Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

EPLEFPA Dijon Quetigny Plombières-lès-Dijon
Site de Quetigny (21) • LEGTA Olivier de Serres
Classe préparatoire ATS (Adaptation Technicien Supérieur) Biologie
Préparation des Concours agronomiques et vétérinaires (voie C)

ENSEIGNEMENT DE BIOLOGIE • COURS
Partie B. L'organisme dans son milieu : exemple de la nutrition
Sous-partie B.1. L'approvisionnement des organismes dans leur milieu de vie
[B.1.2. Le prélèvement des ressources dans le milieu de vie et la mise à disposition de l'organisme]

Chapitre 13

Prélèvement de la solution minérale du sol par les Angiospermes

Objectifs : extraits du programme

1.2 Le prélèvement des ressources dans le milieu de vie et la mise à disposition pour l'organisme	
1.2.2. Le prélèvement de la solution minérale du sol par les Angiospermes	
° L'entrée de la solution minérale au niveau de l'appareil racinaire	- L'organisation extensive de l'appareil racinaire et les filaments mycéliens permettent l'exploration du milieu. - Les mécanismes d'absorption au niveau d'un poil absorbant sont précisés. Il est signalé qu'ils existent aussi au niveau des mycorhizes et sont responsables d'une part importante du prélèvement au stade adulte. **[TP B1]** **Mots-clés** [Potentiel hydrique, potentiel électrochimique des ions, aquaporine, transporteurs ioniques, force protomotrice, transports actifs primaire et secondaire] *Présenter seulement les ectomycorhizes et les endomycorhizes arbusco-vésiculaires.*
° Les mécanismes de transport des ions minéraux et de l'eau de la solution du sol jusqu'au système xylémien	- Les voies apoplasmique et symplasmique, et leur importance relative, sont décrites en amont du complexe xylémien chez une dicotylédone. **Mots-clés** [Apoplasme, symplasme, plasmodesme, barrière endodermique]

Introduction

Les **Angiospermes** sont des **organismes fixés autotrophes au carbone et à l'azote**, c'est-à-dire qu'ils sont capables d'**assimiler du carbone et de l'azote sous forme minérale**. Exception faite du **carbone** qui est d'**origine gazeuse (CO_2)** (et éventuellement de l'**azote** quand la plante est impliquée dans une **symbiose fixatrice de diazote**), les **nutriments (ions minéraux)** et l'**eau** sont absorbés au niveau du **sol** par l'**appareil racinaire** qui sert aussi par ailleurs d'**ancrage** au végétal (encadré A).

Faire le lien avec le **point B.2. (§§ sur la circulation des sèves)**

Comment les Angiospermes prélèvent-elles de l'eau et des ions dans le sol ?

Encadré A L'appareil racinaire et les mycorhizes : quelques notions pratiques (TP)

D'après SEGARRA *et al. (2015)*

Les angiospermes adultes sont des végétaux fixés. Leur immobilité impose de n'exploiter que les deux milieux de vie avec lesquels ils sont directement en contact : une **fraction du sol**, par l'appareil racinaire ; l'**atmosphère**, par l'appareil caulinaire. Il existe des exceptions : angiospermes aquatiques (exemple : l'élodée) ; angiospermes épiphytes (exemples : certaines orchidées) ou parasites (exemple : le gui), vivant sur une autre angiosperme et n'étant donc pas en contact avec le sol.

L'appareil **racinaire** regroupe un ensemble de racines qui permettent l'ancrage dans le sol et l'absorption hydrominérale. La **rhizosphère** est la zone de contact entre l'appareil racinaire et le sol.

L'appareil **caulinaire** est constitué d'une tige allongée cylindrique, portant deux types d'organes :
- des **feuilles**, organes où se déroulent les réactions photosynthétiques et qui sont les principales zones d'échanges de gaz et d'eau avec l'atmosphère ;
- des **bourgeons**, responsables de la croissance en longueur et de la ramification de la tige, ainsi que de la formation des feuilles.

La morphologie de l'appareil racinaire

Chez certaines plantes, comme le pissenlit (figure TP 4.2a, B), on distingue une racine principale aussi appelée **pivot**, issue du développement de la radicule (racine embryonnaire). Ce pivot, toujours dominant, permet un ancrage en profondeur. La racine principale se ramifie latéralement en racines secondaires plus courtes, qui se ramifient elles aussi. C'est le **système pivotant**.

Pour d'autres, comme le blé (figure TP 4.2a, A), les quelques racines issues de la radicule coexistent avec des racines formées sur la base de la tige et appelées racines **adventives**. Ces dernières deviennent toutes d'importance équivalente, et assurent un ancrage superficiel. C'est le **système fasciculé**. Ce système peut aussi dériver du développement important de racines secondaires (cas du haricot).

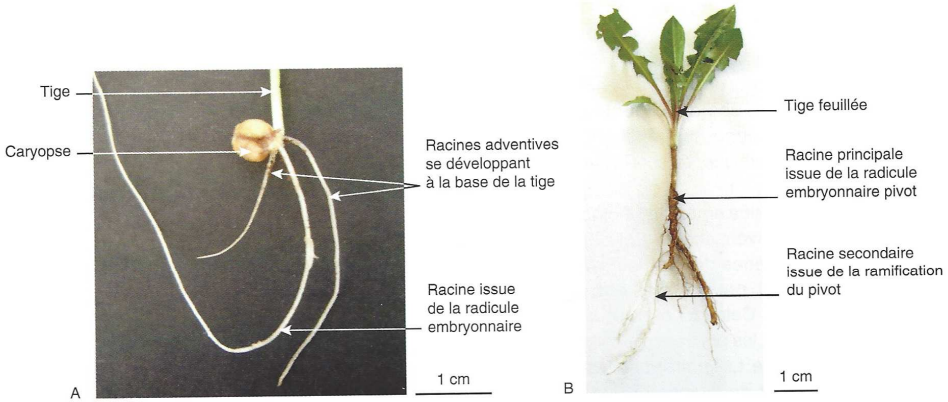


Figure TP 4.2a
Les systèmes fasciculé et pivotant

A. Le plant de blé, observé une semaine après la germination, présente déjà des racines adventives dont le développement est équivalent à celui de la racine issue de la radicule.
B. L'appareil racinaire du plant de pissenlit est clairement organisé autour d'une racine principale.

Les surfaces d'absorption hydrominérale

L'observation à la loupe binoculaire de l'**apex** (extrémité) d'une jeune racine montre, de la pointe de la racine vers sa base :

- la **coiffe**, capuchon de cellules aux parois gélifiées, qui protège le méristème apical racinaire et facilite la pénétration dans le sol ;
- la **zone lisse**, claire, correspondant à la zone de croissance des cellules produites par le méristème ;
- la **zone pilifère**, garnie de poils absorbants permettant l'**absorption racinaire** ;
- la **zone subéreuse**, brune ou grise, recouverte d'une couche imperméable (cellules à parois subérifiées), siège de l'apparition de racines secondaires

L'observation d'une coupe transversale colorée de racine effectuée dans la zone pilifère montre que le tissu de surface, le rhizoderme, est constitué d'**une seule couche de cellules** à parois colorées en rose donc **pectocellulosiques**, dont beaucoup possèdent un prolongement cytoplasmique : ce sont les **poils absorbants** (figure TP4.2c).

Celui qui traverse verticalement la photographie montre qu'ils peuvent atteindre plusieurs centaines de micromètres de longueur (voire quelques millimètres), pour un diamètre qui reste très fin (20 µm). Cette zone particulière du rhizoderme portant les poils absorbants est appelée **assise pilifère**. Les **poils absorbants** sont formés au début de la zone pilifère, au niveau de la transition avec la zone lisse ; ils apparaissent flétris à l'autre extrémité de la zone pilifère, là où ils régressent. La zone pilifère garde la même longueur au fur et à mesure de la croissance de la racine et reste à une distance constante de l'apex.

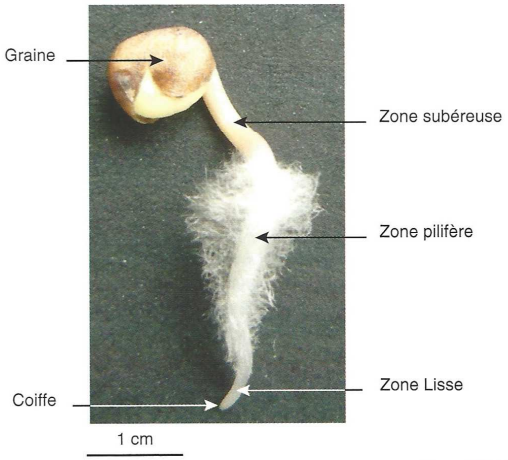


Figure TP4.2b
Apex racinaire d'un très jeune plant de radis

La racine principale est observée 4 jours après la germination.

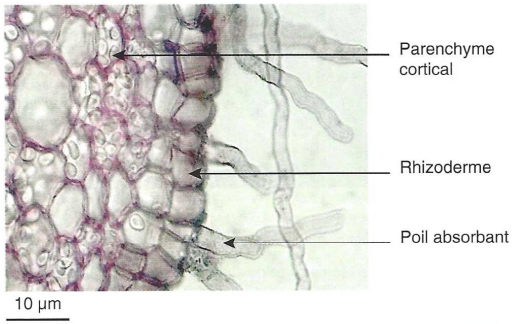


Figure TP4.2c
Détail d'une coupe transversale de racine de renoncule

La coupe est réalisée dans la zone pilifère et colorée au carmino-vert. Des grains d'amidon sont encore visibles dans certaines cellules du parenchyme cortical.

Les racines s'associent à des champignons pour former des mycorhizes. Ces associations à bénéfices réciproques (symbiose) augmentent la capacité d'exploitation du sol.

Les ectomycorhizes sont caractérisées par un réseau externe de filaments mycéliens formant un manteau autour du cortex racinaire. Les filaments s'introduisent entre les cellules corticales qui constituent la zone d'échange entre les deux organismes.

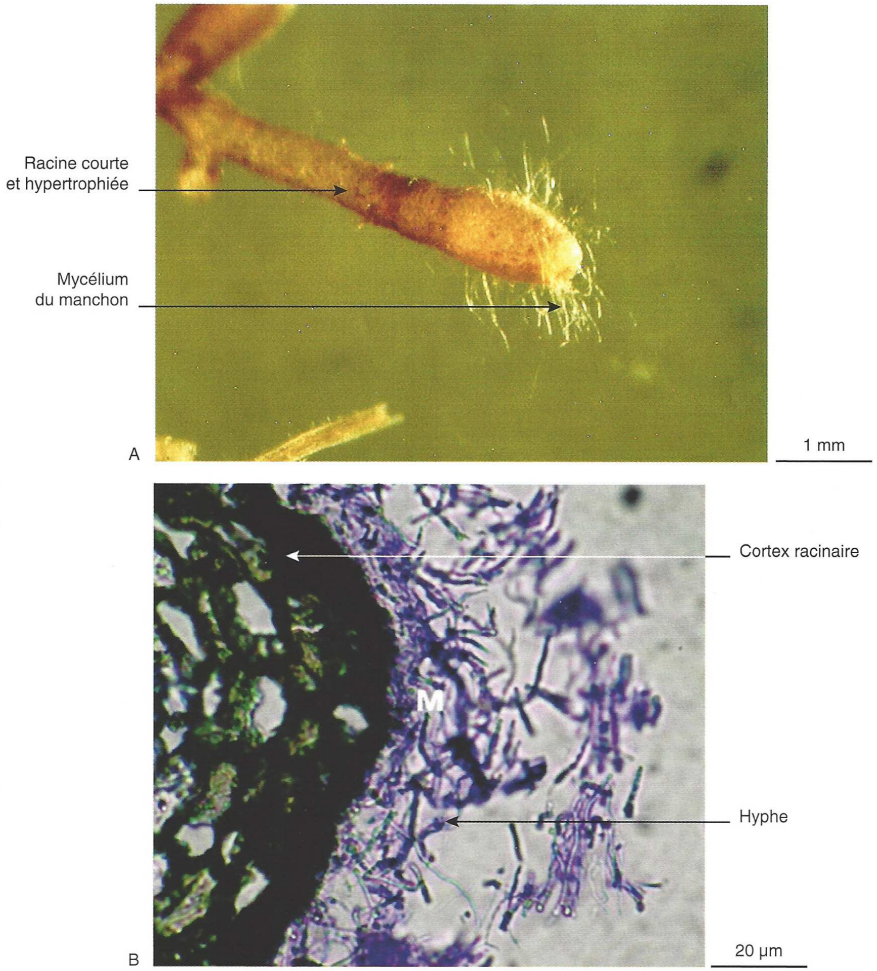


Figure TP4.2d
Observation microscopique d'ectomycorhizes

A. L'observation à la loupe binoculaire montre l'association entre des racines courtes et hypertrophiées d'un chêne pubescent et le champignon mycorhizien *Tuber melanosporum* (cliché : F. Serre).
B. Une coupe de racine de pin parasol associé au champignon mycorhizien *Pisolithus arhizus*, colorée au bleu coton lactique, met en évidence le manteau (M) formé d'hyphes autour des tissus racinaires (d'après Ragonezi A. *et al.* (2013) Braz J Microbiol **44**, 657-664).

Les mycorhizes : association entre un champignon et une racine d'arbre

Les mycorhizes sont le produit de l'association entre des filaments mycéliens et les racines d'un arbre (angiosperme ou pinophyte). Selon le degré de pénétration des filaments, on distingue :

- **les ectomycorhizes** formant un manchon de mycélium en relation avec le cortex racinaire (figure TP 6.6a) ;
- **les endomycorhizes** pour lesquelles le mycélium pénètre à l'intérieur des cellules formant des arbuscules.

Une coupe transversale d'ectomycorhize montre un ensemble dense de filaments mycéliens formant le **manteau** autour de la structure racinaire (figure TP 6.6b). Des filaments s'insinuent entre les cellules du cortex racinaire et constituent le **réseau de Hartig**, zone d'échanges entre la plante et le champignon.

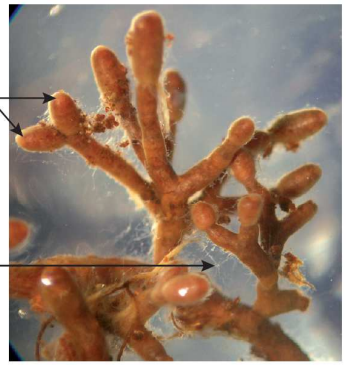


Figure TP 6.6a
Racines de chêne présentant des manchons mycéliens formant des ectomycorhizes

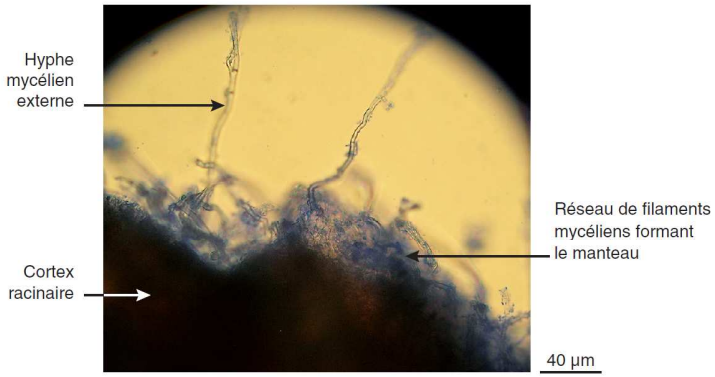


Figure TP 6.6b
Filaments mycéliens colorés au bleu coton en périphérie d'une racine mycorhizée (coupe transversale d'ectomycorhize)

La mycorhize constitue ainsi une **structure originale** issue de l'association des deux organismes.
Les **filaments mycéliens** pour leur grande finesse et le volume de sol exploré **absorbent de l'eau et des sels minéraux** (en particulier les ions contenant les éléments azote ou phosphore) et les **transfèrent à la racine**. **La plante**, organisme autotrophe, **transfère des assimilats photosynthétiques vers le champignon**, organisme hétérotrophe. Le développement et la croissance des deux organismes sont ainsi favorisés. Par ailleurs, d'autres effets de la mise en place de l'association symbiotique sont décrits : protection des pathogènes par le champignon, passage en reproduction sexuée pour le champignon…

I. Le sol, point d'ancrage et réservoir de ressources hydro-minérales pour la plante [*limite programme ?*]

A. Le sol, revêtement superficiel de la planète

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

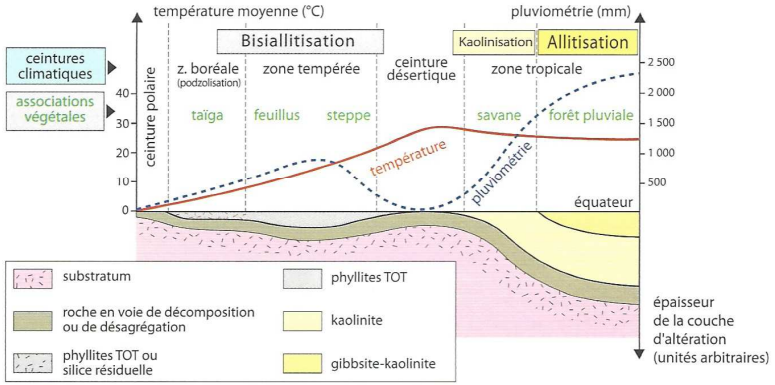
- Le **sol** est un ***niveau superficiel terrestre qui résulte de l'altération de la roche sous-jacente par l'eau issue des précipitations et du ruissellement, les conditions atmosphériques (dont la température et la présence forte de dioxygène) et les êtres vivants***.
- Souvent, les **roches** sont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

> ***Pour information***
> On trouve aussi des **sables** (résidus de **quartz**, un minéral quasi-inaltérable chimiquement) et des **limons**, particules notamment formées par le vent ou les déplacements fluviatiles. Ce qui distingue ces trois types de particules, c'est leur **taille** (très fin pour les argiles : diamètre < 2 µm, moyen pour les limons : 2-20 µm, plus gros pour les sables : > 20 µm).

> ***Pour information***
> 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.

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 de PEDRO [*pour information*]. D'après LAGABRIELLE *et al.* (2013).
Phyllites, kaolinite, gibbsite = minéraux argileux | Substratum : désigne ici la roche-mère

2. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons

- Le **sol** peut être découpé en ***différents niveaux*** qu'on appelle **horizons** (figure 2) : 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**).

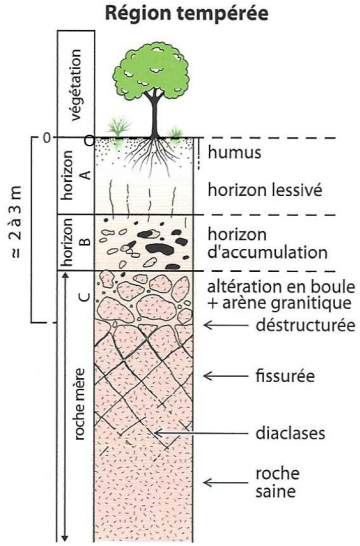


FIGURE 2. Un sol typique de région tempérée et son découpage en horizons [*pour information*]. D'après LAGABRIELLE *et al.* (2013).

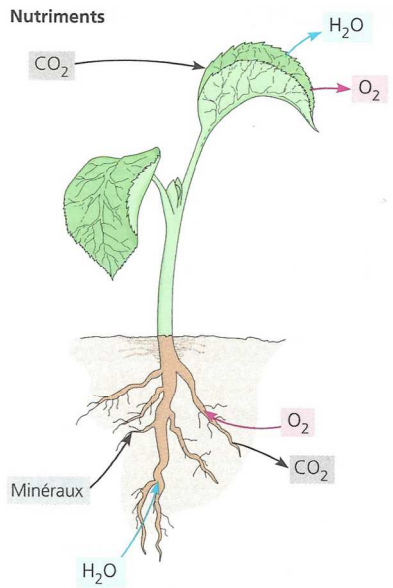
B. La solution du sol, réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante

1. La plante adulte, organisme fixé qui exploite le sol et l'atmosphère

- Une **plante adulte** est **fixée** et **exploite deux milieux** (figure 3) :
  - L'**atmosphère** : prélèvement (ou rejet) d'O_2 et CO_2 (voire de N_2 dans le cas d'une symbiose fixatrice).

    Voir chapitre précédent : B.1.2.1. La réalisation des échanges gazeux
  - Le **sol** : prélèvement d'**eau** et d'**ions minéraux**.

    Ce qui nous intéresse dans ce chapitre ☺
- Il est à noter que les **racines** réalisent des **échanges gazeux** (mais uniquement respiratoires : il n'y a pas de photosynthèse dans les racines). Dans les **racines secondaires** recouvertes de **liège**, on peut trouver des **lenticelles**.



Absorption des nutriments par une plante : vue d'ensemble. Les racines absorbent l'eau et les minéraux du sol grâce aux poils absorbants et aux mycorhizes qui augmentent considérablement la surface d'absorption. Le dioxyde de carbone de l'air, qui fournit le carbone nécessaire à la photosynthèse, diffuse dans les feuilles par les stomates. (Une plante a aussi besoin de dioxygène pour la respiration cellulaire, même si elle en libère.) À partir de ces éléments inorganiques, la plante peut produire toutes les substances organiques dont elle a besoin.

FIGURE 3. Importance du sol et de l'atmosphère dans la nutrition végétale. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

2. 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 appelée **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).

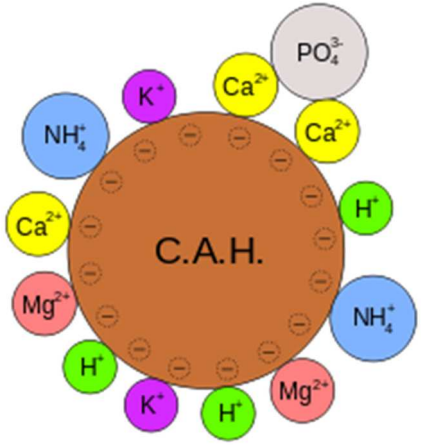
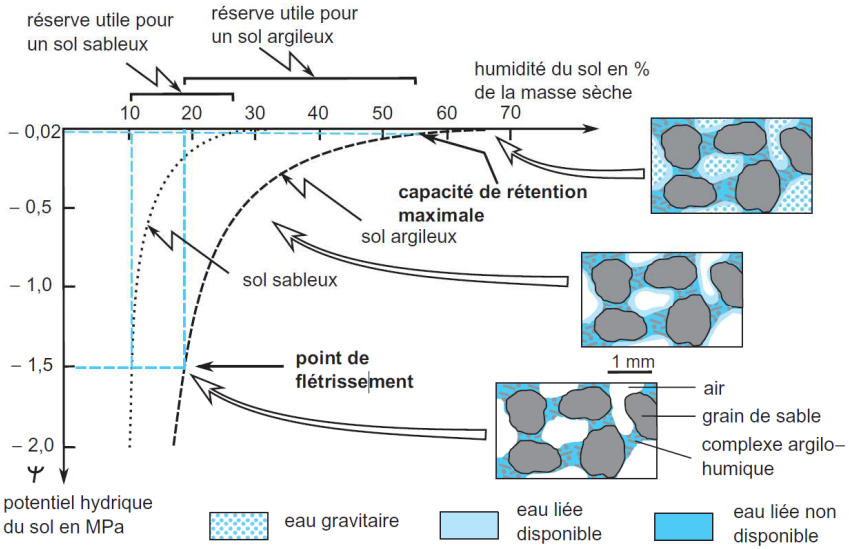


FIGURE 4. Une représentation du CAH associé aux cations qui le stabilisent.
D'après *Wikipédia* (consultation janvier 2016).

3. Une composante hydrique plus ou moins disponible



Évolution du potentiel hydrique du sol en fonction de l'humidité et représentation des diverses fractions d'eau.

FIGURE 5. Disponibilité de l'eau dans le sol. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

- 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**.

- La **fraction d'eau** qui peut être **prélevée** par les plantes se situe dans un **intervalle** situé entre les deux **limites** suivantes :
  - La **capacité au champ** ou **capacité de rétention maximale** : ***situation où l'eau liée est à son maximum après ressuyage***. L'eau est **aisément mobilisable** par la plante qui peut **prélever l'eau capillaire**.
  - Le **point de flétrissement** : ***situation où l'eau n'est plus mobilisable, toute l'eau liée appartenant à l'eau non disponible (eau de constitution et de rétention)***. On observe alors souvent et plutôt rapidement le **flétrissement** de le 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.

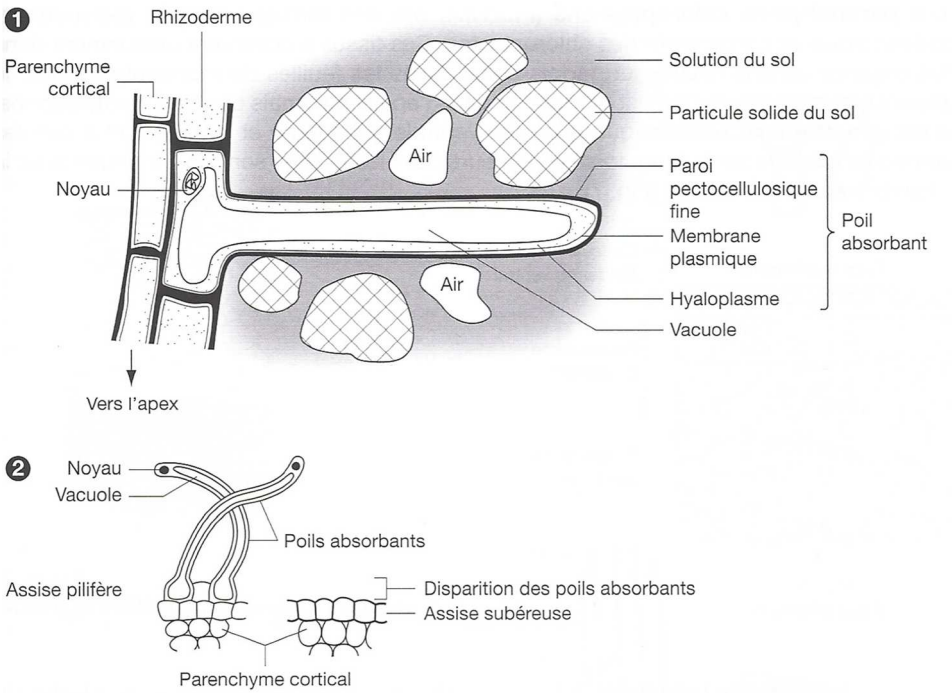
II. L'absorption racinaire, un processus qui suppose d'importantes surfaces d'échanges avec le sol

- 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

1. 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** (encadré A), on trouve fréquemment la **zone pilifère** (figure 6) 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**.



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 6. Le rhizoderme et sa subérification (racine primaire). D'après BREUIL (2007).

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**.

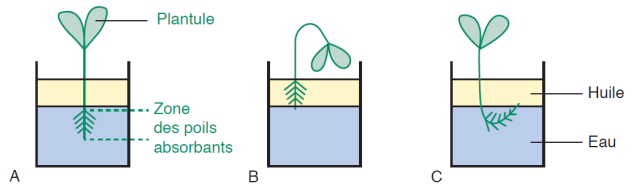
Notons que le mot **poil absorbant** désigne bien ***la cellule entière***, **pas juste l'expansion**.

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

2. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de ROSÈNE

- L'**expérience de ROSÈNE** permet la **mise en évidence** simple de l'**importance de la zone pilifère** dans l'**absorption d'eau** par la **racine** (figure 7).
- 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 brassicacée 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**.

FIGURE 7. Expérience historique de ROSÈNE. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

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

1. 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].

- 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 dans la partie III) 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 seul 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 **certains nutriments** soient **« prélevés » par le champignon** à une **plante** et **donnés** à **une autre plante** avec laquelle il est associé.

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

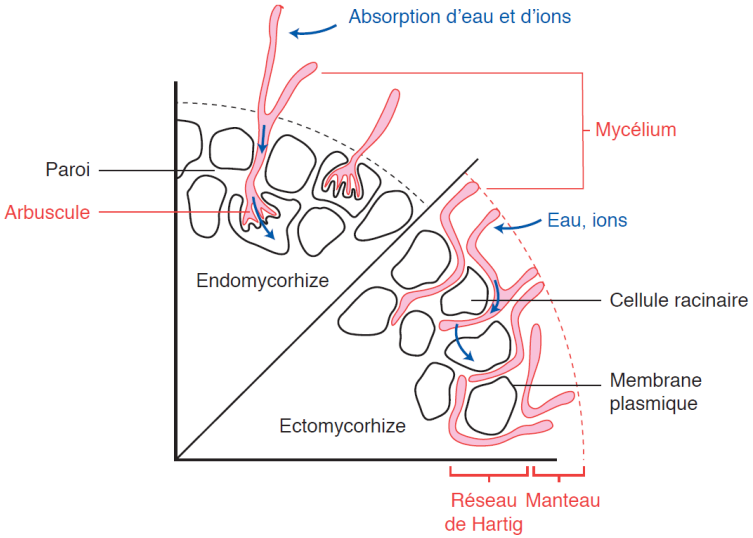
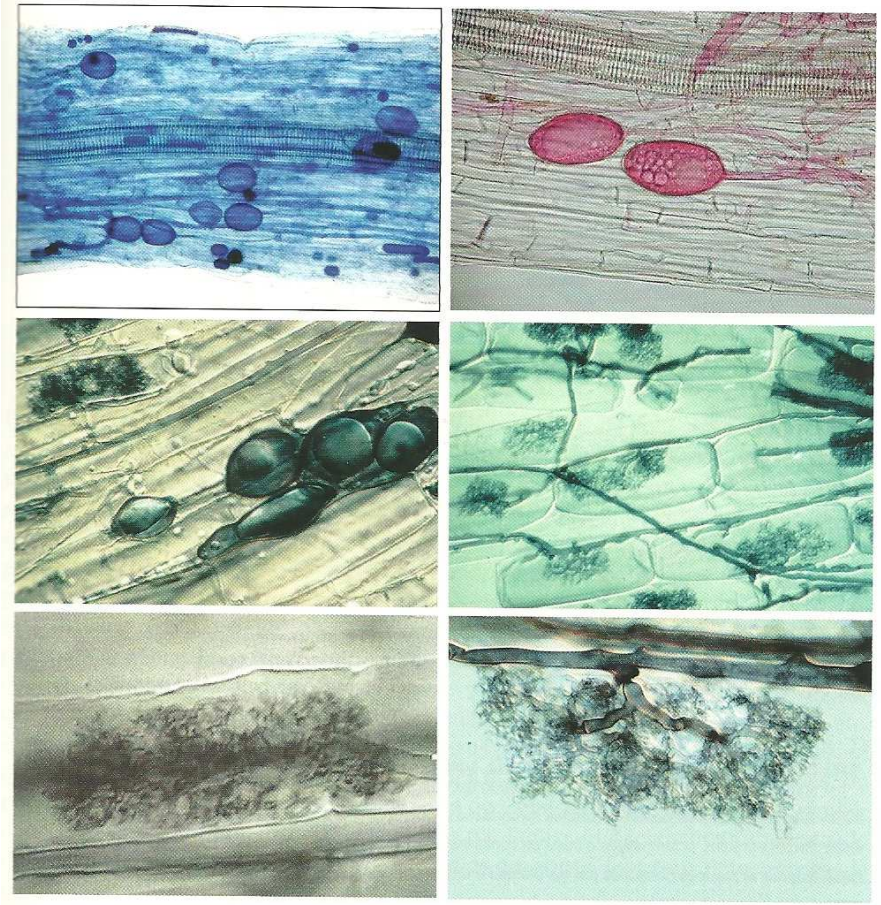


FIGURE 8. Endomycorhize vs. ectomycorhize. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- On peut distinguer (figure 8 et 10) :
  - 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**.



Type *Arum*.

En haut à gauche : racine endomycorhizée 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 Gloméromycète (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 longitidinaux (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, Perroto, 1995, à droite : photo reproduite avec l'aimable autorisation de Mark Brundrett).

FIGURE 9. Observation microscopique de l'organisation mycorhizienne (endomycorhizes arbusculo-vésiculaires). D'après GARBAYE (2013).

- 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** (figure 9).
- Dans tous les cas, il n'y **pas de fusion** entre les **cellules** des **deux organismes** qui restent physiquement **séparées par leurs membranes respectives**.

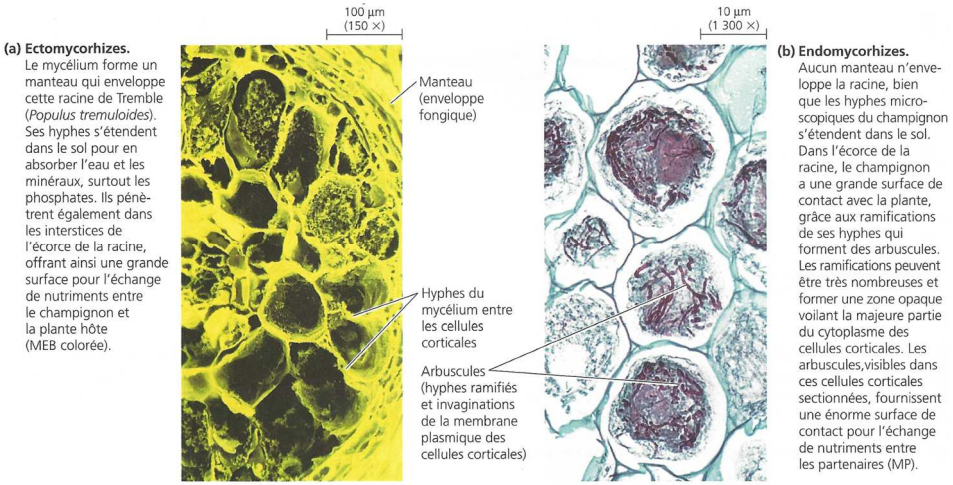


FIGURE 10. Endomycorhize vs. ectomycorhize. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
Les « arbuscules » légendés ressemblent davantage à des **pelotons**.

3. 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.

4. 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 10*bis*) :
  - Production de **facteurs Myc**, des ***substances polysaccharidiques ou lipo-polysacccharides***, 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 subérifiées voire parfois les zones liégeuses.

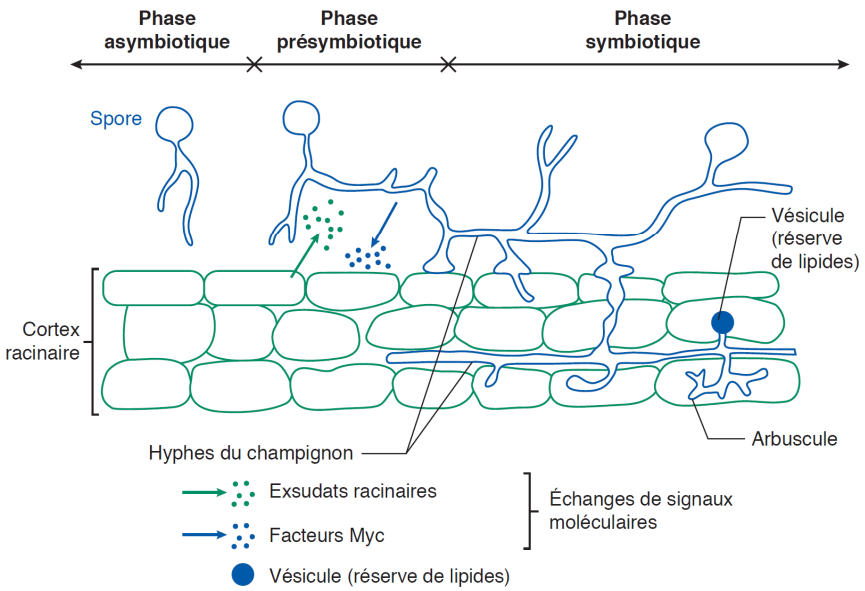
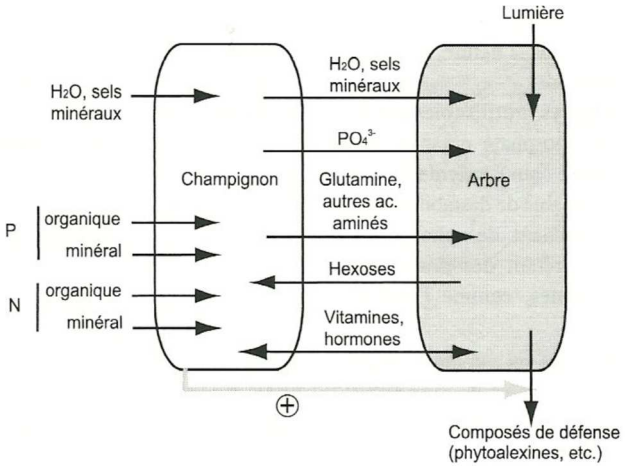


FIGURE 10*bis*. Mise en place d'une mycorhize (mycorhization). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

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

- La **mycorhize** permet des **échanges de nutriments** entre les protagonistes (figure 11 + encadré B) :
  - **Le champignon fournit à la plante** :
    - de l'**eau**,
    - des **sels minéraux** (notamment des **cations**, des **nitrates** ou encore des **phosphates**, *ces derniers étant assez difficiles à prélever chez une plante non mycorhizée*),
    - 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 B1) ou des **phytoalexines** qui sont des **composés limitant la prédation** des deux protagonistes par les organismes du sol.



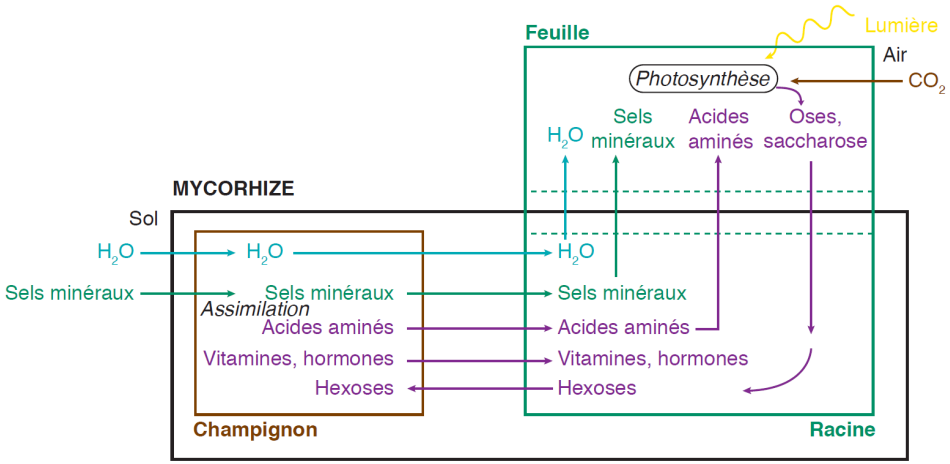
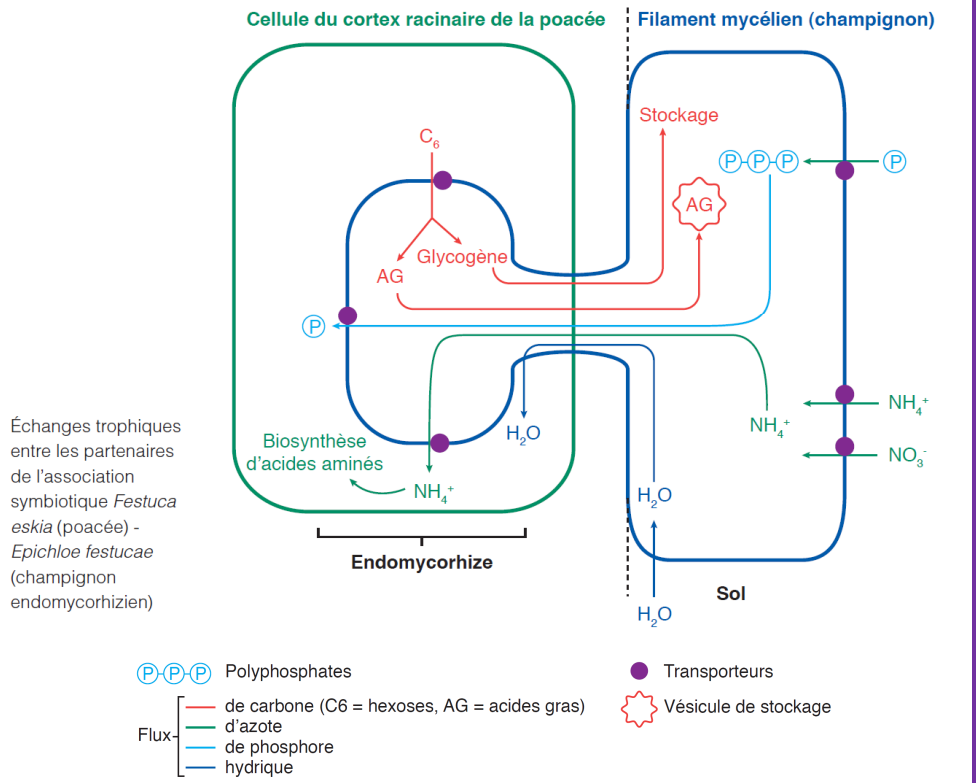


FIGURE 11. <u>Échanges entre protagonistes d'une mycorhize : deux visions</u>.
D'après SELOSSE (2000) et SEGARRA *et al.* (2015).

Encadré B *Gros plan sur la nature des flux entre protagonistes d'une mycorhize*

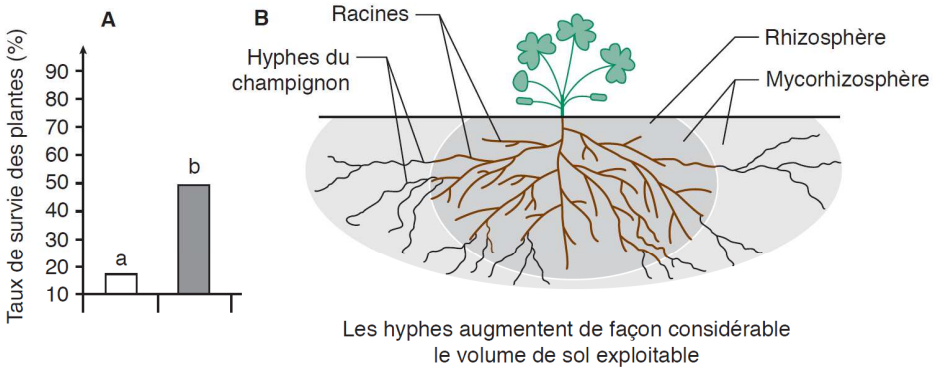
Pour information *– D'après* SEGARRA *et al. (2015)*



Échanges trophiques entre les partenaires de l'association symbiotique *Festuca eskia* (poacée) - *Epichloe festucae* (champignon endomycorhizien)

6. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizopshère vs. mycorhizosphère)

- 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 **mycorhizosphère** 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 11*bis*-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 11*bis*-A dans le cas d'un **stress hydrique**).



A. Taux de survie d'individus de *Festuca eskia* soumises à un stress hydrique
En blanc : Fétuque non mycorhizée ; en noir fétuque mycorhizée
(d'après Gibert A. et Hazard L. (2011) *Journal of Plant Ecology* **4**, 201-208)
B. Hyphes et augmentation du volume de sol exploré

FIGURE 11*bis*. Importance de la mycorhization sur l'absorption racinaire.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

III. L'absorption racinaire, un processus qui consiste en des flux d'eau et d'ions depuis le sol jusqu'au xylème

- *Comme nous l'avons déjà précisé, nous nous présentons ici surtout le **modèle du poil absorbant**… tout en sachant qu'il ne s'agit **pas** de la **voie dominante d'entrée de la solution hydrominérale du sol dans les plantes**.*
- *La partie C permet de nuancer les choses et d'aborder les **mycorhizes*** dont la physiologie reste moins bien connue.

Il est impératif de **maîtriser le cours sur les transports transmembranaires** vus avec le chapitre A.1-1 sur la cellule eucaryote, y compris leur explication en termes de **potentiel hydrique** (encadré C) ou **électrochimique** (encadré C). Ces notions sont effet des **mots-clefs du programme**.

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

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

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

– *une composante osmotique* (Ψ_s) : 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).

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.

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

Donc $\Psi_s = -\Pi = -RTCi$.

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.

– *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.

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.

Donc $\Psi_g = \rho g z$

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

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.

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

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

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

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

Finalement, $\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$

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

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

- ***L'eau se déplace de manière passive selon des gradients de potentiels hydriques décroissants*** (encadré A), c'est-à-dire ***du potentiel le moins négatif vers le potentiel le plus négatif*** (figure 12).

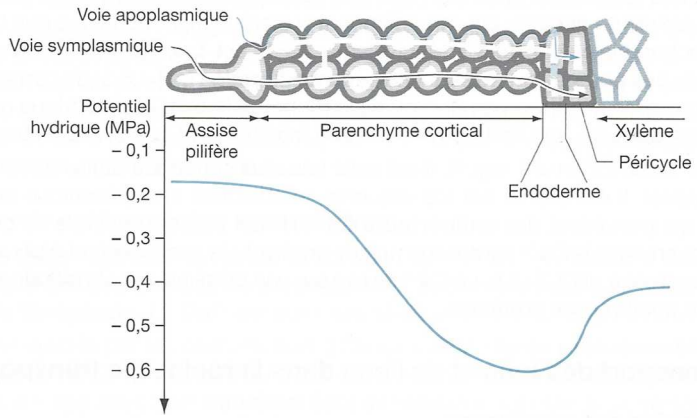
2. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers d'aquaporines

- 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 1 sur la **cellule eucaryote** et les **membranes**

3. 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 12).



Gradient du potentiel hydrique entre le sol et la racine

FIGURE 12. Gradient radial de Ψ_{H2O} dans la racine. D'après BREUIL (2009).

- 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 chapitre 16) qui **met en mouvement la sève brute**, emportant ainsi une **partie des ions dissous** et **diminuant** de ce fait le **potentiel osmotique**.
- *Cette baisse du potentiel hydrique s'observe seulement en journée car la nuit, l'aspiration foliaire est souvent inexistante.*

Voir chapitre 16 sur la **mise en mouvement** des liquides circulants

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

1. Les besoins minéraux des Angiospermes

- Les plantes nécessitent un certain nombre d'**ions indispensables à leur fonctionnement** (tableau I). On notera que les Angiospermes sont **autotrophes** au carbone et à l'azote : pour ceux deux atomes, elles sont capables d'***assimiler des composés minéraux***.

TABLEAU I. Substances nécessaires aux plantes [*pour information*].
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Éléments essentiels aux Végétaux		
Éléments	**Forme(s) disponible(s) pour les plantes**	**Fonction(s) principale(s)**
Éléments majeurs		
Carbone	CO_2	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.
Oxygène	CO_2	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.
Hydrogène	H_2O	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.
Azote	NO_3^-, NH_4^+	Constituant des acides nucléiques, des protéines, des hormones et des coenzymes.
Soufre	SO_4^{2-}	Constituant des protéines et des coenzymes.
Phosphore	$H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}	Constituant des acides nucléiques, des phosphoglycérolipides, de l'ATP et de plusieurs coenzymes.
Potassium	K^+	Cofacteur nécessaire à la synthèse des protéines ; soluté essentiel à l'équilibre hydrique ; ouverture et fermeture des stomates.
Calcium	Ca^{2+}	Élément important pour la formation et la stabilité de la paroi cellulaire ; maintien de la structure et de la perméabilité des membranes ; activation de certaines enzymes ; régulation de nombreuses réponses cellulaires aux stimulus.
Magnésium	Mg^{2+}	Constituant de la chlorophylle ; activation de nombreuses enzymes.
Éléments mineurs		
Chlore	Cl^-	Élément nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse ; rôle dans l'équilibre hydrique.
Fer	Fe^{3+}, Fe^{2+}	Constituant des cytochromes ; activation de certaines enzymes.
Bore	$H_2BO_3^-$	Cofacteur dans la synthèse de la chlorophylle ; peut jouer un rôle dans le transport des glucides et dans la synthèse des acides nucléiques.
Manganèse	Mn^{2+}	Participation à la synthèse des acides aminés ; activation de certaines enzymes ; nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse.
Zinc	Zn^{2+}	Participation à la synthèse de la chlorophylle ; activation de certaines enzymes.
Cuivre	Cu^+, Cu^{2+}	Constituant de nombreuses enzymes d'oxydoréduction et d'enzymes assurant la synthèse de la lignine.
Molybdène	MoO_4^{2-}	Élément essentiel à la fixation de l'azote ; cofacteur nécessaire à la réduction des nitrates.
Nickel	Ni^{2+}	Cofacteur d'une enzyme participant au métabolisme de l'azote.

Encadré D 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.

C_1 et C_2 : concentrations molaires de A dans les solutions « 1 » et « 2 » ;

V_1 et V_2 : potentiels électriques sur les deux faces de la membrane ;

μ : potentiel électrochimique de A dans un compartiment.

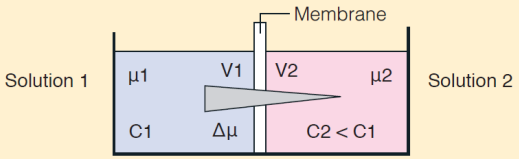


Figure encart 3.3a

Expression du potentiel électrochimique μ_A de A dans une solution aqueuse

$\mu_A = \mu_A° + R.T.\ln C + z.F.V$

$\mu_A°$: 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 Ca^{2+} 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 $\Delta\mu < 0$ ($\mu_2 < \mu_1$), 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 $\Delta\mu > 0$ ($\mu_2 > \mu_1$), 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

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

Lorsque Δμ = 0, $C_1 = C_2$. 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.

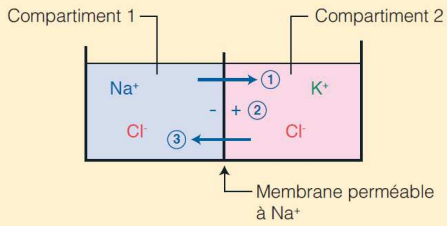


Figure encart 3.3b

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, Δμ = 0 implique :

$V_2 - V_1 = -(RT/zF).\ln (C_2/C_1)$ 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 Δμ.

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

- En appliquant l'**équation de NERNST** (encadré D). On constate que les **concentrations intracellulaires calculées** dans un **poil absorbant** sont très différentes de **celles mesurées** (tableau II). Les concentrations ioniques ne sont donc pas à l'équilibre, ce qui met en évidence des **échanges transmembranaires** (figures 13-14).

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

- Les **anions**, plus **concentrés** dans la **cellule** qu'en dehors, entrent de manière **active secondaire** au moyen d'un **symport avec des protons** (figures 13-14). On dit que ce transport emploi 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***.

4. Une entrée active des nitrates (transport actif secondaire de type antiport, utilisant des ions hydroyxdes)

- Les **nitrates NO_3^-** constituent le **seul ion qui semble entrer par une voie un peu différente**, quoiqu'il s'agisse toujours d'un **transport actif secondaire**. Il y aurait ici **antiport avec des ions HO^-** (figures 13-14).

TABLEAU II. 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
$H_2PO_4^-$	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** NO_3^-, Cl^-, $H_2PO_4^-$ et SO_4^{2-} 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^+, Ca^{2+} et Mg^{2+} 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.

5. Une entrée passive des cations par diffusion simple ou diffusion facilitée au travers de canaux… qui nécessitent leur expulsion active (par antiport utilisant le 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 fuiter*) et **facilitée** par des **canaux** (figures 13-14).
- Toutefois, l'existence d'un **reflux de cations** par des **antiports à protons** permet d'**éviter une entrée trop importante**.

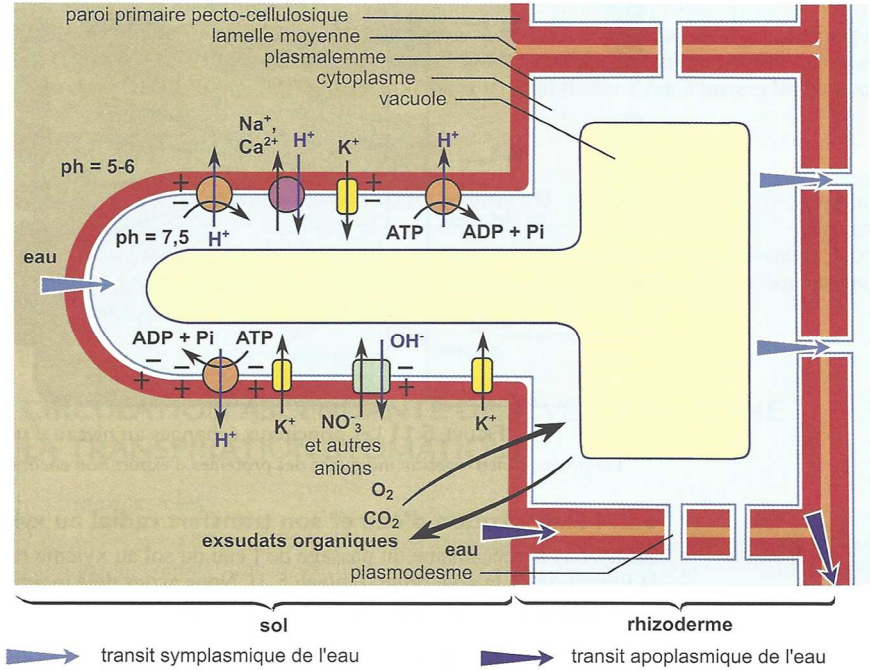


FIGURE 13. Entrée des ions dans le poil absorbant. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

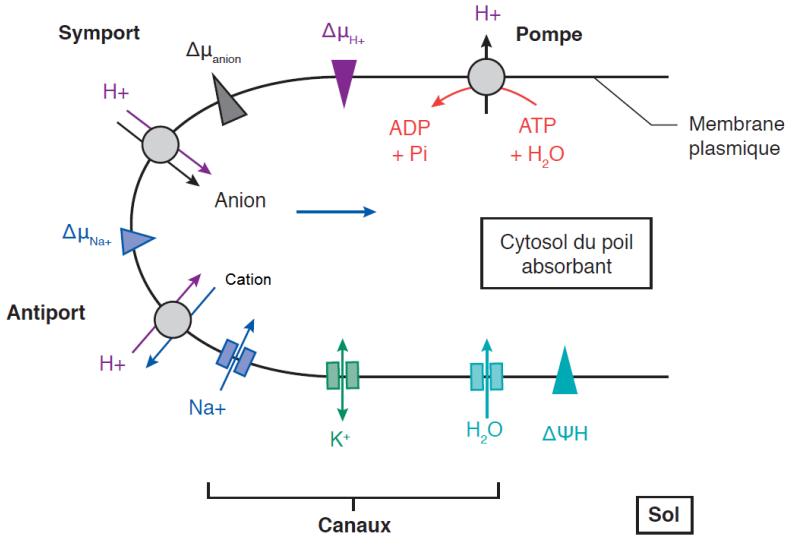


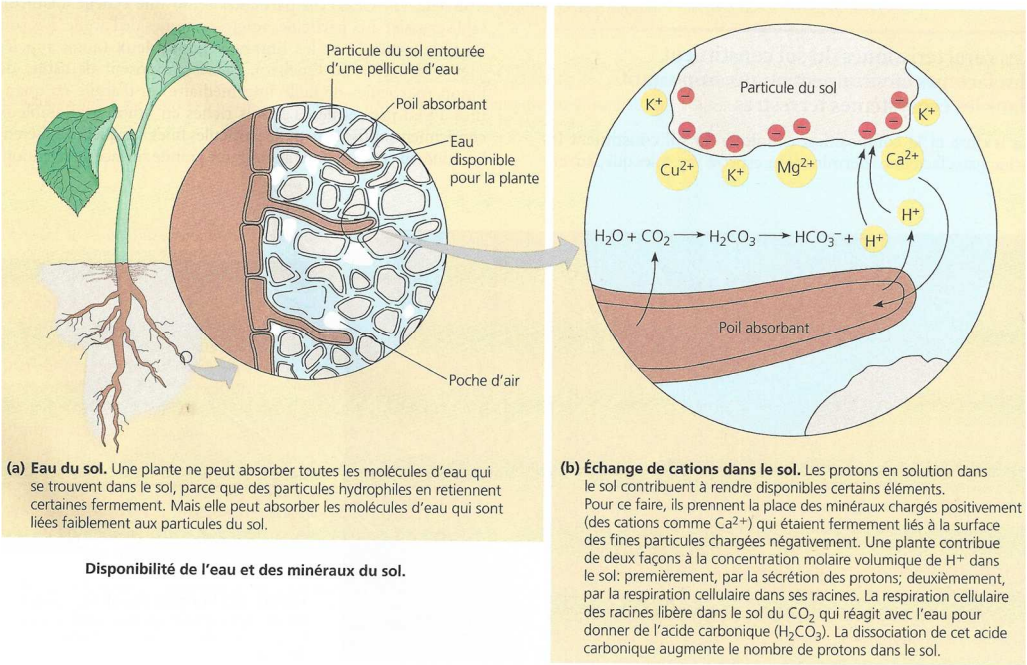
FIGURE 14. Une autre présentation montrant les gradients. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

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

- Les **pompes à protons** (figures 13-14) 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**.

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

- 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 15).
- Les racines **ne peuvent donc pas exploiter indéfiniment** la **même zone du sol** et sont « condamnées » à **croître**.



(a) Eau du sol. Une plante ne peut absorber toutes les molécules d'eau qui se trouvent dans le sol, parce que des particules hydrophiles en retiennent certaines fermement. Mais elle peut absorber les molécules d'eau qui sont liées faiblement aux particules du sol.

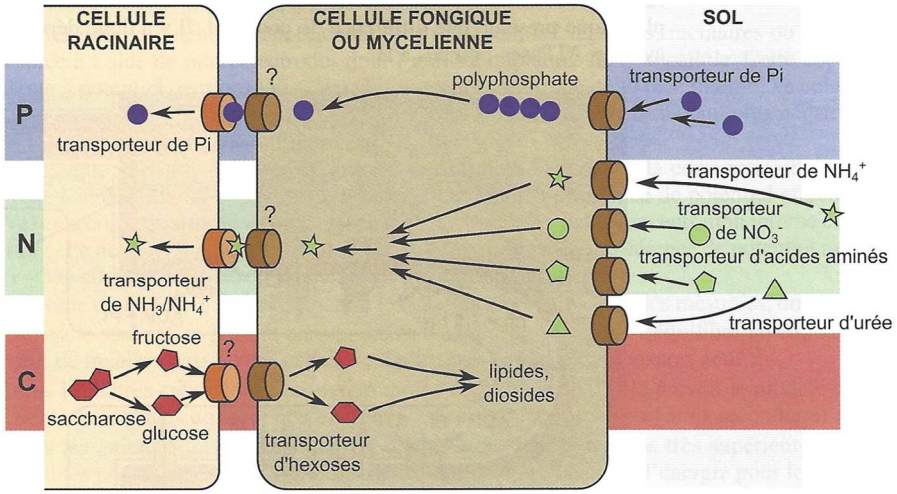
Disponibilité de l'eau et des minéraux du sol.

(b) Échange de cations dans le sol. Les protons en solution dans le sol contribuent à rendre disponibles certains éléments. Pour ce faire, ils prennent la place des minéraux chargés positivement (des cations comme Ca^{2+}) qui étaient fermement liés à la surface des fines particules chargées négativement. Une plante contribue de deux façons à la concentration molaire volumique de H^+ dans le sol: premièrement, par la sécrétion des protons; deuxièmement, par la respiration cellulaire dans ses racines. La respiration cellulaire des racines libère dans le sol du CO_2 qui réagit avec l'eau pour donner de l'acide carbonique (H_2CO_3). La dissociation de cet acide carbonique augmente le nombre de protons dans le sol.

FIGURE 15. L'acidification du sol, une conséquence de l'absorption racinaire.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

C. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes

- L'**absorption mycorhizienne** suppose évidemment des **transporteurs** qui ne sont pas forcément clairement identifiés (figure 16).
- 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 16).



Les principaux échanges au niveau d'une mycorhize.
Les points d'interrogation indiquent des protéines d'export non encore identifiées.

FIGURE 16. Transporteurs impliqués dans les mycorhizes [*pour information*].
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

D. Le transfert radial de l'eau et des ions

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

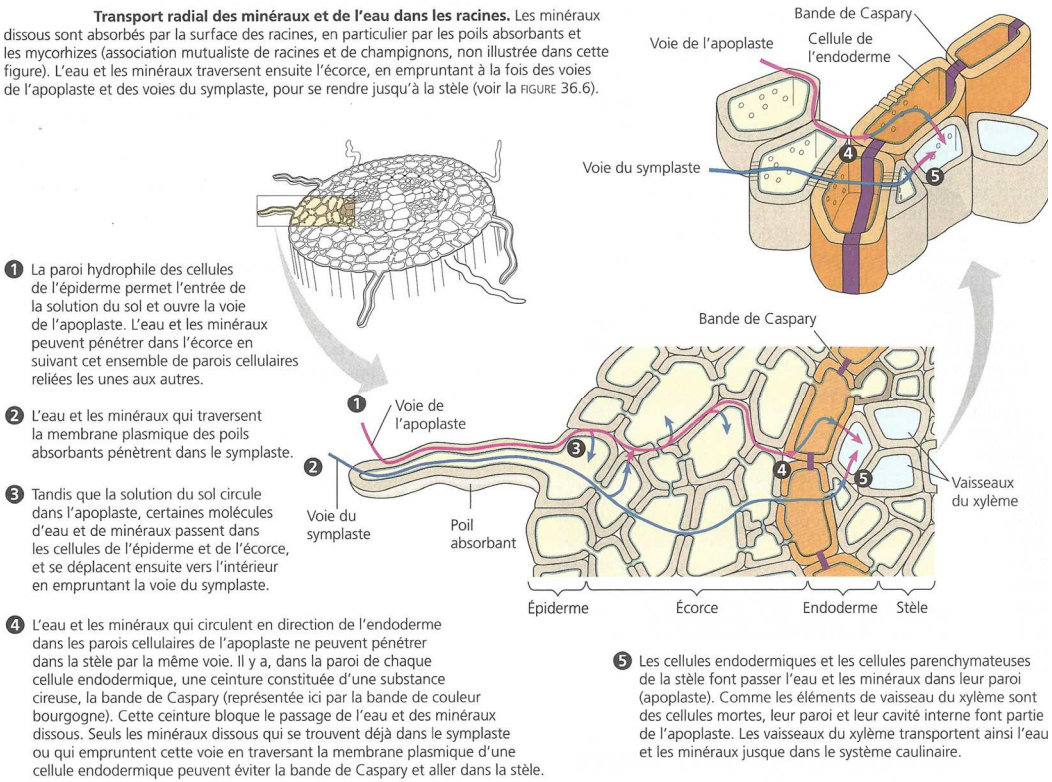


FIGURE 17. Transfert radial : voies symplasmique et apoplasmique.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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

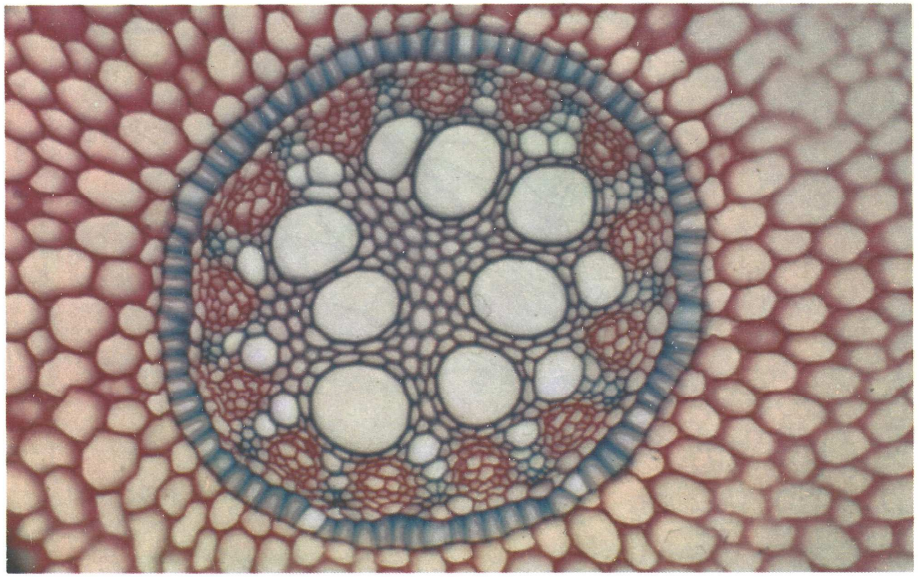
- L'eau et les ions se déplacent à la fois par l'**apoplasme** (***continuum des parois cellulaires***) et le **symplasme** (***continuum des cytoplasmes, notamment grâce aux plasmodesmes***) (figure 17).

> 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**.

2. La présence d'un cadre de CASPARY, barrière endodermique qui impose une entrée symplasmique dans le cylindre central

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

> Notons que chez les **Monocotylédones** dont on rappelle qu'elles 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 18).



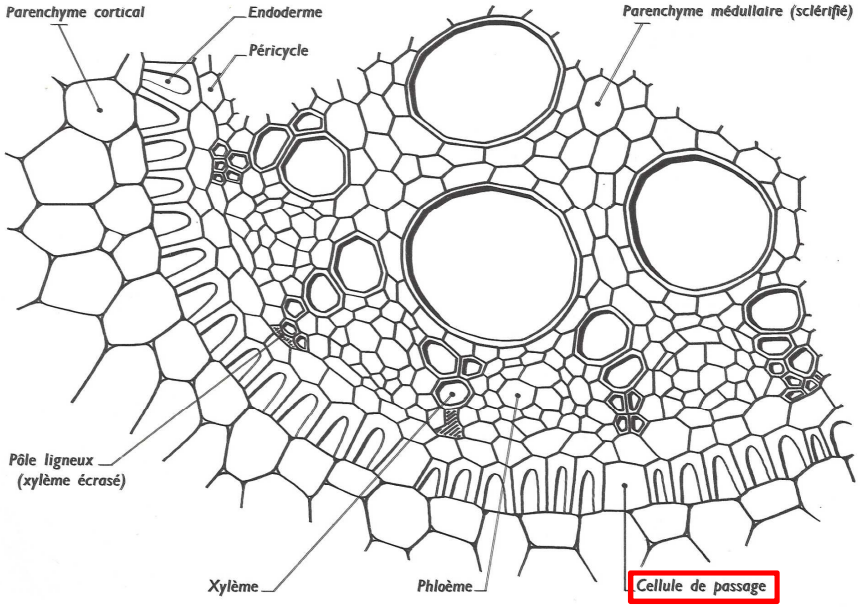


FIGURE 18. Localisation des cellules de passage chez les Monocotylédones.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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.

° Liens entre le **sol** et la **plante**
[° **Complexe argilo-humique CAH**]
[° **Disponibilité de l'eau** dans le sol : **« types » d'eau**]
° **Organisation du rhizoderme** et sa **subérification**
[° Expérience de **ROSÈNE**]
° **Endomycorhize** : schéma simplifié
° **Ectomycorhize** : schéma simplifié
° **Mycorhization**
° **Échanges trophiques** entre la **plante** et le **champignon**
° **Gradient radial** de **potentiel hydrique** dans la **racine**
° **Mécanismes** d'absorption des **principaux ions**
° **Transfert radial** : **voies symplasmique** et **apoplasmique** (+ transcellulaire)
[° **Acidification** du **sol**]

Vous devez en outre **savoir / pouvoir**
[faire le lien avec les TP B1 + A3-A4-A5]
° Montrer **l'organisation** d'une **racine** macroscopiquement
° Montrer **l'organisation histologique** d'une **racine**, y compris des **poils absorbants**
° Reconnaître les **deux grands types de mycorhizes**

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

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.* 2e édition (1e édition 2012), Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GARBAYE, J. (2013). *La symbiose mycorhizienne.* Quae, Versailles.

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

LAGABRIELLE, Y., R. MAURY & M. RENARD (2013). *Mémo visuel de Géologie. L'essentiel en fiches. Licence. Prépas. CAPES.* Dunod, Paris.

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES.* Dunod, Paris.

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e 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 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, 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 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e 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, 2e édition (1e édition 2010).

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2010).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

SELOSSE, M.-A. (2000). *La symbiose. Structures et fonctions, rôle écologique et évolutif.* Vuibert, Paris.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme **1**
Introduction **1**

I. Le sol, point d'ancrage et réservoir de ressources hydro-minérales pour la plante [limite programme ?] **3**
A. Le sol, revêtement superficiel de la planète **3**
1. Une interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère 3
2. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons 4
B. La solution du sol, réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante **4**
1. La plante adulte, organisme fixé qui exploite le sol et l'atmosphère 4
2. Une fraction minérale et une fraction organique qui forment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations 4
3. Une composante hydrique plus ou moins disponible 5

II. L'absorption racinaire, un processus qui suppose d'importantes surfaces d'échanges avec le sol **6**
A. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants **6**
1. Un tissu présentant une importante surface d'absorption 6
2. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de Rosène 6
B. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption **6**
1. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique 6
2. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes 7
3. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre… quoique 8
4. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire 8
5. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque 8
6. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizopshère vs. mycorhizosphère) 9

III. L'absorption racinaire, un processus qui consiste en des flux d'eau et d'ions depuis le sol jusqu'au xylème **10**
A. L'absorption et le transfert d'eau jusqu'au xylème, un phénomène d'osmose qui suit un gradient décroissant de potentiels hydriques **11**
1. Le potentiel hydrique, base physique de l'osmose 11
2. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers d'aquaporines 11
3. Le potentiel osmotique, composante du potentiel hydrique expliquant l'entrée et le transfert radial d'eau au niveau racinaire 11
B. L'absorption des ions, un phénomène actif ou passif selon les ions concernés **11**
1. Les besoins minéraux des Angiospermes 11
2. Des concentrations ioniques loin de l'équilibre de Nernst 12
3. Une entrée active des anions (transport actif secondaire de type symport, utilisant la force proton-motrice) 12
4. Une entrée active des nitrates (transport actif secondaire de type antiport, utilisant des ions hydroyxdes) 12
5. Une entrée passive des cations par diffusion simple ou diffusion facilitée au travers de canaux… qui nécessitent leur expulsion active (par antiport utilisant le force proton-motrice) 13
6. L'entretien du gradient de protons par l'unique transport actif primaire en présence : les pompes ATPases H^+ 14

7. L'acidification locale du sol, conséquence du fonctionnement des pompes ATPases H^+ 14
C. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes 14
D. Le transfert radial de l'eau et des ions 15
1. Un transfert radial passif à la fois apoplasmique et symplasmique (voire « transcellulaire ») 15
2. La présence d'un cadre de Caspary, barrière endodermique qui impose une entrée symplasmique dans le cylindre central 15

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 16
Références 17
Plan du chapitre 17

© 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 décembre 2015 • Dernière actualisation : février 2017. Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : http://tanguyjean.businesscatalyst.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.