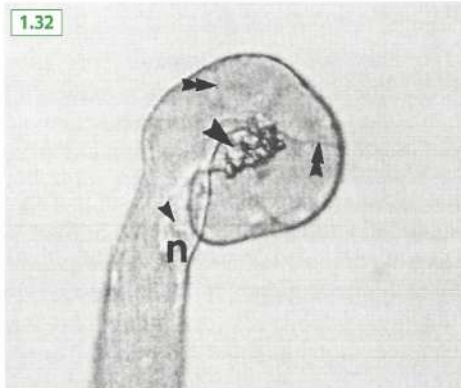
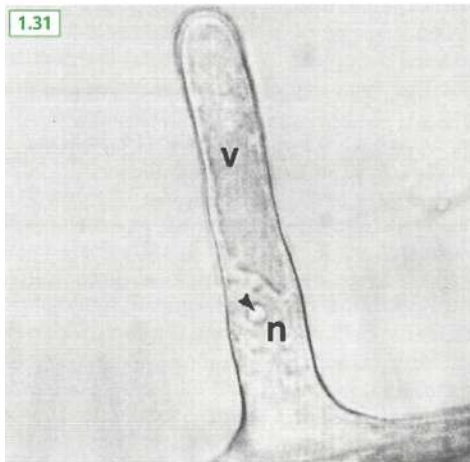
Modifications cytophysiologiques intervenant dans le poil absorbant en réponse à l'addition de facteurs Nod spécifiques dans le milieu (d'après Cardenas et coll., 2000, modifié).



figures 1.31 à 1.36 : étapes précoces de la nodulation de la luzerne (1.31, 1.32, 1.33 : Wood et Newcomb, 1989. 1.34 : Ardourel et coll., 1994. 1.35, 1.36 : Truchet et coll., 1989).

1.31 Poil absorbant de luzerne, non inoculé. n, noyau, v, vacuole ($\times 660$). 1.32 Poil absorbant en forme de crosse de berger, 8 heures après l'inoculation. n, noyau et son nucléole (petite flèche). Amas de bactéries rassemblées dans la boucle du poil absorbant (grande flèche), tractus cytoplasmiques (doubles flèches) ($\times 1\,800$). 1.33 Poil absorbant 11 heures après l'inoculation, avec un cordon d'infection (grandes flèches) ($\times 1\,750$). 1.34 Induction de cordons d'infection dans le cortex (flèche) et dans le primordium (astérisque) ($\times 200$). 1.35 Racine infectée, 3 jours après l'inoculation avec un primordium nodulaire en cours d'initiation ($\times 100$). 1.36 Racine infectée, 5 jours après l'inoculation avec un nodule en formation ($\times 80$).



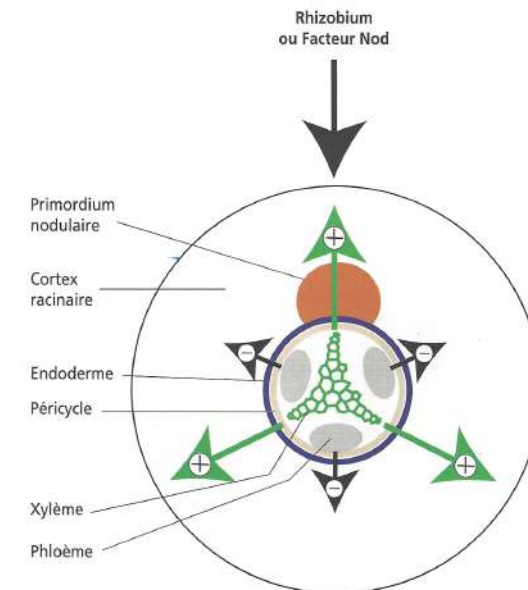


c) Formation du cordon d'infection

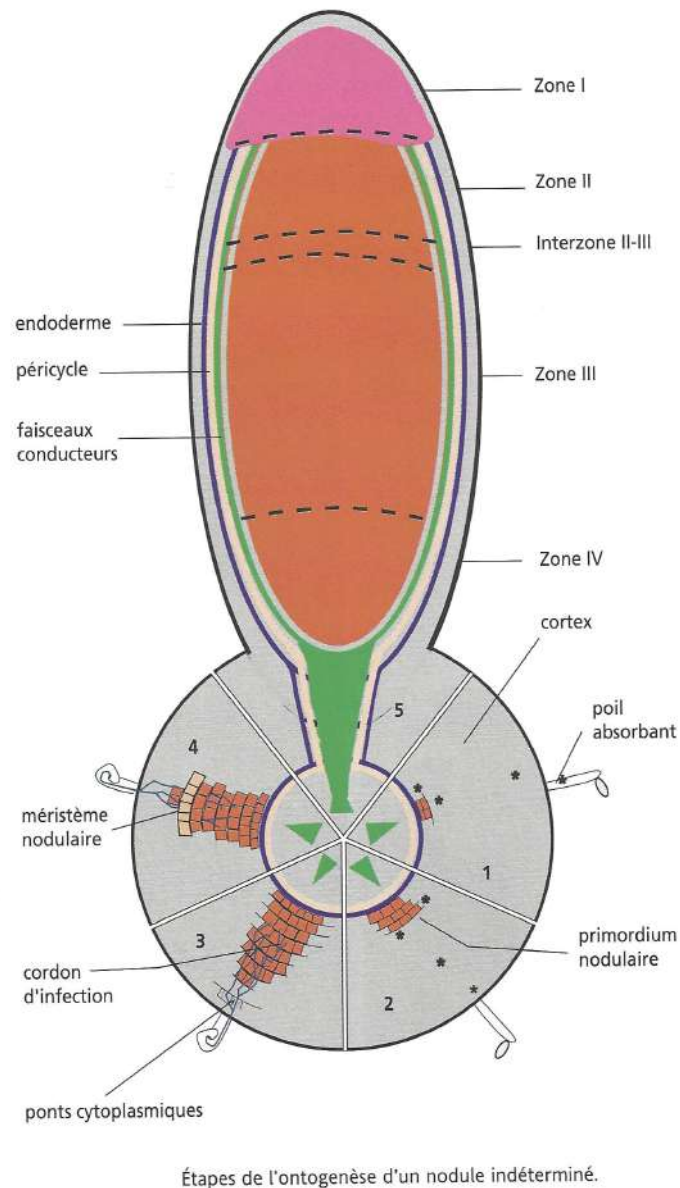
Certains des poils absorbants infectés se courbent et forment une « crosse de berger » à l'intérieur de laquelle les bactéries se multiplient. C'est également à cet endroit que la paroi du poil absorbant est lysée puis s'invagine pour former un cordon d'infection. Le cordon d'infection progresse dans le poil absorbant, « guidé » par le noyau de la cellule qui se déplace vers la base du poil, puis franchit les parois des cellules du cortex racinaire en direction du méristème nodulaire. On a identifié, dans le cortex externe de la racine, des cellules situées sous le lieu d'infection, qui présentent des ponts cytoplasmiques représentant des « guides » pour la progression du cordon d'infection. Le cordon d'infection poursuit sa progression en se ramifiant et déverse par endocytose les *Rhizobium* dans les cellules du méristème nodulaire.

d) Développement du nodule et régulation du nombre de nodules

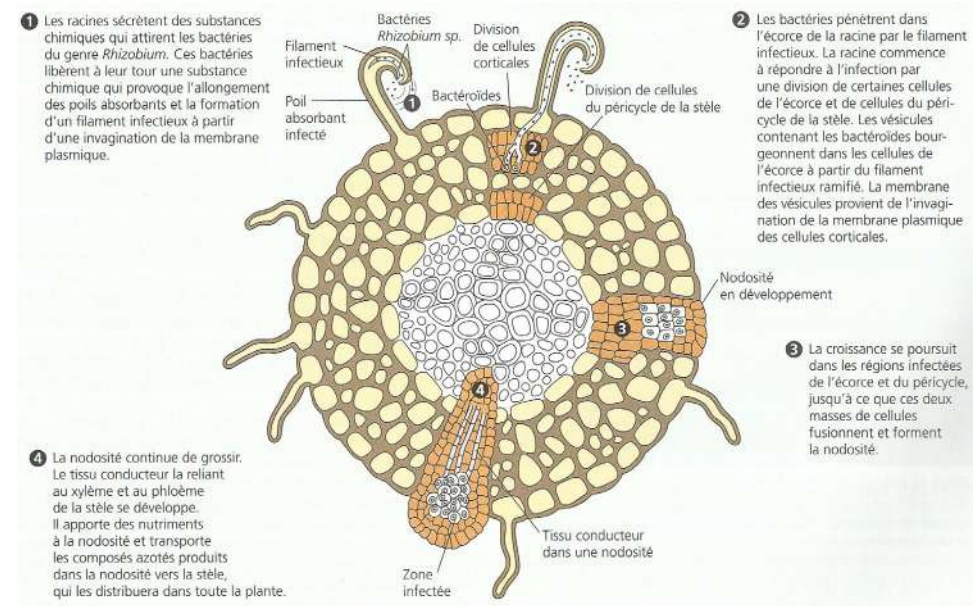
La différenciation cellulaire conduit à la formation d'un nodule avec des tissus vasculaires périphériques qui se raccordent à ceux de la racine et un tissu central nodulaire réparti en plusieurs zones fonctionnelles. Le nombre de nodules et leur masse sont contrôlés par la plante en fonction des conditions environnementales et de son état physiologique.



La position des premières divisions (primordium nodulaire) induites dans le cortex racinaire de la racine est déterminée. On considère qu'il existe une influence à la fois de l'origine spatiale de l'infection par le *Rhizobium* spécifique, et de la position des éléments conducteurs. Les pôles de protoxylème, par la voie de l'uridine, stimuleraient les divisions, tandis que les pôles de phloème, par la voie de l'éthylène, auraient un effet négatif.



• Figure 84 : autre illustration de la nodulation.

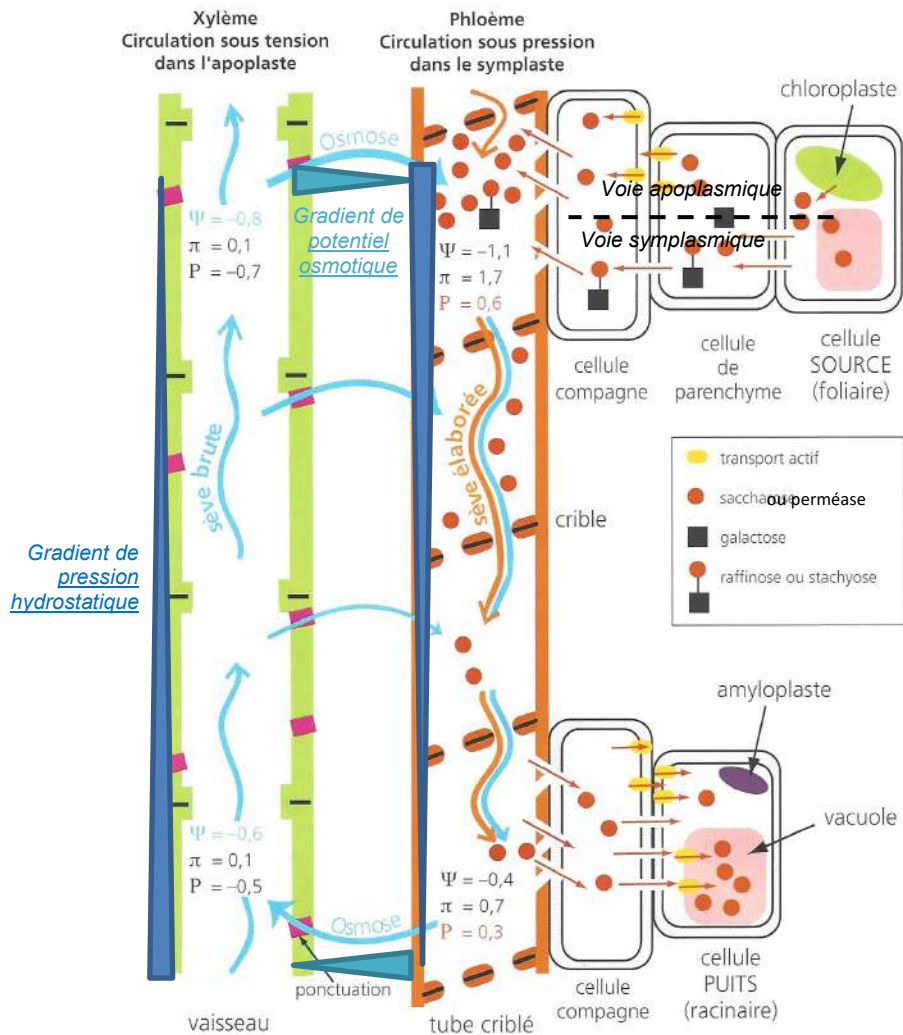


▲ FIGURE 84. La nodulation : vision simplifiée.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Au sein des **nodosités** développées dans l'**appareil racinaire** de **Fabacée**, des **bactéries symbiotiques** utilisant les **assimilats** de la plante sont capables d'utiliser le **diazote** et de le **réduire** en **ammonium**. Les **cellules racinaires** contenant les **bactéroïdes** produisent des **molécules organiques azotées** exportées dans le **xylème**.
- ✓ La **formation de nodosités** dépend de la **fertilité du sol**.

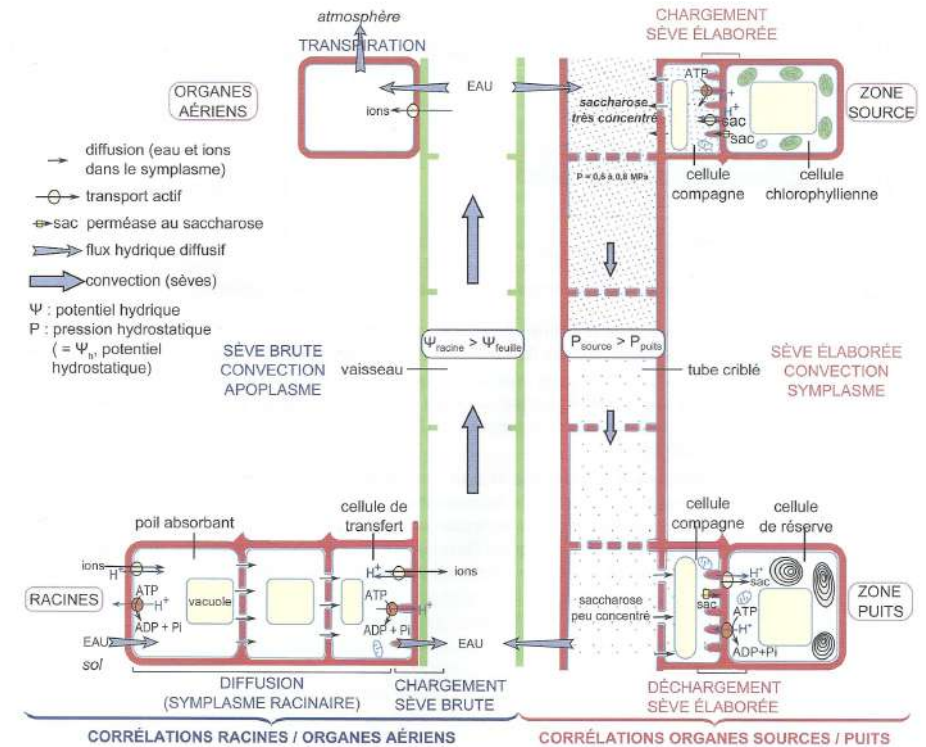
Bilans



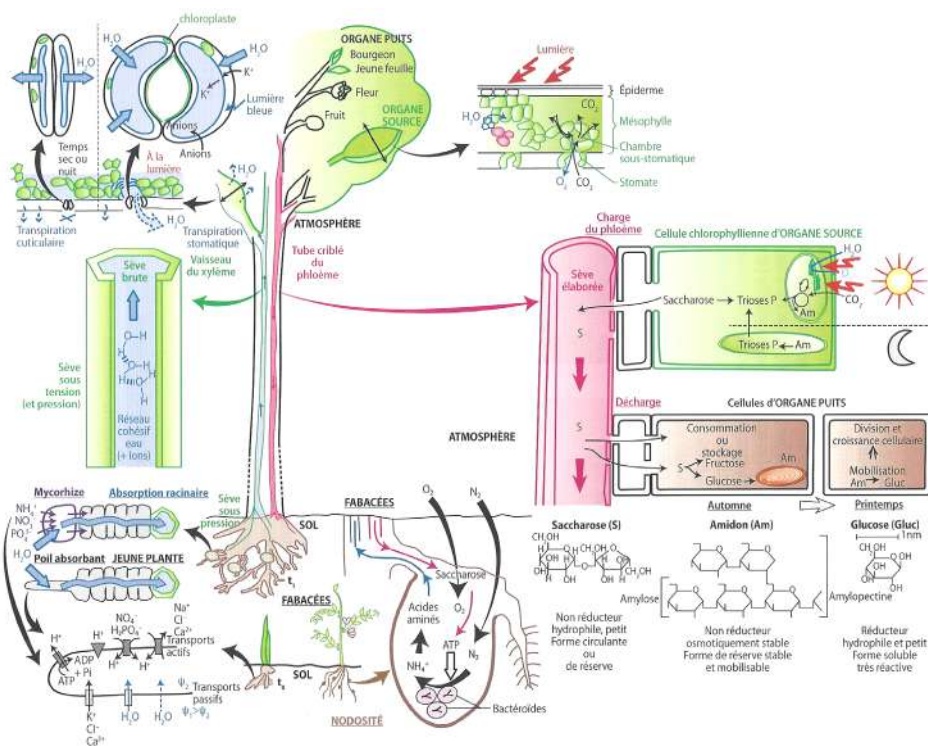
hypothèse de circulation de la sève élaborée selon Münch, processus de chargement et déchargement du phloème

Des ordres de grandeur de potentiel hydrique (Ψ), de pression osmotique (π) et de pression hydrostatique (P) sont indiqués en MPa. La composante qui détermine le flux de sève est indiqué en couleur. Dans le xylème, la sève brute circule sous tension, selon un gradient de Ψ décroissant. Dans le phloème, la sève élaborée circule sous pression, selon un gradient de P .

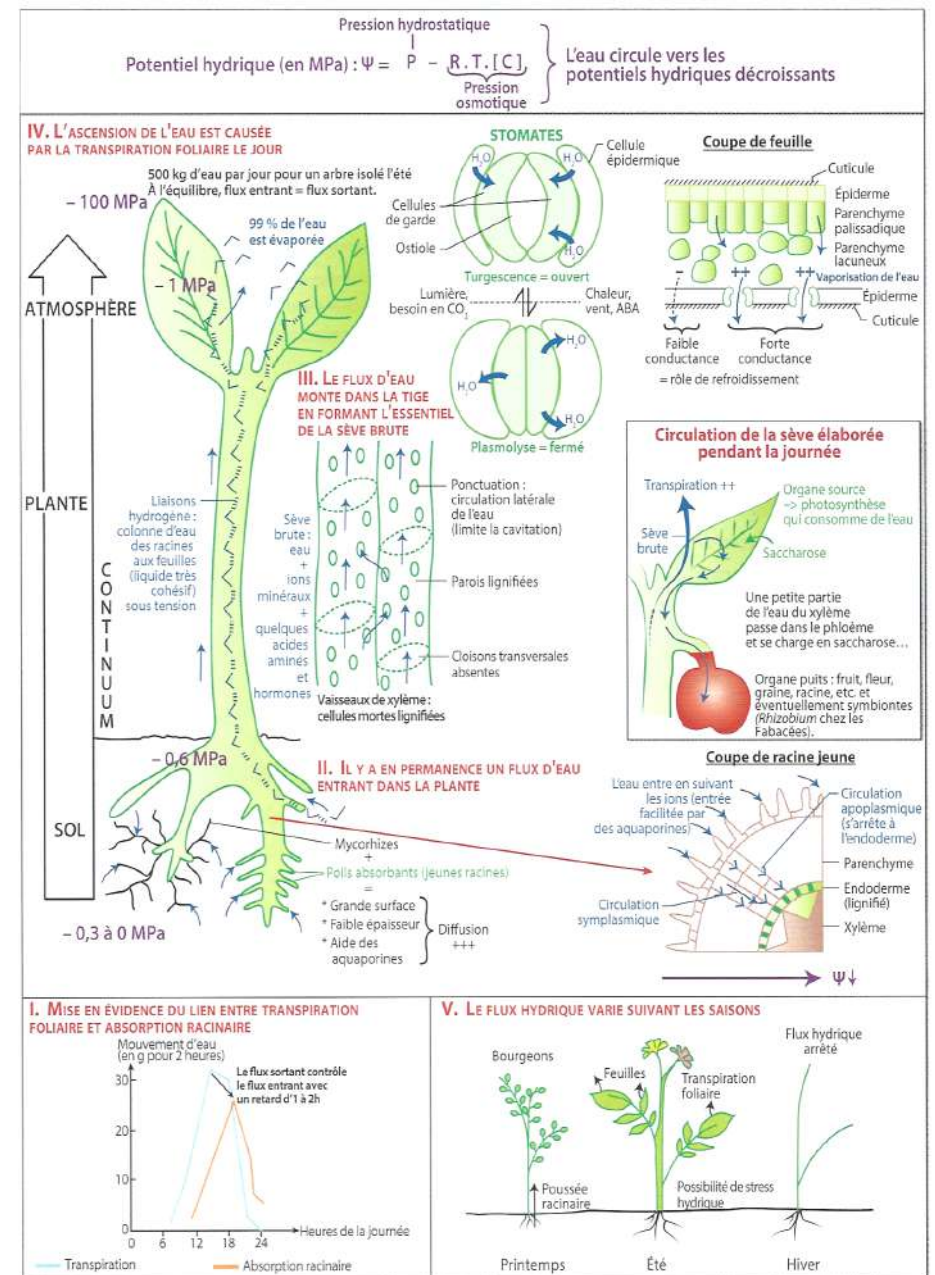
▲ FIGURE 85. Une vision synthétique de la circulation chez les Angiospermes. D'après MEYER *et al.* (2008), adapté. [un peu compliqué mais complet]



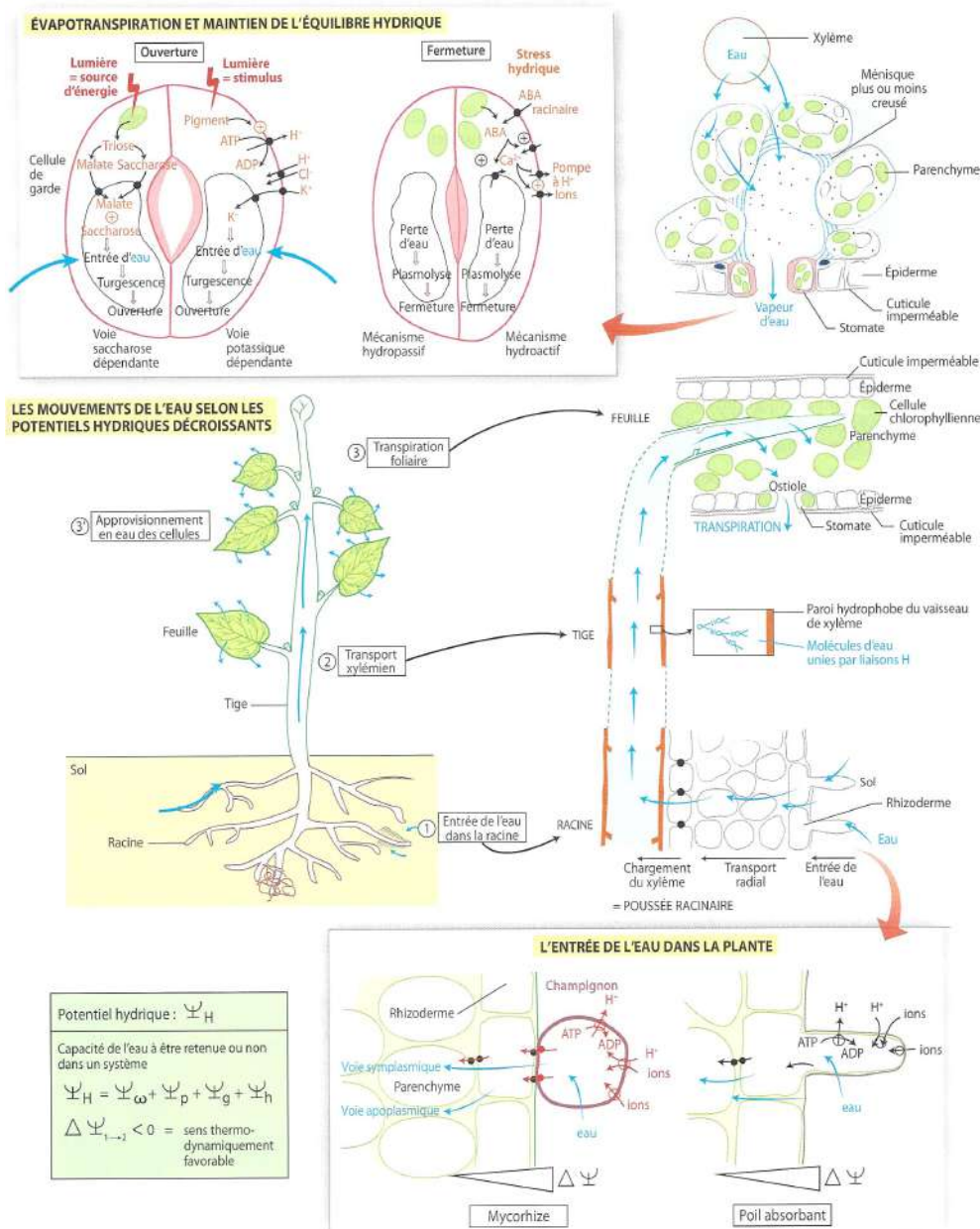
▲ FIGURE 86. Une autre vision synthétique de la circulation chez les Angiospermes liant le phénomène aux corrélations trophiques. D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).



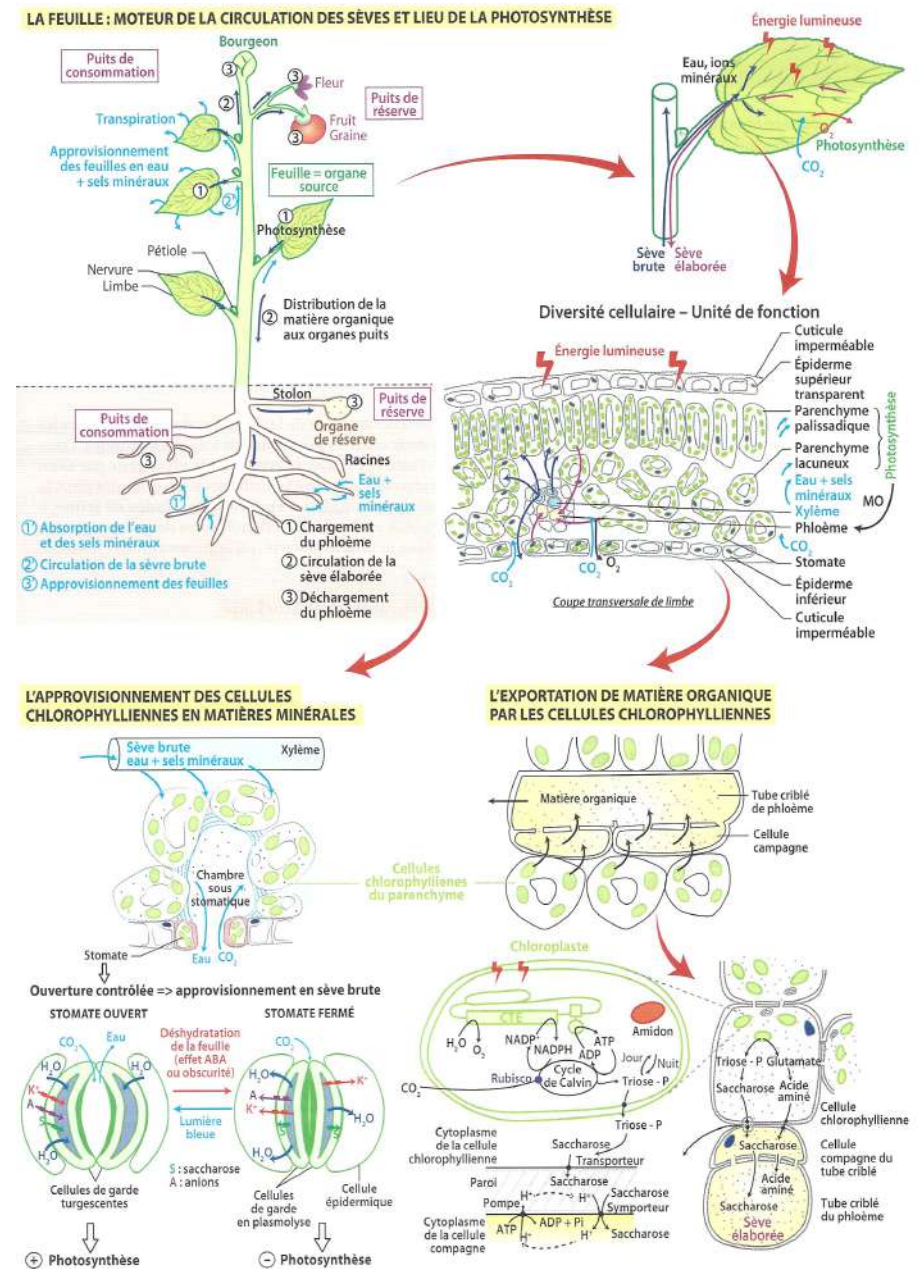
▲ FIGURE 87. La nutrition végétale : vue d'ensemble. D'après DAUTEL *et al.* (2021).



▲ FIGURE 88. Le flux hydrique dans le végétal. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

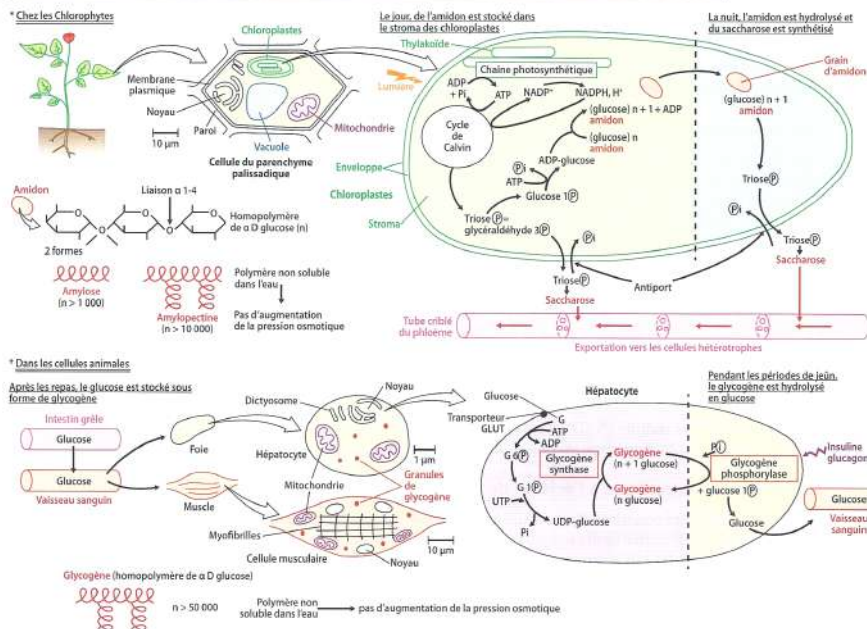


▲ FIGURE 89. L'équilibre hydrique dans le végétal. D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

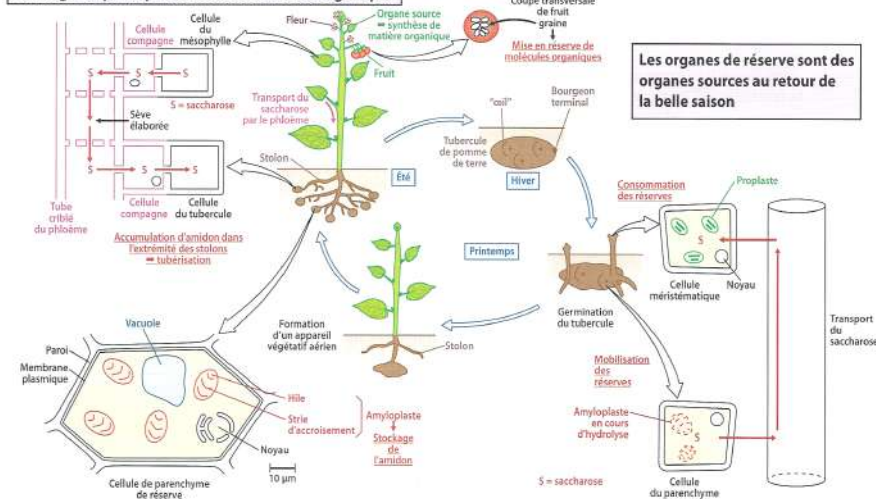


▲ FIGURE 90. La feuille et la nutrition du végétal. D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

La matière organique (prélevée dans l'environnement ou synthétisée par les organismes autotrophes) peut être stockée transitoirement

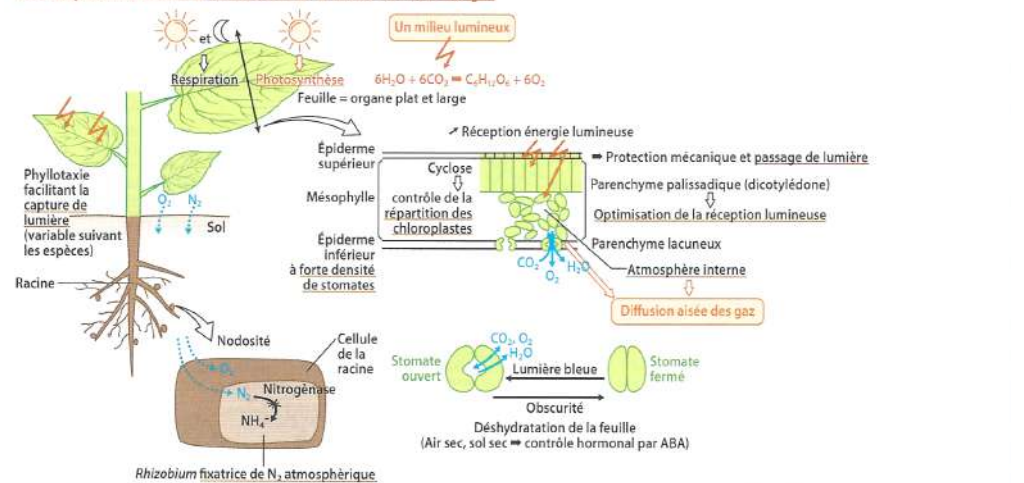


Les organes de réserve des Angiospermes sont des organes puits qui accumulent la matière organique

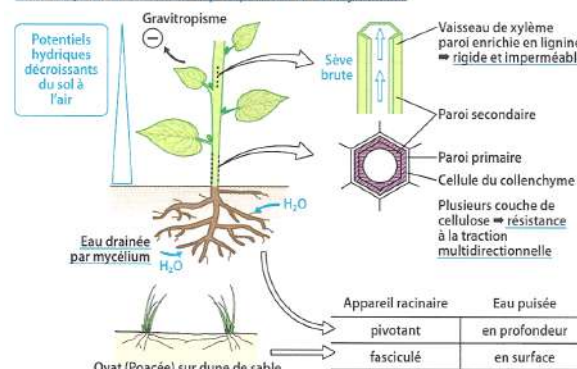


▲ FIGURE 91. Stockage et déstockage de la matière organique.
D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

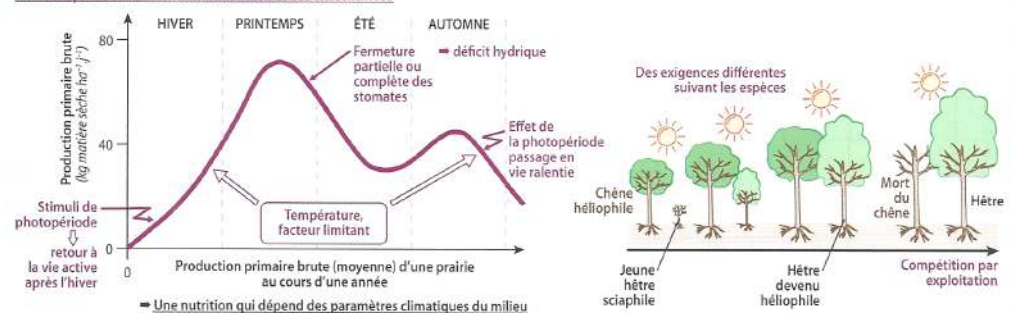
Une adaptation à un milieu lumineux et de diffusion facilitée des gaz



Une adaptation à un milieu peu porteur et déshydratant



Une adaptation à un milieu aux ressources fluctuantes



▲ FIGURE 92. Nutrition des Angiospermes et milieu aérien.
D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

Le plan ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un outil d'apprentissage et de structuration des concepts importants. Vous pouvez en recopier les grandes lignes ou annexer le plan du polycopié directement.

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- Absorption racinaire, sève brute

° **Diagramme de PEDRO** (en réalité **STRAKHOV**) : quand la géologie aura été vue

° **Horizons** du sol

° Complexe argilo-humique (**CAH**) simplifié

° Typologie de l'eau du sol

° **Poil absorbant / assise subéreuse**

[° Expérience de **ROSENE**]

° **Mycorhizes endotrophes / ectotrophes**

[° **Mycorhization ?**]

° **Échanges** entre protagonistes de la **symbiose mycorhizienne**

° Gradient de **potentiel hydrique** dans la **racine**

° Mécanismes ioniques d'entrée dans le **poil absorbant**

° **Transfert radial**

° **Circulation de la sève brute dans le xylème** : plante entière, gros plan sur tension-cohésion et sur les stomates

[° **Vaisseau**]

° Principe de la **poussée racinaire**

- **Échanges gazeux**

[° **Lenticelles**]

° **Stomates** et échanges gazeux

° **Mécanisme simplifié** d'ouverture-fermeture des **stomates** avec principaux **facteurs de contrôle**

- **Sève élaborée, réserves**

(!) **Principales molécules de réserve** à connaître (relation structure-fonction, localisations...)

° **Complexe phloémien** (cellule criblée + cellule compagne)

[° **Charge du phloème**]

° Modèle de **circulation de la sève élaborée**

° **Graines**

[° **Organes de réserve**]

° **Mobilisation saisonnière des réserves** : savoir schématiser quelque chose

- **Nodosités**

° **Localisation + zonation** d'une nodosité

° **Fonctionnement** d'une nodosité

° **Nodulation**

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Flammarion, Paris. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Première édition américaine 1983 (1986 1^{re} édition française).
- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2008). *Molecular Biology of the Cell. Fifth Edition*. 1st edition 1983. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, D. MORGAN, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2015). *Molecular Biology of the Cell. Sixth Edition*. 1st edition 1983. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- ALBERTS, B., D. BRAY, K. HOPKIN, A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2015). *Essential Cell Biology. Fourth Edition*. 1st edition 1998. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir.). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES*. 2^e édition (1^{re} édition 2012), Dunod, Paris.
- BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1^{re} et 2^e années*. Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- CALLEN, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1999).
- CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations*. Doin, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1962).
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^{re} édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERMAN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e édition).
- COOPER, G. M. (2019). *Cell. A Molecular Approach*. 8th edition, Sinauer / Oxford University Press, Oxford (GB).
- DAUTEL, O. (dir.), A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1^{re} année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), C. BORDI, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2^e année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, M. QUERTINIEZ, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2021). *Prépas scientifiques BCPST 1^{re} année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DENÈUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÈUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1^{re} année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÈUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- KLEIMAN, C. (2001). *La reproduction des Angiospermes*. Belin, Paris.
- LACOSTE, A. & R. SALANON (1969). *Éléments de biogéographie et d'écologie*. Nathan, Paris.
- LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse*. Ellipses, Paris.
- LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES*. Dunod, Paris.
- LELIÈVRE, É., J. DENÈUD, J. ROQUES, É. HAMARD-PÉRON & M. AIRAUD (2018). *Biologie*. Dunod, Paris.
- LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), V. AUDEBERT, C. BRUNET, G. GUTJAHR, Y. JUSSEURAND, A. MATHEVET, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE, 2007. *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Première S*. Bordas, Paris.
- LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), C. BRUNET, A. CHASLEIX, B. FORESTIER, G. GUTJAHR, Y. JUSSEURAND, A. MATHEVET, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE, 2010. *Sciences de la Vie et de la Terre Seconde*. Bordas, Paris.
- MADIGAN, M. & J. MARTINKO (2007). *Brock. Biologie des micro-organismes*. Pearson Education France, Paris, 11^e édition américaine (2006) traduite sous la dir. de D. PRIEUR.
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2004).
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, L. BOUGEOIS, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J. DÉMARET-NICOLAS, A. EMOND, S. MAURY, O. MONNIER, T. SOUBAYA, A. VERGNAUD & A. WOEHRLÉ (2021). *Biologie-Géologie BCPST 1. Tout-en-un*. Dunod, Malakoff (F).

- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG & C. VAN DER REST (2017). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 4^e édition (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2018). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).
- RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2010).
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris.
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIÈRE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2017).
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1^{re} année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.
- VIGNAIS, P. (2001). *La Biologie des origines à nos jours. Une Histoire des idées et des hommes*. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.
- VIGNAIS, P. (2006). *Science expérimentale et connaissance du Vivant. La Méthode et les concepts*. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.
- VINCENT, P. (1962). *Sciences naturelles. Classe de 1^{re}M'*. Vuibert, Paris.
- VINCENT, P. (1964). *Sciences naturelles. Classe de 2^eM'*. Vuibert, Paris.
- VINCENT, P. (1968). *Sciences naturelles. Classe de 1^{re}D*. Vuibert, Paris.
- VINCENT, P. (1974). *Sciences naturelles. Classe de Terminale D*. Vuibert, Paris.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute	2
A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents	2
1. Une interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère	2
2. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons	3
3. La solution du sol, un réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante	4
a. Une fraction minérale et une fraction organique qui forment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations	4
b. Une composante hydrique plus ou moins disponible	4
α. Typologie de l'eau du sol : eau gravitaire (= eau non liée) vs. eau liée (eau capillaire / eau de constitution / eau de rétention)	4
β. Une fraction d'eau disponible comprise entre la capacité au champ et la point de flétrissement	4
B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire	5
1. Localisation et caractéristiques des zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes	5
a. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants	5
α. Un tissu présentant une importante surface d'absorption	5
β. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de ROSENE	5
b. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption	6
α. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique	6
β. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes	6
γ. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre... quoique	8
δ. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire	8
ε. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque	8
ζ. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizosphère vs. mycorhizosphère)	9
2. Mécanismes ioniques et hydriques de l'absorption racinaire et du transfert radial	10
a. L'absorption et le transfert d'eau jusqu'au xylème, un phénomène d'osmose qui suit un gradient décroissant de potentiels hydriques	10
α. Le potentiel hydrique, base physique de l'osmose	10
β. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers d'aquaporines	10
γ. Le potentiel osmotique, composante du potentiel hydrique expliquant l'entrée et le transfert radial d'eau au niveau racinaire	10
b. L'absorption des ions, un phénomène actif ou passif selon les ions concernés	11
α. Des concentrations ioniques loin de l'équilibre de NERNST	11
β. Une entrée active des anions (transport actif secondaire de type symport, utilisant la force proton-motrice), y compris des nitrates	12
γ. Une entrée passive des cations par diffusion simple ou diffusion facilitée au travers de canaux... qui nécessitent leur expulsion active (par antiport utilisant la force proton-motrice)	12

δ. L'entretien du gradient de protons par l'unique transport actif primaire en présence : les pompes ATPases H ⁺	13
ε. L'acidification locale du sol, conséquence du fonctionnement des pompes ATPases H ⁺	13
c. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes	13
3. Le transfert radial de l'eau et des ions (= circulation radiale)	13
a. Un transfert radial passif à la fois apoplastique et symplastique (voire « transcellulaire »)	13
b. La présence d'un cadre de CASPARY (ou d'épaississements en U), barrière endodermique qui impose une entrée symplastique dans le cylindre central	14
c. Bilan : formation de la sève brute et charge du xylème	15
C. La sève brute, un liquide transporté dans les cellules du xylème de manière ascendante grâce à la transpiration foliaire et la poussée racinaire	15
1. Nature et composition de la sève brute	15
2. Un déplacement unidirectionnel et ascendant dans les vaisseaux du xylème	15
a. Le xylème, tissu résistant comprenant des cellules mortes à paroi lignifiée qui véhiculent la sève brute	15
b. Le xylème, tissu qui peut être obturé par des thylles à la mauvaise saison (ou définitivement dans le duramen)	18
3. Une mise en mouvement permise par la transpiration foliaire et la poussée racinaire, selon un gradient décroissant de potentiel hydrique	19
a. Mise en évidence des deux moteurs de la circulation	19
b. La transpiration foliaire, un mécanisme de traction des molécules d'eau sous tension-cohésion qui a lieu en journée lorsque les stomates sont ouverts	19
c. La poussée racinaire, phénomène dû à la charge ionique du xylème surtout important la nuit	22
d. Une circulation menacée par la cavitation	23
II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie	24
A. Des échanges gazeux qui se réalisent au niveau de surfaces d'échanges	24
1. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme (= secondaires) : des EGR empruntant les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome	24
2. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire des gaz limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates	24
B. Un contrôle des échanges gazeux et de la transpiration foliaire, donc du flux et de l'équilibre hydriques, par l'activité stomatique	25
1. L'équilibre hydrique des Angiospermes : une égalité entre entrées (par absorption racinaire) et sorties (par transpiration) d'eau dans l'organisme	26
2. Des sorties d'eau qui dépendent du degré d'ouverture des stomates	26
3. Modulation de la turgescence des cellules de garde : rôle des solutés vacuolaires	26
4. Contrôle de l'activité stomatique par le milieu : importance de la lumière et de la disponibilité en eau (+ type métabolique, température...)	26
5. Mécanismes d'action de l'activité photosynthétique et de la lumière sur l'ouverture des stomates	27
a. Mise en évidence d'une double action de la lumière et du rôle de la longueur d'onde	27
b. Une corrélation entre activité photosynthétique et ouverture des stomates due à l'accumulation de photoassimilats dans la vacuole	27
c. Une détection de la lumière bleue par des photorécepteurs spécifiques qui induit une transduction à l'origine de l'entrée d'ions (K ⁺ et Cl ⁻)	27
6. Mécanismes à l'origine de la fermeture stomatique	28
a. Une baisse de l'activité photosynthétique qui induit une baisse de l'accumulation vacuolaire de photosynthétats (mécanisme hydroactif)	28
b. En cas de stress hydrique : une évaporation d'eau non compensée par l'arrivée xylémienne (mécanisme hydropassif)	28

c. En cas de stress hydrique prolongé (ou à l'obscurité) : un mécanisme hydroactif impliquant l'acide abscissique (ABA) et la sortie d'ions	29
7. Bilan sur l'ouverture des stomates : une autre vision simplifiée et synthétique	29

III. Une distribution des photoassimilats au sein du végétal et une accumulation / mobilisation de réserves organiques	30
A. La sève élaborée, un liquide transporté dans les tubes criblés du phloème de manière multidirectionnelle mais polarisée des organes-sources aux organes-puits	30
1. Nature et composition de la sève élaborée	30
2. Un déplacement multidirectionnel mais polarisé des organes-sources aux organes-puits	31
a. Le phloème, tissu de cellules vivantes à fine paroi pectocellulosique qui véhiculent la sève élaborée	31
b. Des tissus qui peuvent s'obturer par des cals à la mauvaise saison	31
3. La charge et la décharge du phloème : principes de base [<i>limite programme</i>]	32
a. L'exemple de la charge du phloème en glucides non réducteurs au niveau des organes-sources : un processus apoplastique ou symplastique selon les cas	32
α. Un complexe phloémien « fermé » : la charge apoplastique de saccharose par un symport saccharose/H ⁺	32
β. Un complexe phloémien « ouvert » : la charge symplastique passive de très courts oligosaccharides (stachyose, raffinose...)	32
b. La décharge symplastique ou apoplastique du phloème en photoassimilats au niveau des organes-puits	33
4. Une mise en mouvement selon un gradient de pressions hydrostatiques	33
a. Un couplage osmotique des flux d'eau entre les deux circulations, permis par la proximité du xylème et du phloème [<i>limite programme</i>]	33
b. Une circulation multidirectionnelle des organes-sources vers les organes-puits variant selon les saisons et permettant les corrélations trophiques entre organes	34
c. Un courant de masse dû à un gradient de pression hydrostatique mis en place par la charge du phloème (et entretenu par la décharge)	34
B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques	35
1. Des réserves journalières	35
a. Des réserves journalières surtout stockées dans les parenchymes assimilateurs en journée (à la lumière)	35
α. Le devenir des trioses phosphates : des glucides variés	35
β. Le saccharose, molécule stockée dans la vacuole (ou exportée vers le phloème)	35
γ. L'amidon, polymère glucidique mis en réserve dans le chloroplaste en journée	35
i. L'amidon, polymère glucidique de réserve (rappels)	35
ii. Mode de formation de l'amidon dans le chloroplaste	36
b. Des réserves mobilisées la nuit assurant la continuité de l'approvisionnement en photoassimilats du végétal	37
α. Mise en évidence d'une variabilité nyctémérale du transport glucidique et des réserves amylacées foliaires	37
β. Vue d'ensemble sur les mécanismes de dégradation de l'amidon	37
c. Remarque : de jour comme de nuit, l'existence d'une activité respiratoire mitochondriale et d'activités de synthèses variées	38
d. La variation des corrélations trophiques quotidiennes au sein d'un végétal	38
2. Des réserves saisonnières	38
a. La mauvaise saison, une période défavorable aux plantes qui suppose des modifications structurales et physiologiques	38
α. Le problème de l'hiver : faible photopériode, gel et basses températures, faible disponibilité en eau	38
β. Les différentes manières de passer la mauvaise saison	39
i. Trois types de cycle de développement : plantes annuelles, bisannuelles et vivaces (= pérennes = pluriannuelles)	39

ii. Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904)	39
➤ Les phanérophytes (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur)	39
➤ Les chaméphytes (buissons à bourgeons près du sol)	39
➤ Les hémicryptophytes (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol)	39
➤ Les géophytes (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants	39
➤ Les thérophytes, plantes passant l'hiver seulement sous forme de graines	40
b. Une mise en réserve dans des organes ou tissus particuliers	40
α. Les semences (présentes chez tous les types biologiques)	40
i. Notions de semence et de graine	40
ii. Deux grands types de graines en fonction de la localisation des réserves : graines albuminées vs. exalbuminées	40
β. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes	41
γ. Le parenchyme du bois (et du liber), une réserve importante chez les espèces ligneuses (phanérophytes, chaméphytes)	41
c. Des réserves variées accumulées au sein de parenchymes de réserve	42
α. La possibilité de réserves amylacées dans les amyloplast	42
β. La possibilité de réserves en sucres solubles dans les vacuoles	42
γ. La possibilité de réserves lipidiques dans des gouttelettes lipidiques situées à localisation cytosolique ou plastidiale	43
δ. La possibilité de réserves protéiques de nature et localisation variables (ex. gluten, grains d'aleurone...)	43
d. Des réserves mobilisées au retour de la belle saison	44
α. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes	44
β. Une mobilisation des réserves dont les hydrolysats passent par le phloème	44
IV. La diazotrophie chez les Fabacées	45
A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie	45
B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires	47
1. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]	47
2. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]	48
3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux	48
a. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires	49
b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée	49
c. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée	49
C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire	50
1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]	50
2. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales	50
3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation	51
Bilans	55
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	59
Références	59
Plan du chapitre	60
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)	62
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)	63

Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute	2
A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents	2
1. Une interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère	2
2. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons	3
3. La solution du sol, un réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante	4
B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire	5
1. Localisation et caractéristiques des zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes	5
2. Mécanismes ioniques et hydriques de l'absorption racinaire et du transfert radial	10
3. Le transfert radial de l'eau et des ions (= circulation radiale)	13
C. La sève brute, un liquide transporté dans les cellules du xylème de manière ascendante grâce à la transpiration foliaire et la poussée racinaire	15
1. Nature et composition de la sève brute	15
2. Un déplacement unidirectionnel et ascendant dans les vaisseaux du xylème	15
3. Une mise en mouvement permise par la transpiration foliaire et la poussée racinaire, selon un gradient décroissant de potentiel hydrique	19
II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie	24
A. Des échanges gazeux qui se réalisent au niveau de surfaces d'échanges	24
1. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périoderme (= secondaires) : des EGR empruntant les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome	24
2. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire des gaz limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates	24
B. Un contrôle des échanges gazeux et de la transpiration foliaire, donc du flux et de l'équilibre hydriques, par l'activité stomatique	25
1. L'équilibre hydrique des Angiospermes : une égalité entre entrées (par absorption racinaire) et sorties (par transpiration) d'eau dans l'organisme	26
2. Des sorties d'eau qui dépendent du degré d'ouverture des stomates	26
3. Modulation de la turgescence des cellules de garde : rôle des solutés vacuolaires	26
4. Contrôle de l'activité stomatique par le milieu : importance de la lumière et de la disponibilité en eau (+ type métabolique, température...)	26
5. Mécanismes d'action de l'activité photosynthétique et de la lumière sur l'ouverture des stomates	27
6. Mécanismes à l'origine de la fermeture stomatique	28
7. Bilan sur l'ouverture des stomates : une autre vision simplifiée et synthétique	29
III. Une distribution des photoassimilats au sein du végétal et une accumulation / mobilisation de réserves organiques	30
A. La sève élaborée, un liquide transporté dans les tubes criblés du phloème de manière multidirectionnelle mais polarisée des organes-sources aux organes-puits	30
1. Nature et composition de la sève élaborée	30
2. Un déplacement multidirectionnel mais polarisé des organes-sources aux organes-puits	31
3. La charge et la décharge du phloème : principes de base [limite programme]	32
4. Une mise en mouvement selon un gradient de pressions hydrostatiques	33
B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques	35
1. Des réserves journalières	35
2. Des réserves saisonnières	38

IV. La diazotrophie chez les Fabacées	45
A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie	45
B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires	47
1. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]	47
2. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]	48
3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux	48
C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire	50
1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]	50
2. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales	50
3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation	51
Bilans	55
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	59
Références	59
Plan du chapitre	60
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)	62
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)	63

Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute	2
A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents	2
B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire	5
C. La sève brute, un liquide transporté dans les cellules du xylème de manière ascendante grâce à la transpiration foliaire et la poussée racinaire	15
II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie	24
A. Des échanges gazeux qui se réalisent au niveau de surfaces d'échanges	24
B. Un contrôle des échanges gazeux et de la transpiration foliaire, donc du flux et de l'équilibre hydriques, par l'activité stomatique	25
III. Une distribution des photoassimilats au sein du végétal et une accumulation / mobilisation de réserves organiques	30
A. La sève élaborée, un liquide transporté dans les tubes criblés du phloème de manière multidirectionnelle mais polarisée des organes-sources aux organes-puits	30
B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques	35
IV. La diazotrophie chez les Fabacées	45
A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie	45
B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires	47
C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire	50
Bilans	55
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	59
Références	59
Plan du chapitre	60
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)	62
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)	63

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.

Document produit en avril 2022 (en partie adapté de supports antérieurs) • Dernière actualisation : mai 2026.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Adresse de téléchargement : <https://www.svt-tanguy-jean.com/>



Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.