



Lycée François-René de CHATEAUBRIAND  
 136 BOULEVARD DE VITRÉ, CS 10637  
 35706 RENNES CEDEX 7  
**CLASSE PRÉPARATOIRE BCPST 1**  
 Biologie Chimie Physique Sciences de la Terre

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)	
<p>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.</p> <p>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.</p>	
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	
<p>La plante prélève la solution du sol par une absorption racinaire sélective d'eau et d'ions minéraux mettant en action des échanges transmembranaires.</p> <p>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.</p> <p>Il existe des voies de circulation symplasmique et apoplasmique.</p> <p>L'absorption d'eau et d'ions est à l'origine de la sève brute qui circule dans le xylème.</p> <p>La transpiration foliaire et la poussée racinaire constituent deux moteurs complémentaires d'ascension de la sève brute.</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Mettre en lien les caractéristiques cellulaires des poils absorbants avec leur rôle.</li> <li>- Caractériser les différentes modalités des échanges transmembranaires permettant l'absorption de la solution du sol.</li> <li>- Estimer le sens et l'intensité des flux d'eau et d'ions à partir de valeurs de potentiel hydrique et de potentiel électrochimique.</li> <li>- Réaliser ou exploiter des préparations microscopiques (colorées au carmino-vert ou bleu coton-lactique) pour :                         <ul style="list-style-type: none"> <li>• identifier les caractéristiques structurales des ecto mycorhizes et endomycorhizes ;</li> <li>• repérer les différents tissus traversés par la solution hydrominérale dans une racine ;</li> <li>• identifier les tissus conducteurs dans des coupes transversales et/ou longitudinales de racine, de tige et de limbe de feuille.</li> </ul> </li> <li>- Identifier dans une coupe d'organe végétatif d'Angiosperme les principaux tissus et relier leur structure avec leur fonction.</li> </ul>

Précisions et limites	
<p>L'étude anatomique se base sur des coupes transversales de limbe de feuille et des coupes transversales et longitudinales de tiges et racines.</p> <p>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.</p> <p>L'identification des organes et de la position systématique à partir de préparations microscopiques s'appuie sur une clef de détermination simple.</p> <p>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.</p> <p>L'étude anatomique se poursuit en BCPST 2 lors de séances portant sur le développement et les adaptations au milieu de vie.</p>	
SV-B-2-2 Échanges gazeux avec le milieu de vie	
<p>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<sub>2</sub> et O<sub>2</sub> entre l'atmosphère externe et l'atmosphère interne du végétal.</p> <p>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.</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Réaliser ou exploiter des préparations microscopiques de limbe de feuille pour :                         <ul style="list-style-type: none"> <li>• identifier les espaces de circulation des gaz (stomates, chambres sous-stomatiques et méats/lacunes) ;</li> <li>• relier la localisation et la répartition des stomates avec l'orientation de la feuille.</li> </ul> </li> <li>- Expliquer le lien entre l'ouverture des stomates et la montée de la sève brute.</li> </ul>
Précisions et limites	
<p>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.</p>	
SV-B-2-3 Distribution des assimilats photosynthétiques au sein du végétal	
<p>Les photosynthétats produits dans les organes sources sont distribués dans les organes puits via la sève élaborée.</p> <p>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.</p> <p>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.</p> <p>La formation de nodosités dépend de la fertilité du sol.</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Réaliser ou exploiter des préparations microscopiques de limbe de feuille (colorées au carmino-vert) pour :                         <ul style="list-style-type: none"> <li>• identifier le phloème dans des coupes transversales et/ou longitudinales de racine, de tige et de limbe de feuille ;</li> <li>• identifier les structures de réserve d'un organe végétatif au choix à l'échelle de l'organe, de la cellule, des molécules ;</li> <li>• mettre en évidence des réserves amyliacées ;</li> </ul> </li> <li>- En prenant appui sur des coupes de nodosité, présenter l'organisation fonctionnelle de celle-ci.</li> <li>- 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.</li> </ul>
Précisions et limites	
<p>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.</p>	
Liens :	
<p>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</p>	

## 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,  
 $\Delta C$  : 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'**épaisseur** 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

### Capacités exigibles

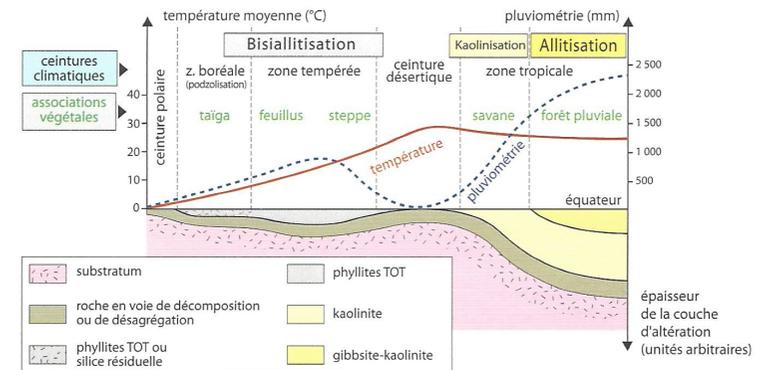
- ✓ **Mettre en lien** les caractéristiques cellulaires des poils absorbants avec leur rôle.
- ✓ **Caractériser** les différentes modalités des échanges transmembranaires permettant l'absorption de la solution du sol.
- ✓ **Estimer** le sens et l'intensité des flux d'eau et d'ions à partir de valeurs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

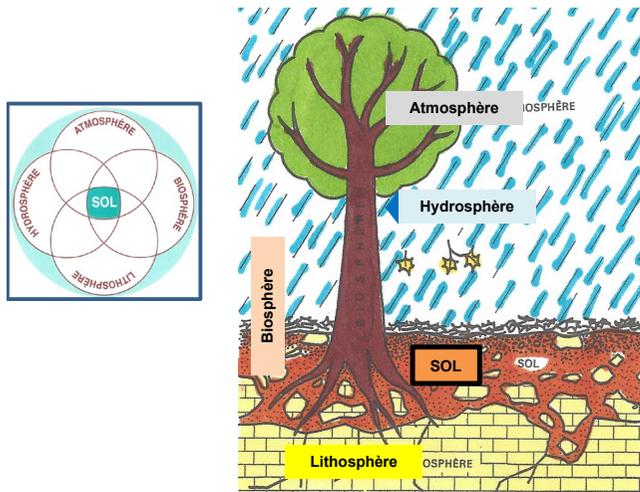
#### 1. Une interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère

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.



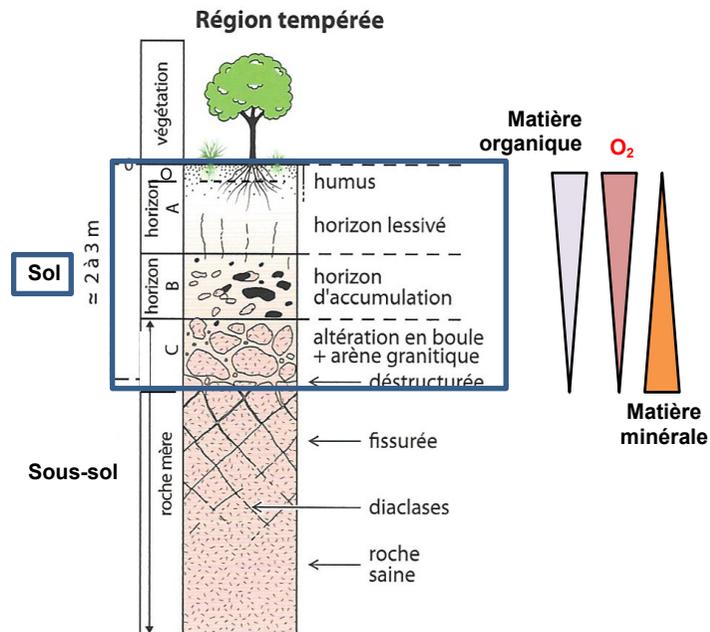
Zonation des altérations (type et intensité) en fonction de la température et de la pluviométrie

**▲ 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].**  
 Phyllites, 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.

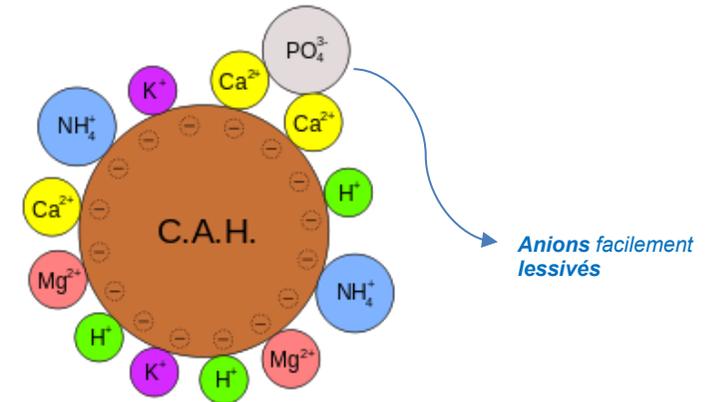
## 2. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons



▲ 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.

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

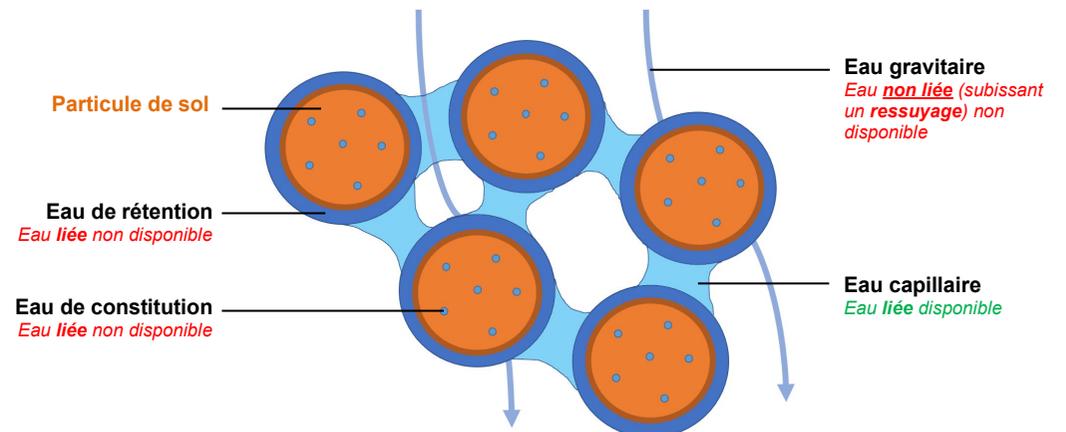
a. Une fraction minérale et une fraction organique qui forment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations



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

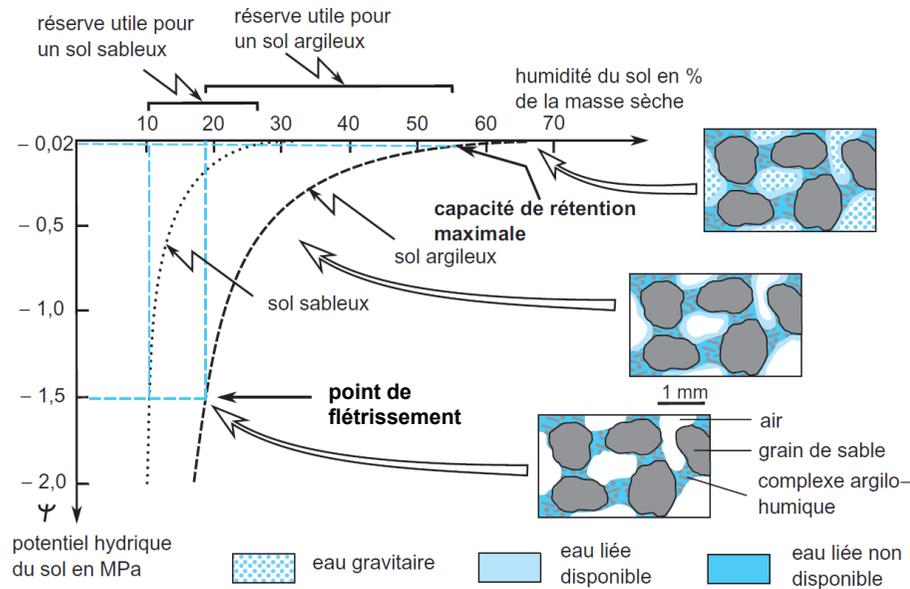
b. Une composante hydrique plus ou moins disponible

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



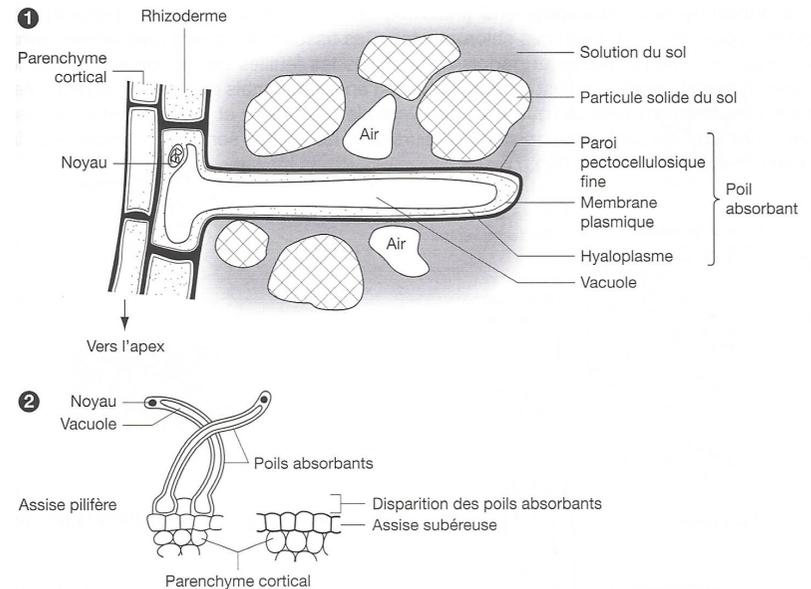
▲ FIGURE 5. La typologie de l'eau dans le sol. Original (avril 2022).

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



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

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



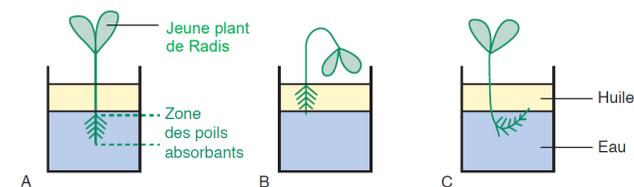
**Poils absorbants**

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**

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.



**Hilda ROSENE (1897-1978)**

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

**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**

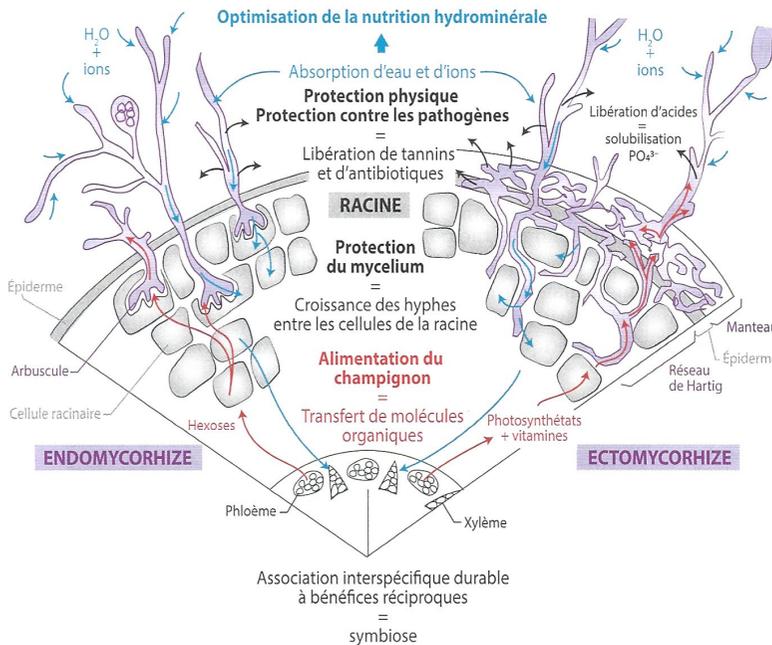
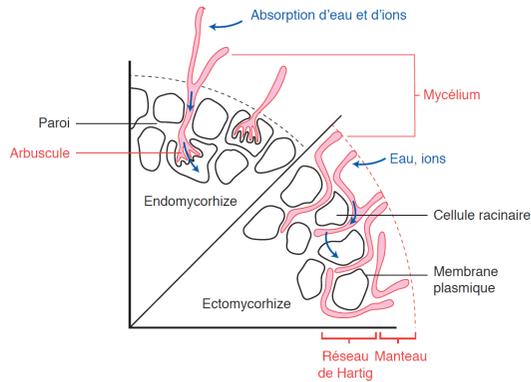
**a. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants**

**α. Un tissu présentant une importante surface d'absorption**

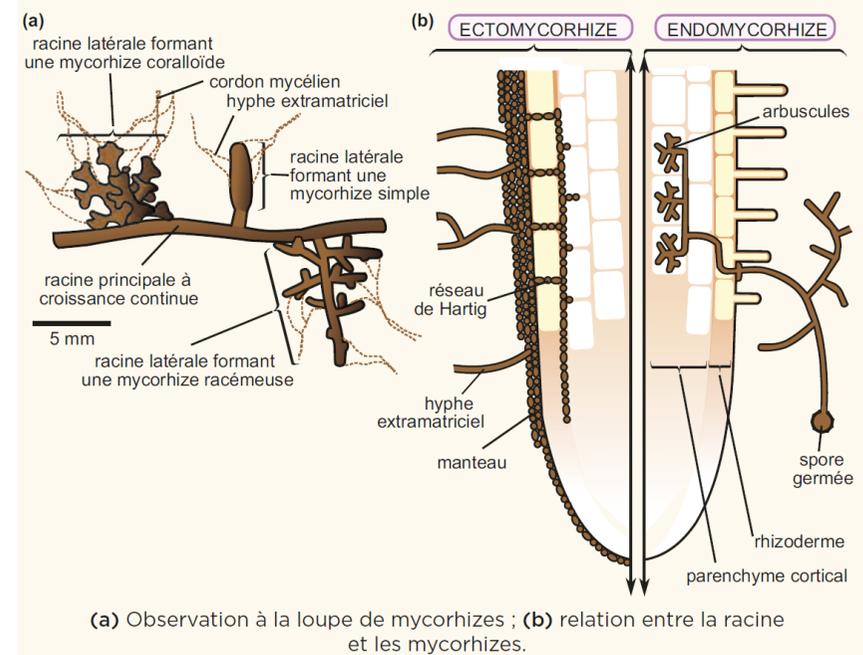
**b. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption**

**a. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique**

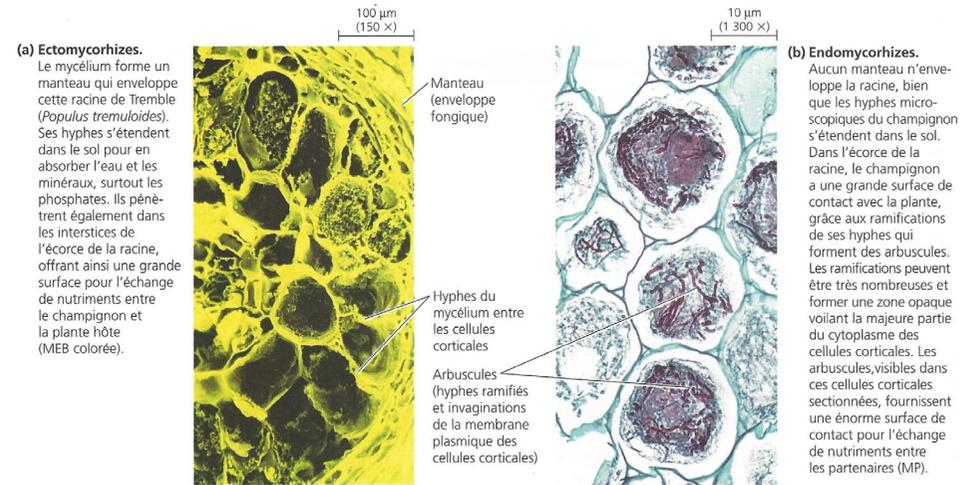
**β. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes**



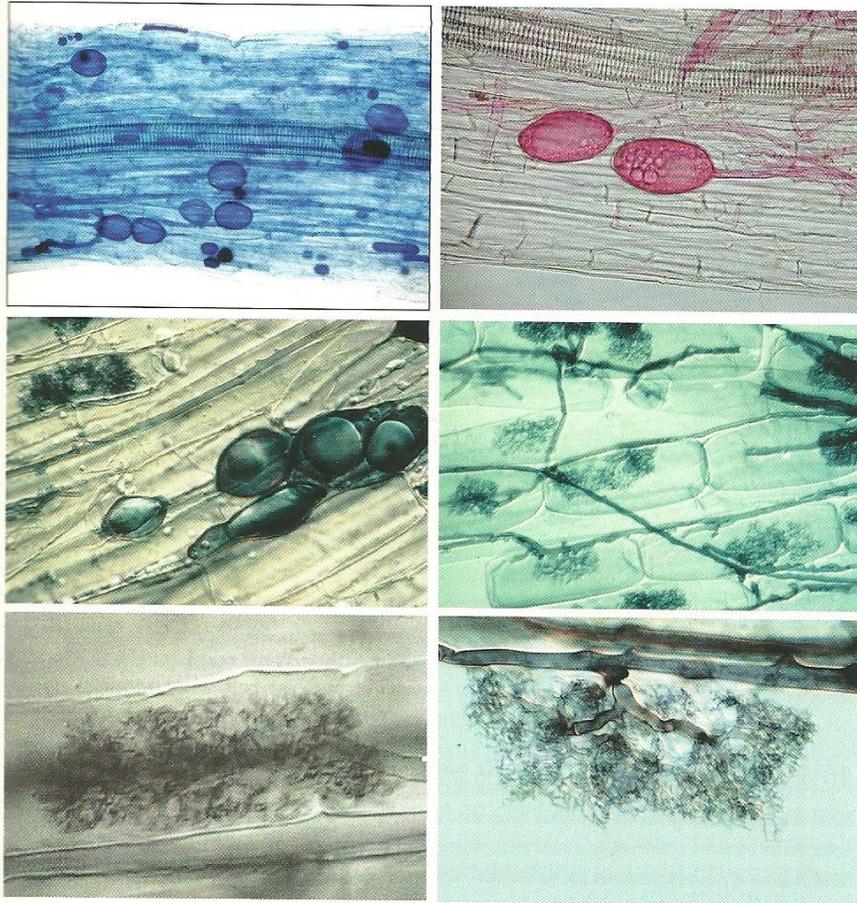
**▲ FIGURE 9. Endomycorhize vs. ectomycorhize : deux visions.**  
D'après SEGARRA *et al.* (2015) et DAUTEL *et al.* (2021)



**▲ 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 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 longitudinaux (photo reproduite avec l'aimable autorisation de Mark Brundrett).

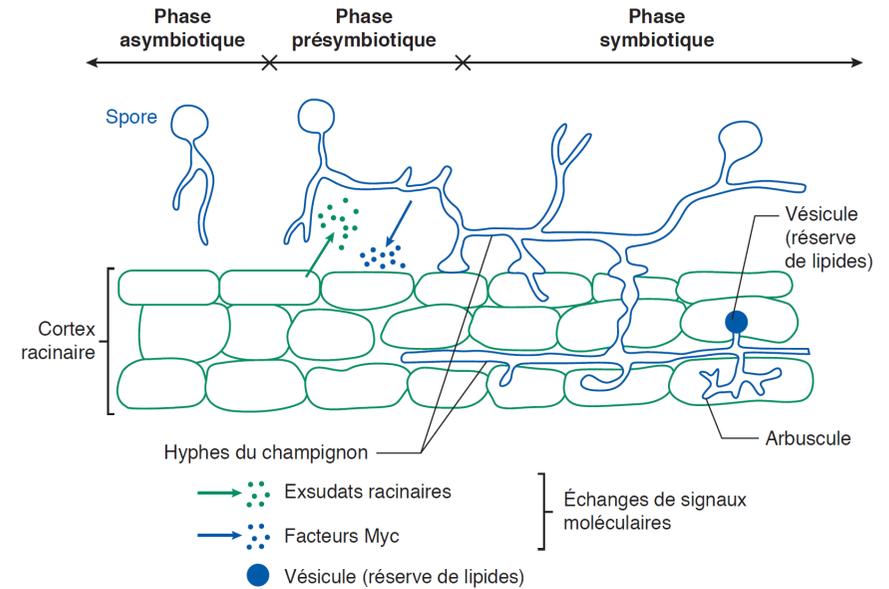
**Au milieu à droite** : hyphes portant des arbuscules ; chaque arbuscule occupe une cellule du cortex racinaire (photo Mark Brundrett).

**Photos du bas** : vue à fort grossissement de deux arbuscules de forme différente (photo à gauche : Paola Bonfante, in Bonfante, Perrot, 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).

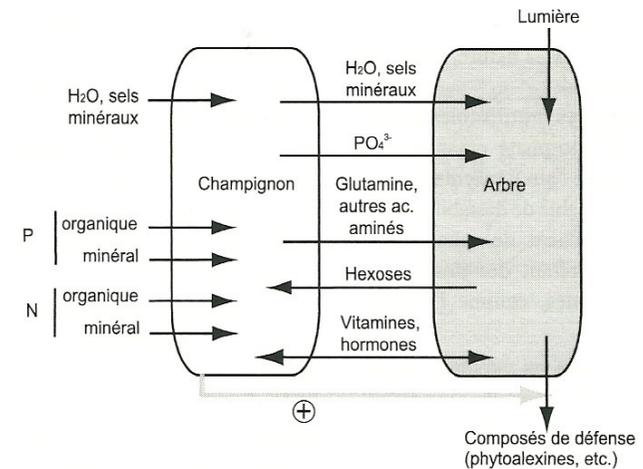
γ. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre... quoique

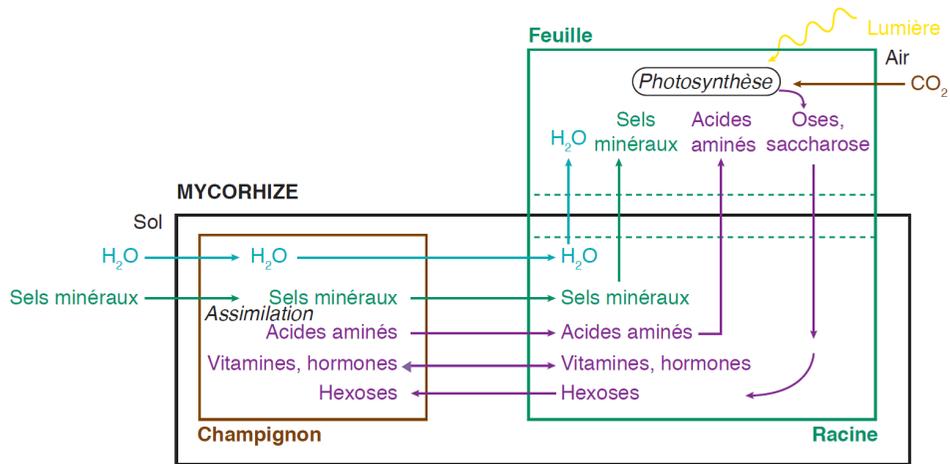
### δ. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire



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

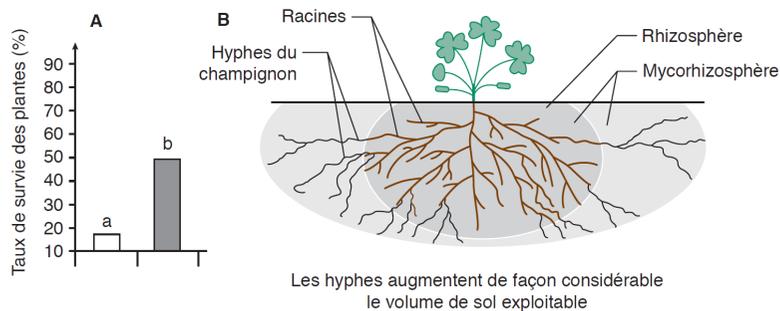
### ε. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque





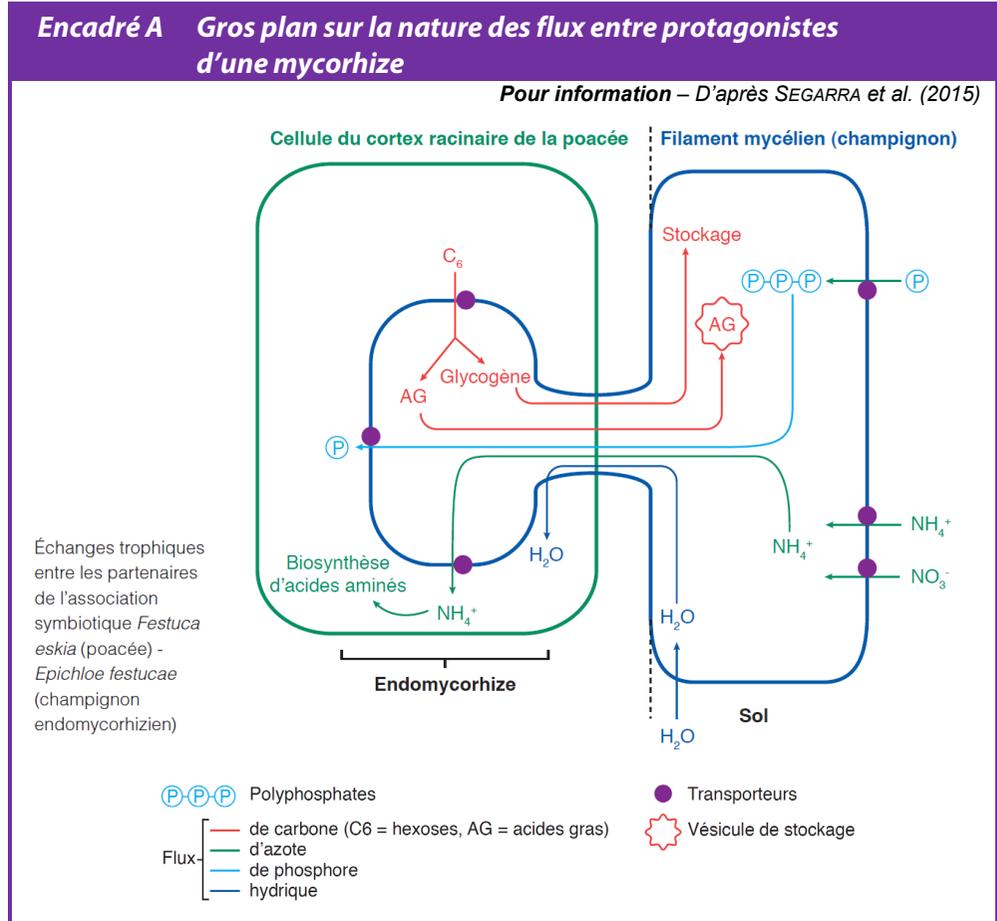
**A** FIGURE 13. Échanges entre protagonistes d'une mycorhize : deux visions.  
D'après SELOSSE (2000) et SEGARRA *et al.* (2015).

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



**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

**A** 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**

**a. Le potentiel hydrique, base physique de l'osmose**

## Encadré B 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 ( $\Psi_s$ ) : 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  $\pi$  s'exprime en Pascal (Pa).



La concentration doit être homogène à des mol.m<sup>-3</sup> car la pression osmotique est homogène à des Pascals (J.m<sup>-3</sup>).



Le produit  $C \times i$  représente l'osmolarité et s'exprime en osmol.m<sup>-3</sup>. 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  $\Pi$  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.

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

– une composante hydrostatique ( $\Psi_p$ ) : 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 ( $\Psi_g$ ) : l'eau se déplace vers le bas.

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

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

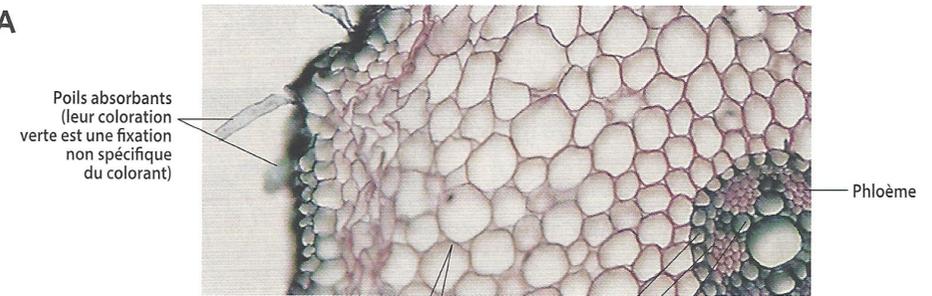
– une composante matricielle ( $\Psi_m$ ) liée aux forces de rétention de l'eau, dues aux forces de tensions superficielles.

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

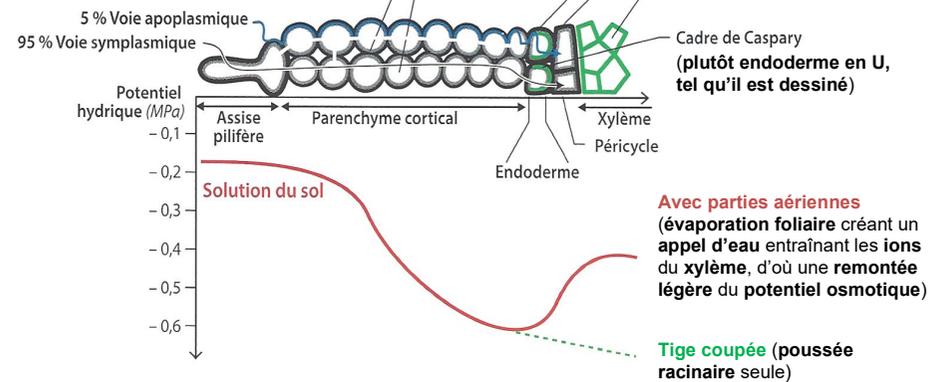
où  $T$  représente la tension superficielle de l'eau et  $r$  le rayon du ménisque considéré.

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

A



B



L'eau passe dans la racine en suivant les potentiels hydriques décroissants.

A. Une coupe transversale de racine d'iris colorée au carmine-vert (x 50).

B. L'évolution du potentiel hydrique dans les tissus racinaires.

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

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

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

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

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

▼ **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 <sup>-1</sup> )	Concentration calculée dans le milieu intracellulaire (mmol.L <sup>-1</sup> )	Concentration observée dans le milieu intracellulaire (mmol.L <sup>-1</sup> )
K <sup>+</sup>	1	74	75
Na <sup>+</sup>	1	74	8
Mg <sup>2+</sup>	0,25	1 340	3
Ca <sup>2+</sup>	1	5 360	2
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	2	0,0272	28
Cl <sup>-</sup>	1	0,0136	7
H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	1	0,0136	21
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0,25	0,00005	19

**Comparaison des concentrations ioniques observées et calculées dans une cellule racinaire**

Seul le K<sup>+</sup> est proche de l'équilibre. Les **anions** NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup>, H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup> et SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> 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<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup> 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.

C<sub>1</sub> et C<sub>2</sub> : concentrations molaires de A dans les solutions « 1 » et « 2 » ;

V<sub>1</sub> et V<sub>2</sub> : potentiels électriques sur les deux faces de la membrane ;

μ : potentiel électrochimique de A dans un compartiment.

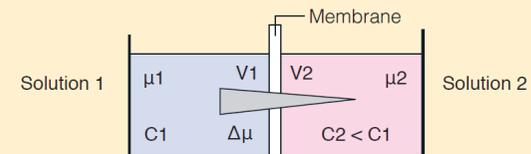


Figure encart 3.3a

► **Expression du potentiel électrochimique μ<sub>A</sub> de A dans une solution aqueuse**

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

μ<sub>A</sub><sup>°</sup> : 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<sup>-1</sup>.mol<sup>-1</sup>)

T : température de la solution (en K)

C : concentration molaire de A dans la solution (en mol.m<sup>-3</sup>)

z : nombre de charges de A (ex : z = +2 pour Ca<sup>2+</sup> et z = -1 pour Cl<sup>-</sup>)

F : constante de Faraday (-96500 C.mol<sup>-1</sup>)

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 (μ<sub>2</sub> < μ<sub>1</sub>), 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 (μ<sub>2</sub> > μ<sub>1</sub>), 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 μ<sub>1</sub> = μ<sub>2</sub>.

**Cas d'un soluté non chargé**

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

Lorsque Δμ = 0, C<sub>1</sub> = C<sub>2</sub>. 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<sup>+</sup>. À t = 0, on suppose une osmolarité égale et aucune différence de potentiel électrique (ddp) entre les deux compartiments.

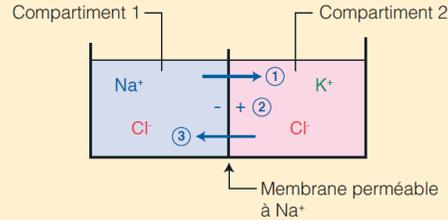


Figure encart 3.3b

- 1 : la différence de concentration en Na<sup>+</sup> 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<sup>+</sup> 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<sup>+</sup> dans les deux compartiments ne seront donc pas égales.

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

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

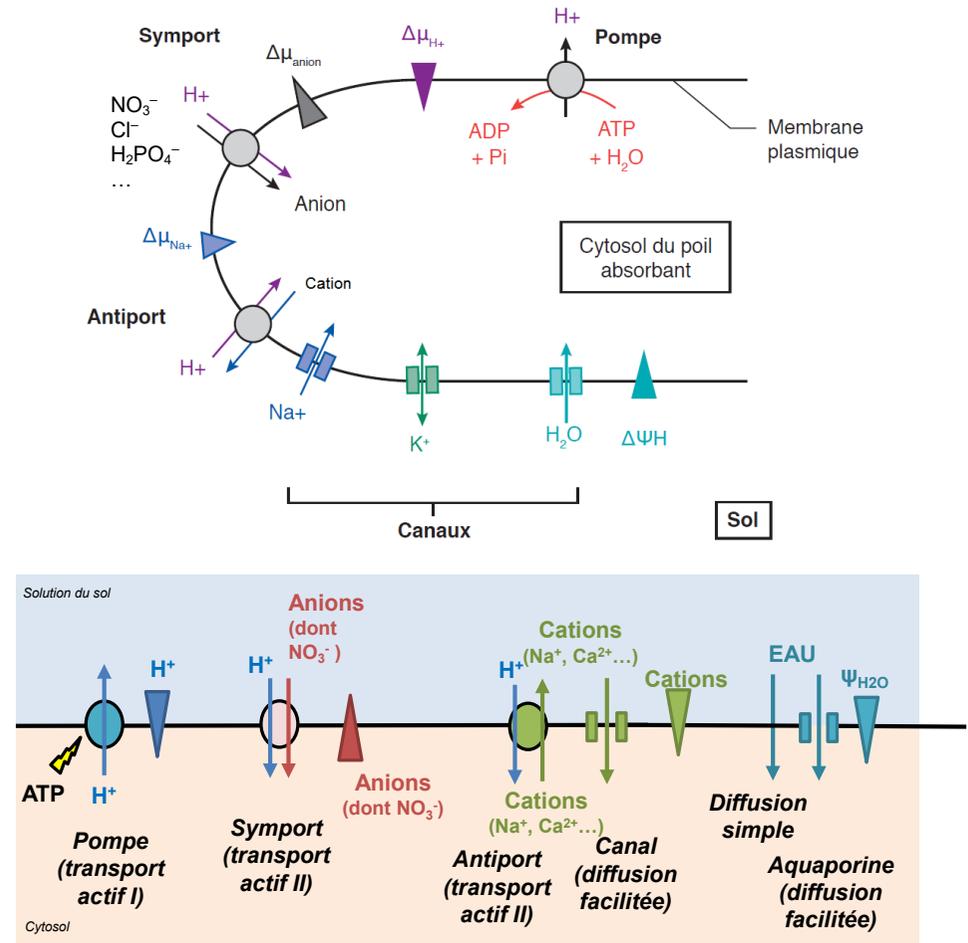
$V_2 - V_1 = \Delta V$  est le *potentiel électrique d'équilibre de l'ion*, c'est-à-dire la ddp qui devrait exister entre les deux faces de la membrane pour que l'ion considéré soit à l'équilibre.

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  $\Delta\mu$ .

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

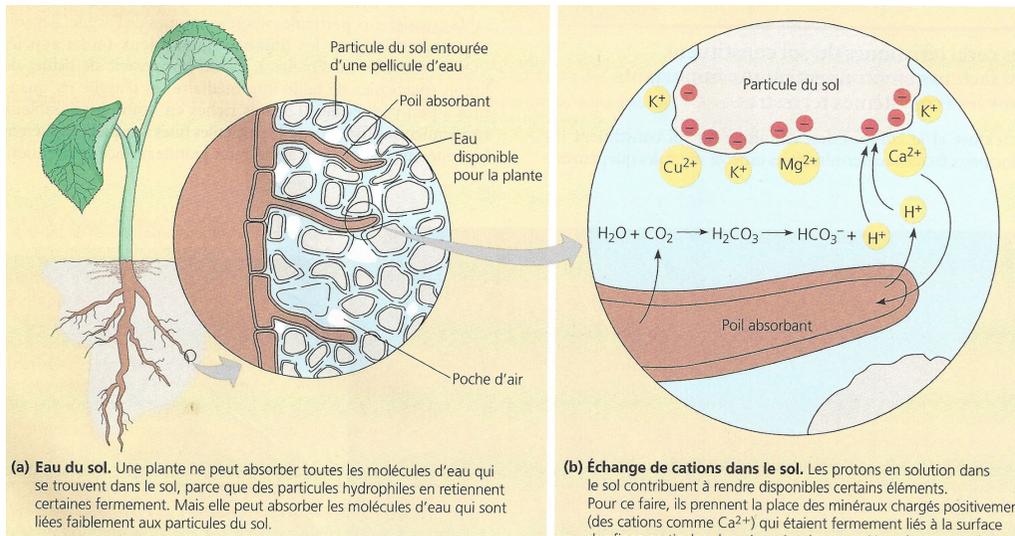


▲ FIGURE 16. **Les transports transmembranaires au niveau d'un poil absorbant (deux visions).**  
D'après SEGARRA et al. (2015) et original (2018, modifié en 2022).

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)

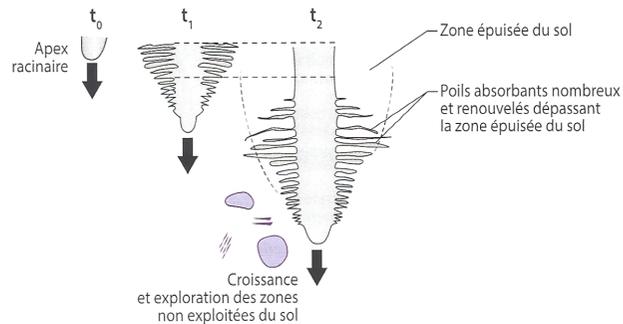
δ. L'entretien du gradient de protons par l'unique transport actif primaire en présence : les pompes ATPases H<sup>+</sup>

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



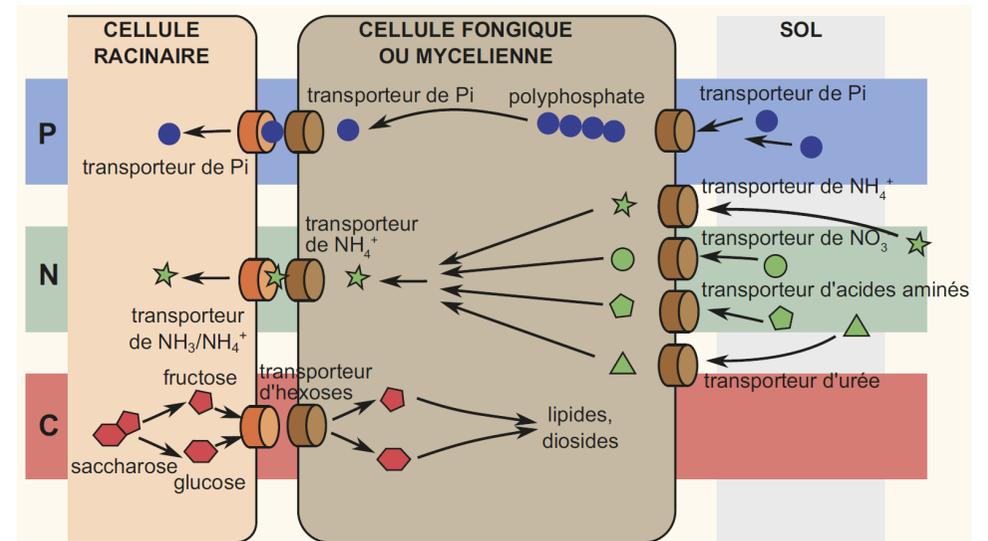
Disponibilité de l'eau et des minéraux du sol.

(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<sup>2+</sup>) 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<sup>+</sup> 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<sub>2</sub> qui réagit avec l'eau pour donner de l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>). La dissociation de cet acide carbonique augmente le nombre de protons dans le sol.



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

c. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes

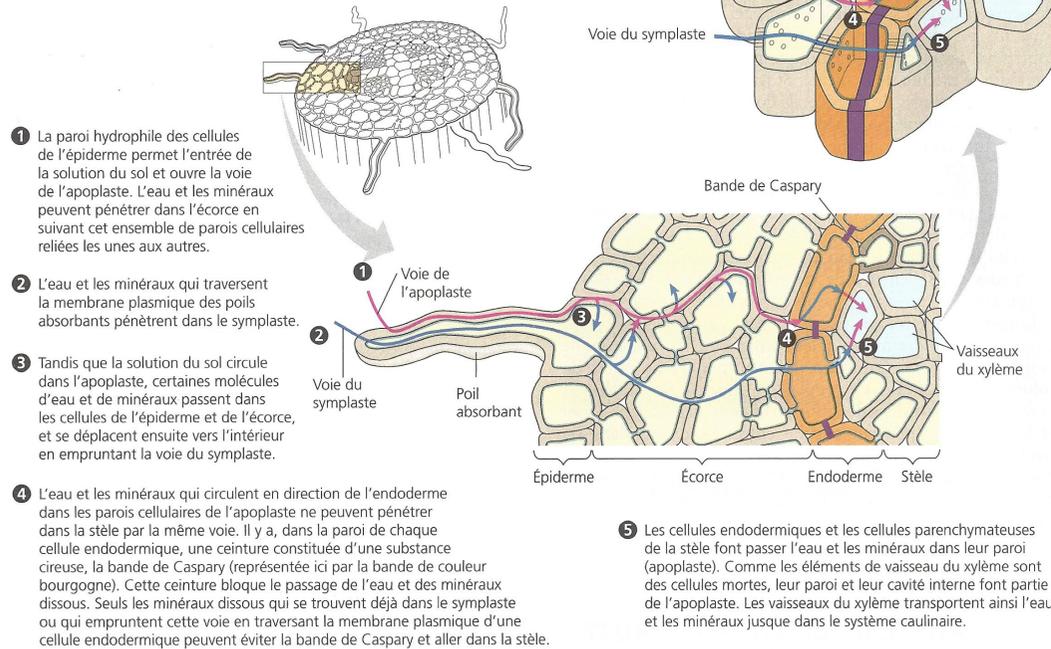


▲ FIGURE 18. Transporteurs impliqués dans les mycorhizes [pour information]. D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

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

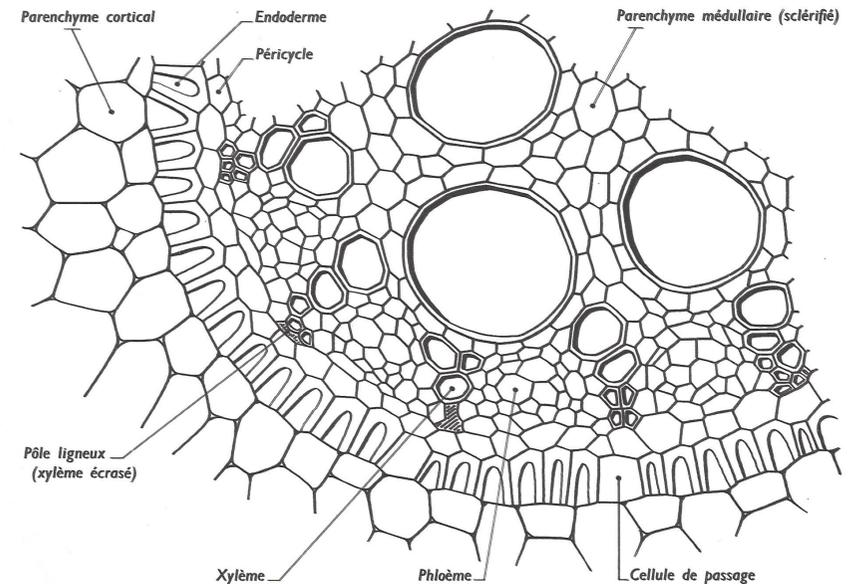
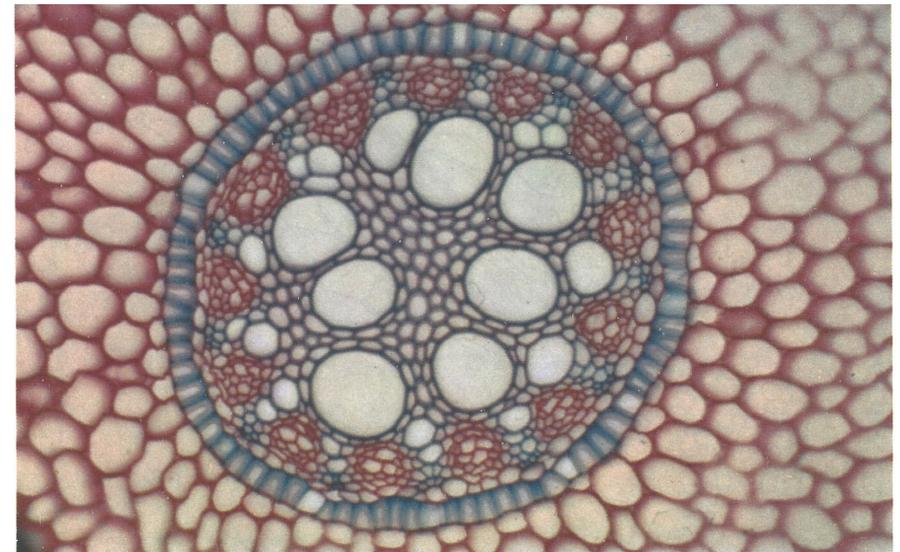
a. Un transfert radial passif à la fois apoplasmique et symplasmique (voire « transcellulaire »)

**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).



**▲ 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**



**▲ 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

## 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

▼ **TABEAU 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 <sup>-1</sup>	~0,1* g.L <sup>-1</sup>
Acides aminés (surtout Glu, Asp, Gln, Asn)	5 à 40 g.L <sup>-1</sup>	0,1 à 2 g.L <sup>-1</sup>
Ions minéraux	1 à 5 g.L <sup>-1</sup>	0,2 à 4 g.L <sup>-1</sup>
Protéines	1,45 à 2,20 g.L <sup>-1</sup>	~0,02** g.L <sup>-1</sup>
Total de solutés	250 à 1 200 mmol.kg <sup>-1</sup> Ψ <sub>o</sub> = -0,6 à -3 MPa	10 à 100 mmol.kg <sup>-1</sup> Ψ <sub>o</sub> = -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 débournement 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.

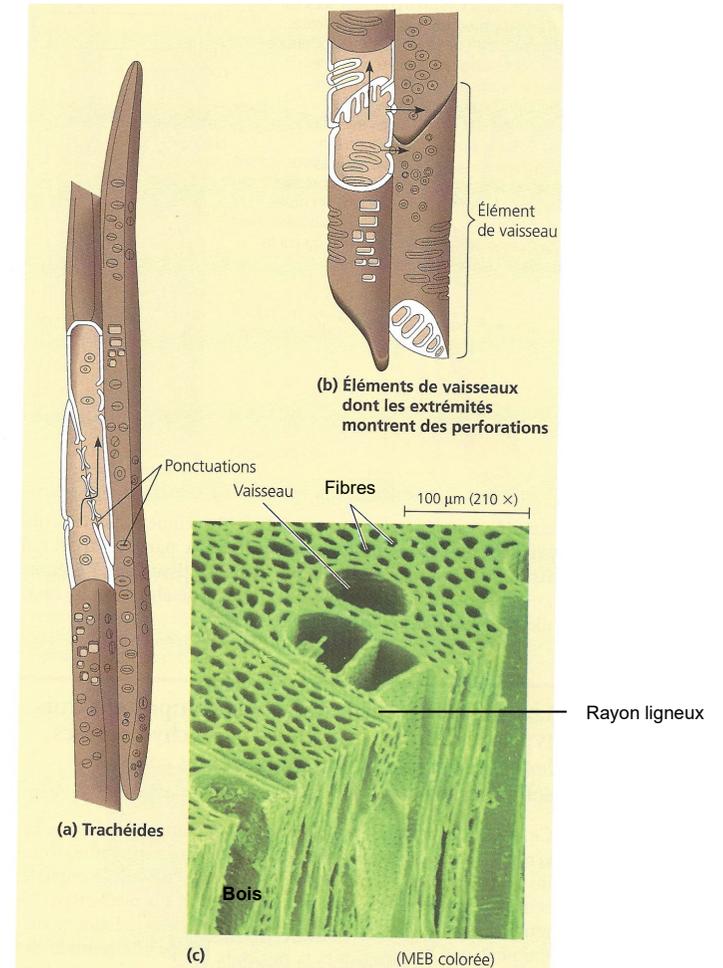
COMPOSITION DES SÈVES DE *NICOTIANA GLAUCA* EN MMOL.L<sup>-1</sup>.

	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Fe	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	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

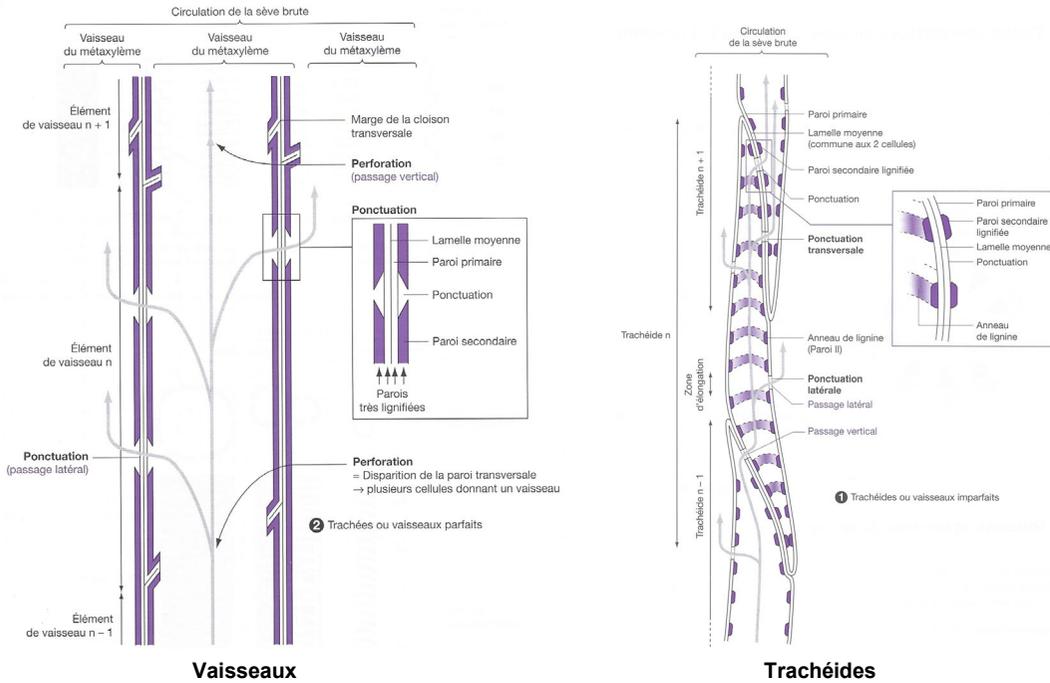
ND : non détectable ; NA : non disponible

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

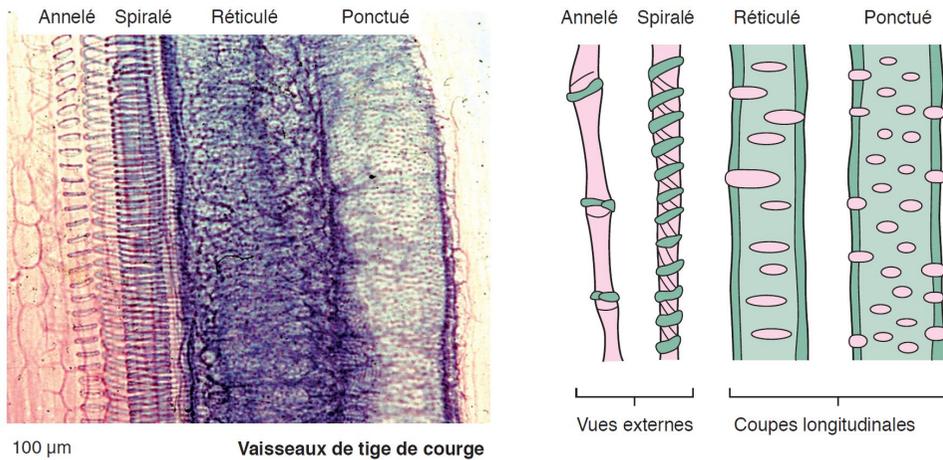
#### a. Le xylème, tissu résistant comprenant des cellules mortes à paroi lignifiée qui véhiculent la sève brute



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



▲ 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...

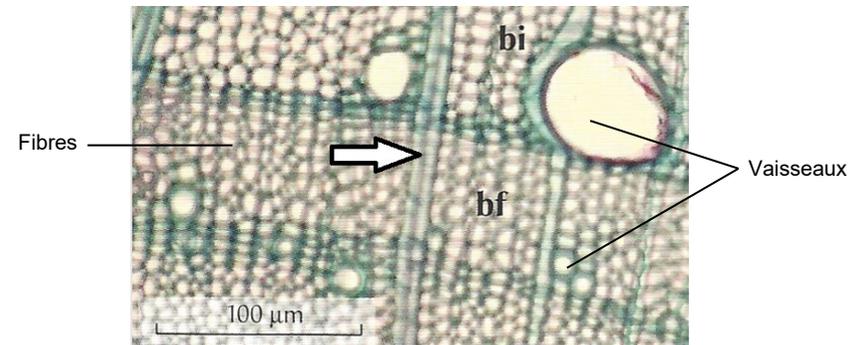


FIGURE a. **Coupe transversale dans du xylème secondaire.** D'après BOUTIN *et al.* (2010)  
bi : bois initial. bf : bois final. Flèche : rayon.

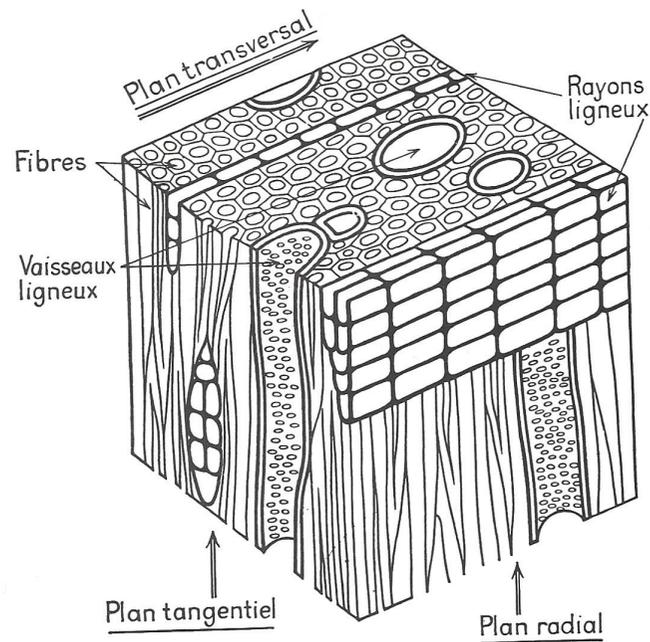
- Les **types cellulaires principaux** du bois sont donc au nombre de **trois** (figure a) :
  - Les **vaisseaux**, avec les **mêmes caractéristiques** que dans le **xylème primaire**. Notons que leur **diamètre varie** en fonction de la **saison** à laquelle ils se **mettent en place** (figures a-c).
  - 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**



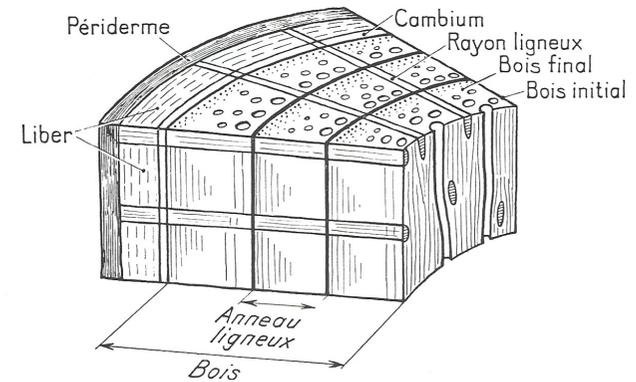
Cliché H. CAMEFORT.



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).

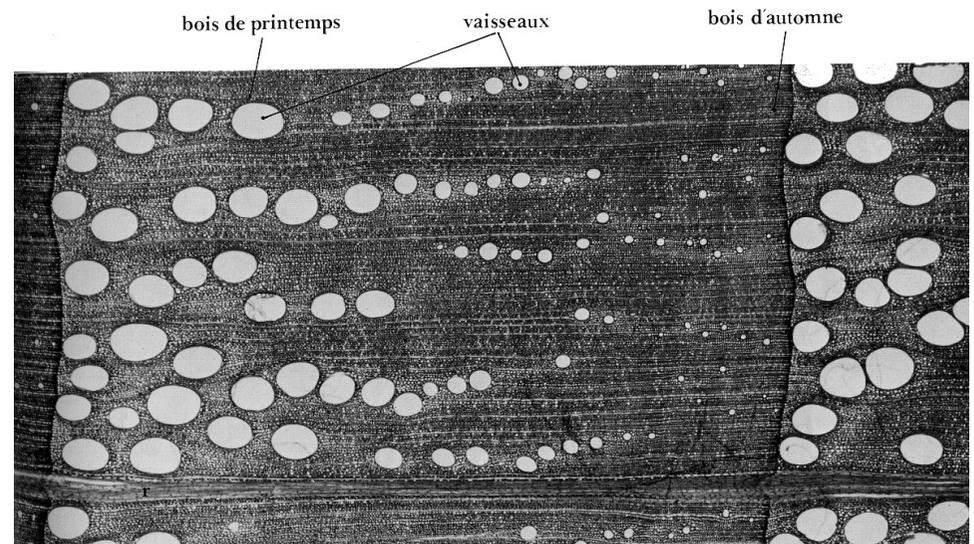


**FIGURE c. Autre bloc diagramme montrant l'organisation du bois.** D'après CAMEFORT (1977).

➤ 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).



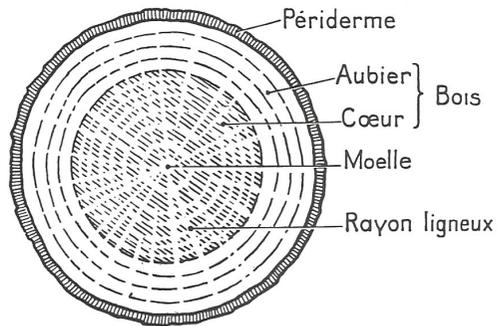
**FIGURE d. Gros plan sur un cerne.** (*r* = rayon ligneux). D'après ROLAND et al. (2008)

### 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

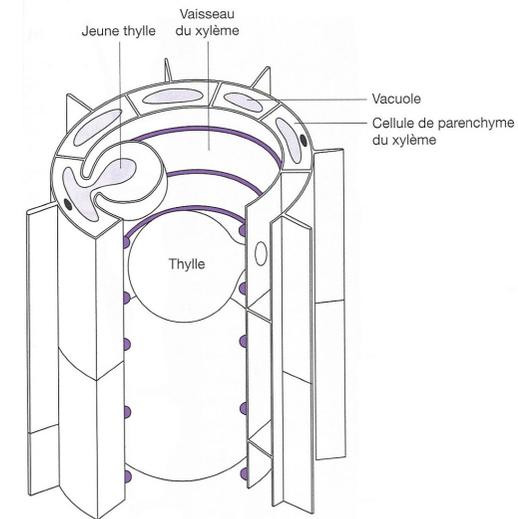
- Dans les troncs ou les racines âgées, on note la présence de deux parties dans le bois (figure 38) :
- Le **bois de cœur** ou **duramen** correspond à du **bois « mort » qui n'est plus fonctionnel : la sève brute n'y circule plus**. Cette partie est **plus sombre et plus dure** que l'aubier. Les **cellules 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.** Liber non représenté. D'après CAMEFORT (1977).

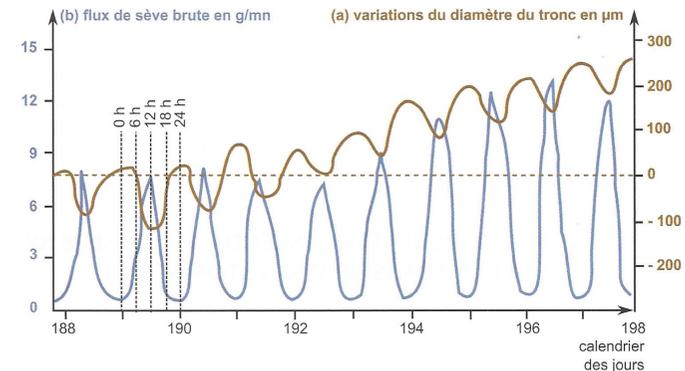
### b. Le xylème, tissu qui peut être obturé par des thylles à la mauvaise saison (ou définitivement dans le duramen)



▲ 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



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

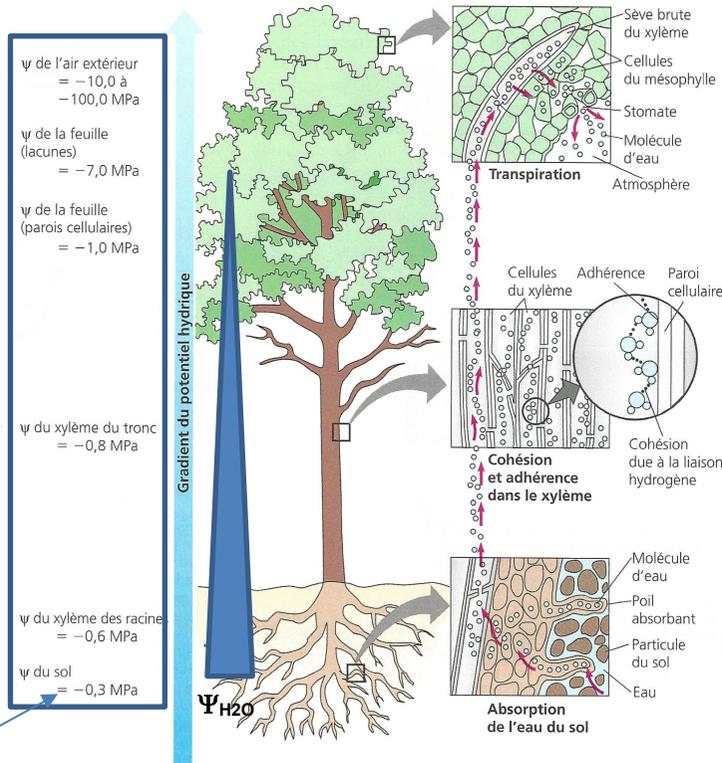
▲ FIGURE 25. **Variations journalières du flux de sève brute et du diamètre du tronc.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).

**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**



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)

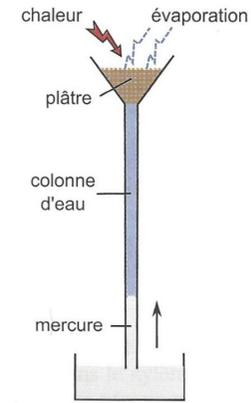
**Ascension de l'eau dans un arbre.** Les liaisons hydrogène permettent la formation d'une chaîne continue de molécules d'eau qui s'étend des feuilles jusqu'au sol. La force qui fait monter la sève brute dans le xylème est créée par un gradient de potentiel hydrique ( $\psi$ ). Dans le cas du courant de masse sur longue distance, le gradient de  $\psi$  est principalement dû au gradient de potentiel de pression ( $\psi_p$ ). La transpiration provoque une diminution du  $\psi_p$  de l'extrémité du xylème qui se trouve dans la feuille. Ce  $\psi_p$  est alors inférieur au  $\psi_p$  de l'extrémité située dans la racine.



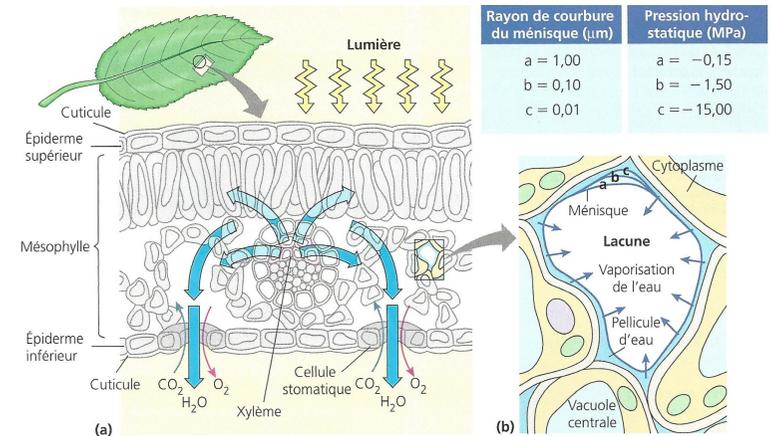
**Valeurs à connaître >>**

Dans le sol, le potentiel hydrique semble inférieur à 0,1 MPa

**▲ 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).



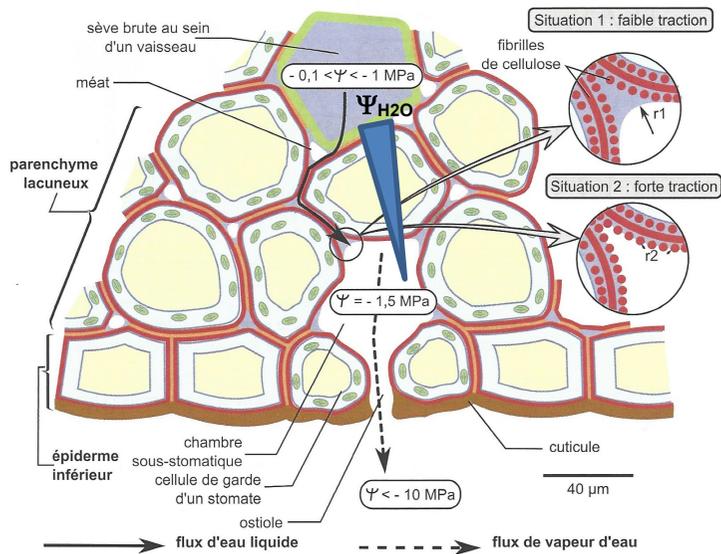
**▲ FIGURE 27. Expérience historique de DIXON (1914).** D'après PEYCRU et al. (2014).



**Tension créée dans une feuille par la transpiration et produisant une aspiration.** (a) La vapeur d'eau qui se trouve dans les lacunes remplies d'air humide diffuse vers l'extérieur, lequel est plus sec, en passant par les stomates de la feuille. (b) La vaporisation de la pellicule d'eau tapissant les cellules du mésophylle maintient un haut degré d'humidité dans les lacunes. Cette perte d'eau modifie la courbure de la pellicule d'eau. Celle-ci forme un ménisque qui devient de plus en plus concave au fur et à mesure que la transpiration augmente. Cela crée une tension superficielle (chapitre 3) inversement proportionnelle au rayon de courbure du ménisque. Ainsi, lorsque la pellicule

d'eau s'amincit et que son ménisque devient de plus en plus concave, sa tension superficielle augmente et la force qui en découle s'applique sur une lacune du mésophylle de la feuille. La tension est la baisse de pression qui se produit en périphérie d'une cellule ou à la sortie d'un vaisseau. Elle est à l'origine d'une force d'aspiration qui tire l'eau de l'endroit ayant le plus grand potentiel hydrique pour l'envoyer vers la lacune, c'est-à-dire vers l'endroit où la pression et le potentiel hydrique sont moindres. Lorsque les cellules bordant une lacune perdent de l'eau, les cellules voisines perdent à leur tour de l'eau au profit des premières, leur potentiel hydrique étant supérieur. Cette différence

de pression et de potentiel hydrique se propage ainsi jusqu'au xylème situé à la base de la plante. La tension superficielle de l'eau qui tapisse les lacunes de la feuille constitue la manifestation physique de la transpiration qui tire l'eau du xylème comme le ferait une pompe. Le petit tableau intitulé *Pression hydrostatique* indique la pression qu'exerce la pellicule d'eau sur la paroi des cellules qui bordent la lacune. Les signes négatifs devant les nombres relèvent de la convention (dont nous avons parlé plus tôt dans ce chapitre) et signifient que la pression dans la pellicule d'eau est inférieure à la pression dans les cellules qui l'entourent.



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

**Rappel (extrait) du formulaire de biochimie membranaire :**

**>> Potentiel matriciel ( $\Psi_m$ )**

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)

$\gamma$  = tension superficielle du liquide (N)

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

$r$  = rayon de courbure du ménisque (m)

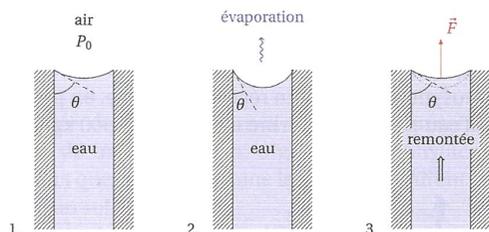
(!) Les **forces de tension superficielle** ne sont qu'un **acteur parmi d'autres** du **potentiel matriciel**. Il ne faudrait **pas réduire cette notion**.

**Bilan :** figures 28-29.



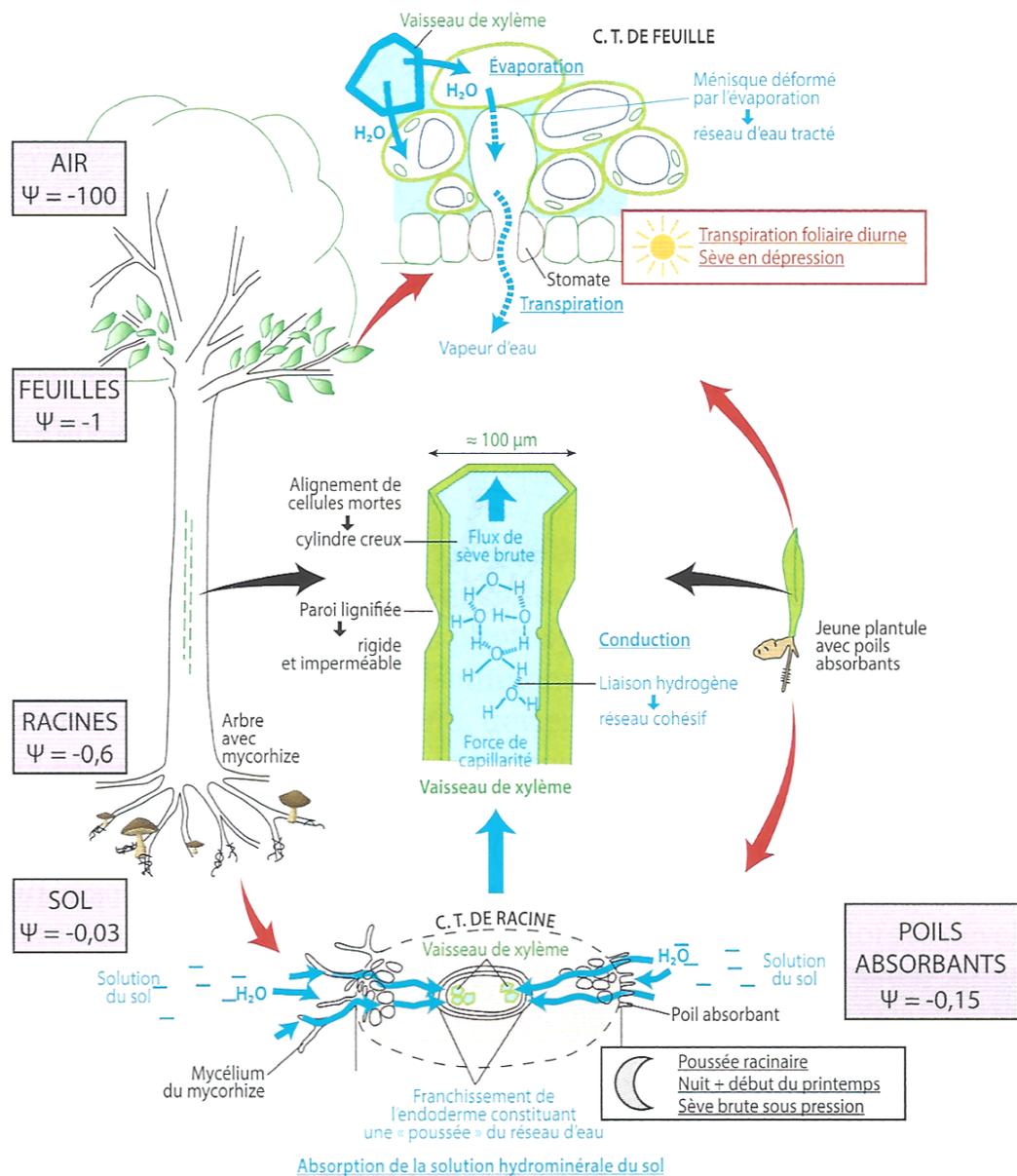
**FOCUS Physique-Chimie.**

**Le lien entre la transpiration et l'appel d'eau dans les vaisseaux du xylème**

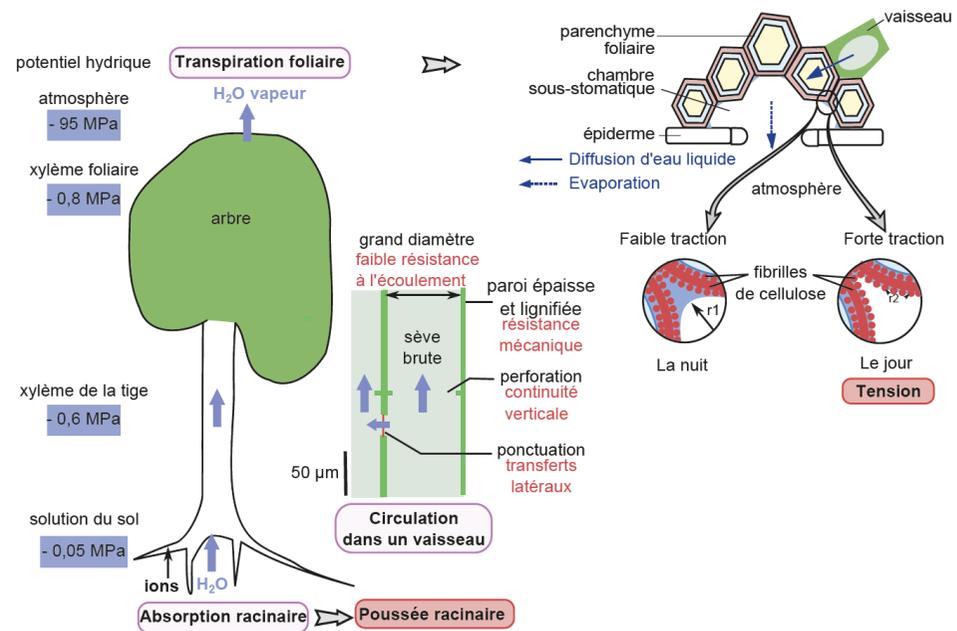


1. La paroi des cellules des chambres sous-stomatiques, est le lieu de l'évaporation. L'eau entre les microfibrilles de cellulose est à l'équilibre mécanique avec l'air extérieur. Le ménisque à l'interface air-eau forme un angle  $\theta$  par rapport à la microfibrille.
2. Lors de l'évaporation de l'eau, les ménisques se creusent : l'angle  $\theta$  diminue.
3. La force de tension superficielle est proportionnelle au cosinus de cet angle. Elle augmente. Cette force de rappel tire toute la colonne, qui monte en bloc, l'eau formant un réseau cohésif.

D'après DAUTEL *et al.* (2021)

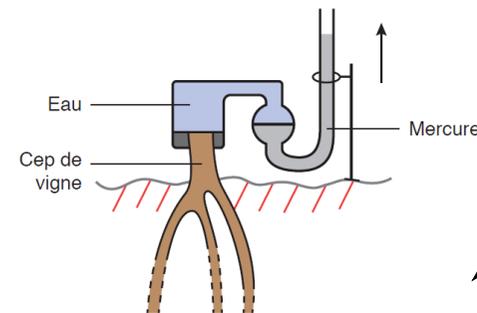


▲ FIGURE 28bis. Vue d'ensemble du flux de sève brute par évapotranspiration foliaire.  
D'après DAUTEL *et al.* (2021).



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

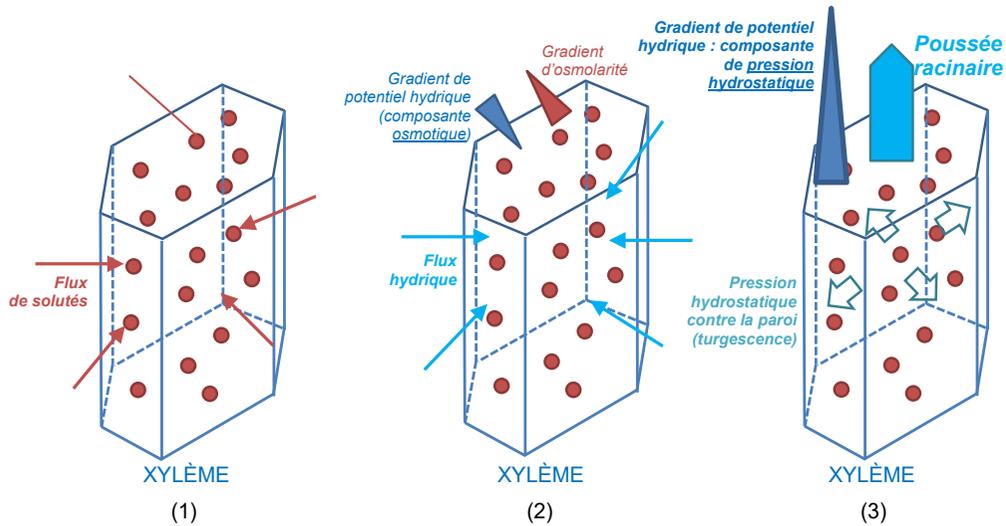
### c. La poussée racinaire, phénomène dû à la charge ionique du xylème surtout important la nuit



▲ 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 soumise 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).

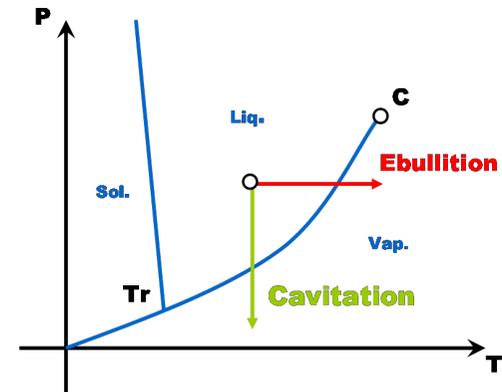
**Pour information**

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).

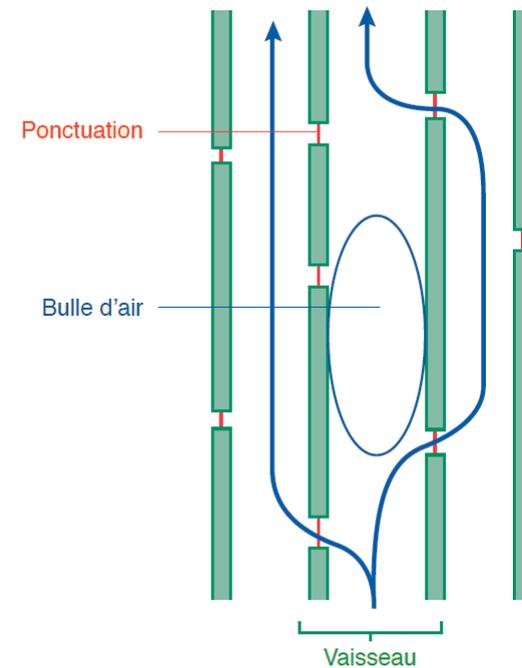


▲ FIGURE 32. Phénomène de guttation chez le Fraisier. D'après CAMPBELL & RECCE (2004).

**d. Une circulation menacée par la cavitation**



▲ 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).

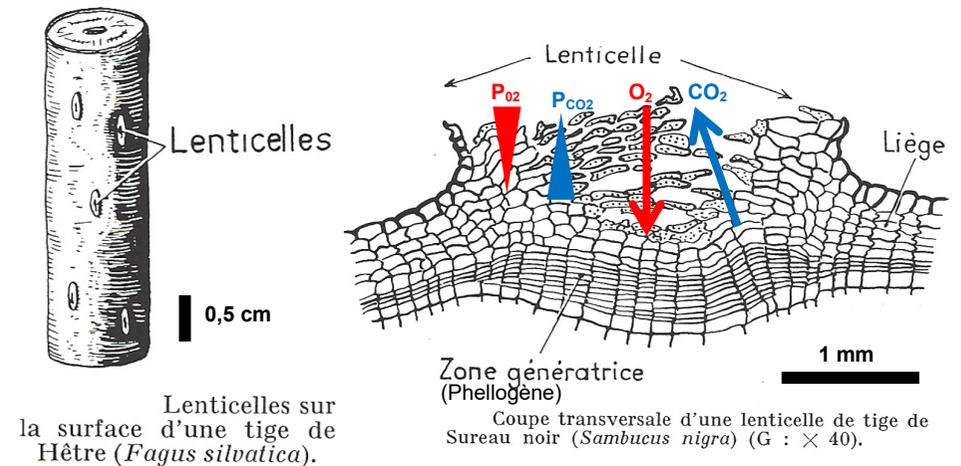
## II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie

### 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

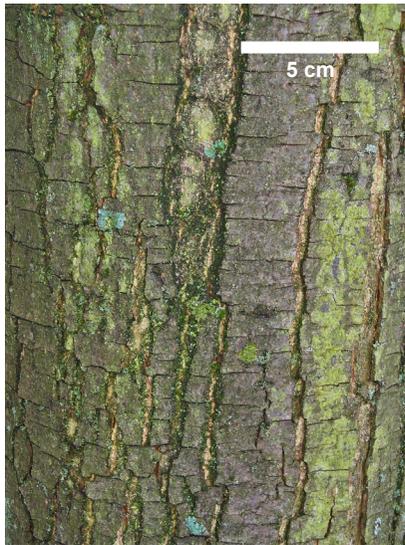


▲ FIGURE 35. Lenticelles et échanges gazeux. D'après CAMEFORT (1977).

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

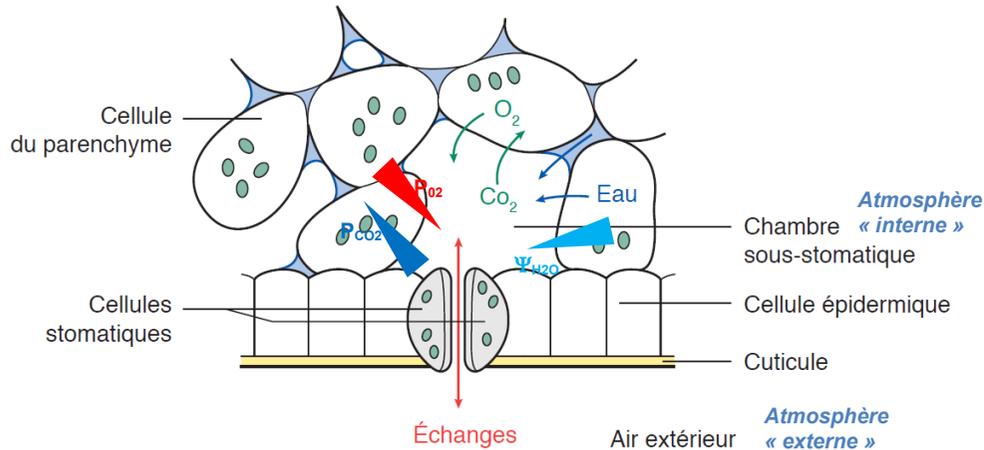
### Bilan (adapté du programme)

- ✓ 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**.

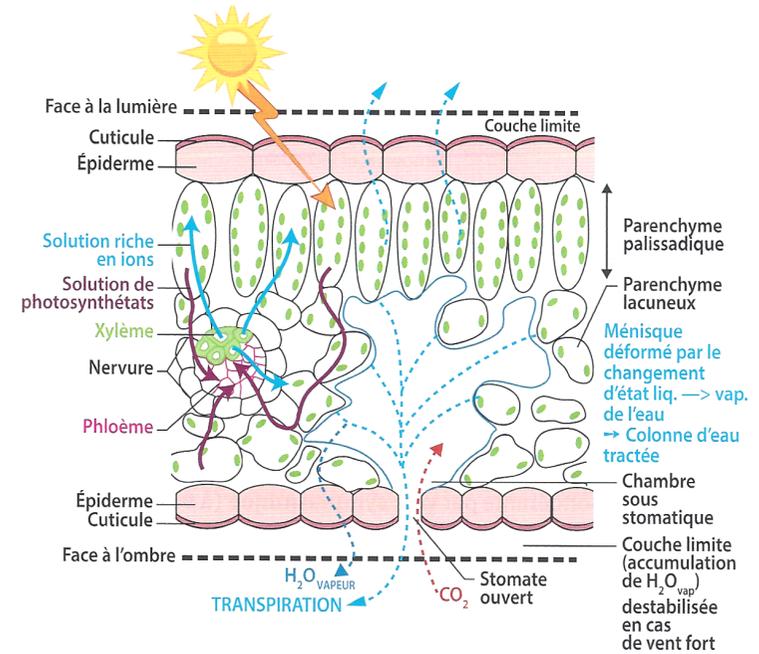


▲ FIGURE 36. Rhytidome de Châtaignier. D'après Wikipédia (2022).

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



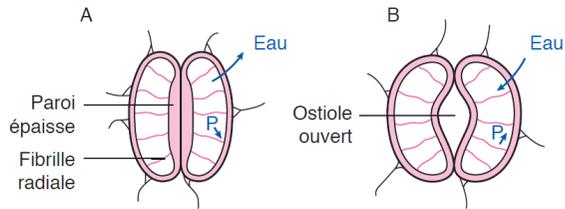
▲ FIGURE 37. Stomates et échanges gazeux. D'après SEGARRA *et al.* (2015).  
Les flux représentés sont considérés **en journée**  
(où la **photosynthèse l'emporte quantitativement sur la respiration**).



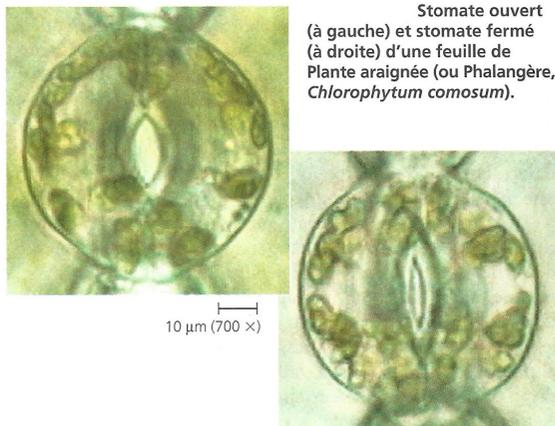
▲ FIGURE 38. Échanges gazeux et flux de matière au niveau de la feuille : une autre vision.  
D'après DAUTEL *et al.* (2021).

- 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.

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



A. Cellules de garde peu turgescentes et ostiole fermé.  
 B. Cellules de garde très turgescentes et ostiole ouvert.  
 P: pression exercée par l'eau sur les parois cellulaires. Les stomates sont entourés de cellules épidermiques banales.

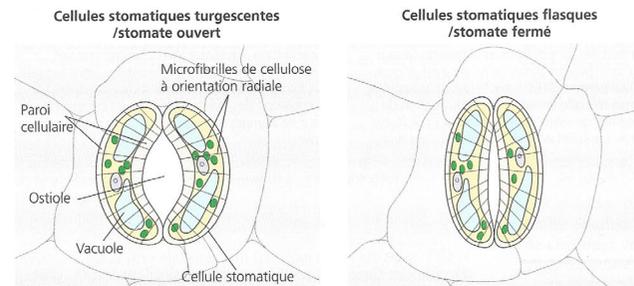


Stomate ouvert (à gauche) et stomate fermé (à droite) d'une feuille de Plante araignée (ou Phalangère, *Chlorophytum comosum*).

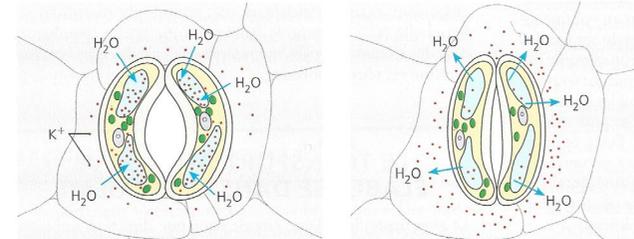
▲ FIGURE 39. **Ouverture et fermeture des stomates.**  
 D'après SEGARRA *et al.* (2015) et CAMPBELL & REECE (2004)

Les **microfibrilles de cellulose** des cellules de garde ont une **orientation majoritairement radiale**. Ajouté à cela l'**épaississement des cellules de garde** 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
2. Des sorties d'eau qui dépendent du degré d'ouverture des stomates
3. Modulation de la turgescence des cellules de garde : rôle des solutés vacuolaires



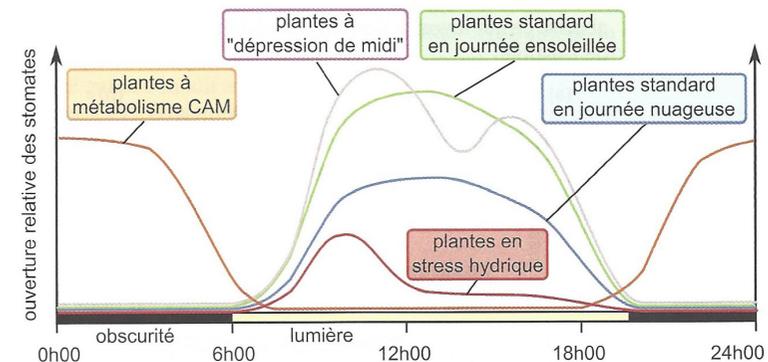
(a) **Variations de forme des cellules stomatiques qui permettent l'ouverture et la fermeture du stomate (vue superficielle).** Cette illustration montre les cellules stomatiques turgescentes (stomate ouvert) et flasques (stomate fermé) d'une Dicotylédone. Les cellules stomatiques se déforment vers les cellules épidermiques lorsqu'elles sont turgescentes. Des microfibrilles de cellulose situées dans leur paroi limitent l'étiement et la compression dans le même plan qu'elles. Ainsi, leur orientation radiale fait en sorte que les cellules se dilatent plus en longueur qu'en largeur quand il y a turgescence. Les cellules stomatiques étant reliées à leurs extrémités, la pression de turgescence rencontre la une résistance accrue et agit davantage sur le côté épidermique de la paroi, plus mince et plus déformable. En exerçant une poussée sur la paroi mince, la pression de turgescence entraîne un déplacement des microfibrilles radiales vers les cellules épidermiques. En même temps, les microfibrilles tirent sur la paroi épaisse qui borde l'ostiole. Les cellules stomatiques prennent alors la forme d'un croissant.



(b) **Rôle du potassium dans l'ouverture et la fermeture du stomate.** Le transport des ions  $K^+$  (potassium), lesquels proviennent des cellules épidermiques et traversent la membrane plasmique et le tonoplaste, modifie la turgescence des cellules stomatiques. Les stomates s'ouvrent lorsque les cellules stomatiques accumulent du potassium (points rouges), ce qui diminue leur potentiel hydrique et favorise l'entrée d'eau par osmose. Les cellules stomatiques deviennent alors turgescentes. Les stomates se ferment lorsque les ions  $K^+$  sortent des cellules stomatiques.

▲ FIGURE 40. **Rôle des flux ioniques (notamment de  $K^+$ ) dans le contrôle de la turgescence stomatique.**  
 D'après CAMPBELL & REECE (2004)

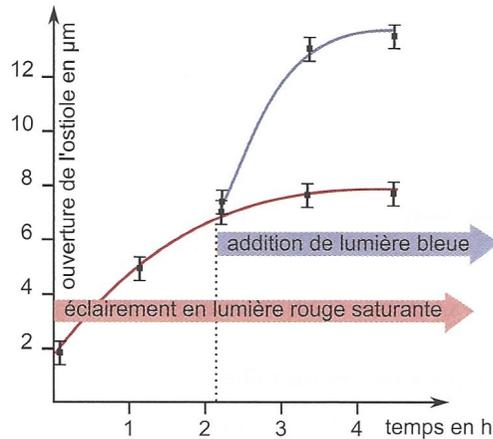
## 4. Contrôle de l'activité stomatique par le milieu : importance de la lumière et de la disponibilité en eau (+ type métabolique, température...)



▲ 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

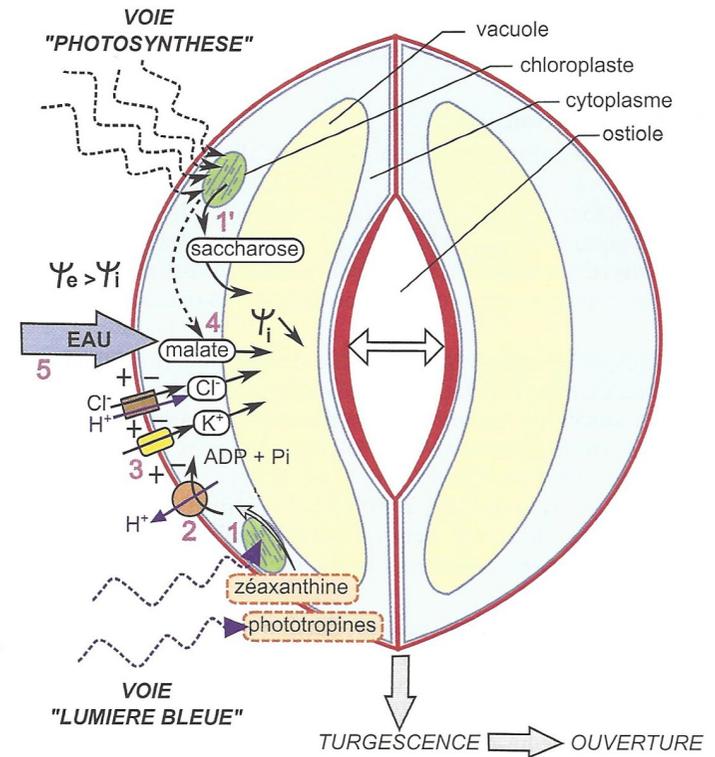


▲ FIGURE 42. Influence de la longueur d'ondes sur le contrôle de l'ouverture stomatique par la lumière : mise en évidence expérimentale. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

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

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

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.

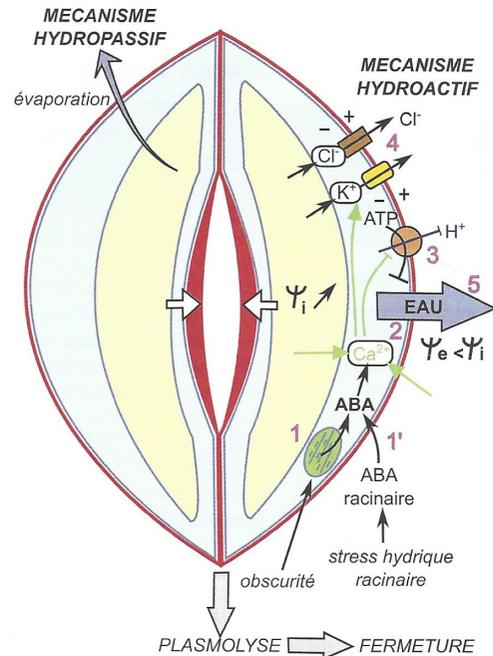


▲ FIGURE 43. Modèle d'ouverture stomatique : rôle de la photosynthèse et de la lumière bleue. D'après PEYCRU *et al.* (2014).



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



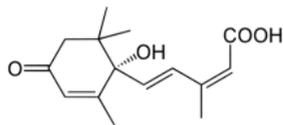
▲ FIGURE 44. **Modèle de fermeture stomatique : rôle d'un stress hydrique (et de l'obscurité).**  
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

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

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

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...



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

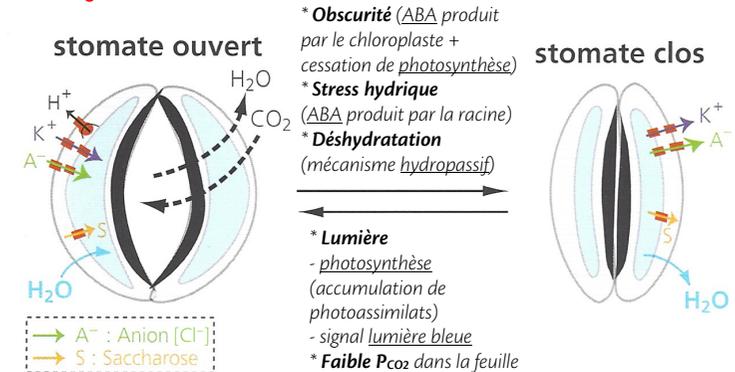


Pour aller plus loin :

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<sup>+</sup>-ATPase de la membrane plasmique. L'extrusion de protons abaisse le potentiel électrique membranaire entraînant l'ouverture de canaux K<sup>+</sup> voltage dépendants et l'entrée des ions Cl<sup>-</sup> dans le cytosol. L'influx de K<sup>+</sup> 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<sup>-</sup> venant initialement de l'apoplasme, malate<sup>2-</sup> 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<sup>+</sup>, la dépolarisation de la cellule et, au final, l'efflux d'anions, de K<sup>+</sup>, 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<sub>2</sub> et O<sub>2</sub>** 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

<b>Capacités exigibles</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>✓ <b>Identifier</b> le phloème dans des coupes transversales et/ou longitudinales de racine, de tige et de limbe de feuille ;</li> <li>✓ <b>Identifier</b> les structures de réserve d'un organe végétatif au choix à l'échelle de l'organe, de la cellule, des molécules ;</li> <li>✓ En prenant appui sur des coupes de nodosité, <b>présenter</b> l'organisation fonctionnelle de celle-ci.</li> <li>✓ <b>Exploiter</b> des données expérimentales afin d'identifier des mécanismes de contrôle de développement de nodosités suivant les teneurs en nitrates et ammonium dans le sol.</li> </ul>
----------------------------	---

▼ **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 <sup>-1</sup>	~0,1* g.L <sup>-1</sup>
Acides aminés (surtout Glu, Asp, Gln, Asn)	5 à 40 g.L <sup>-1</sup>	0,1 à 2 g.L <sup>-1</sup>
Ions minéraux	1 à 5 g.L <sup>-1</sup>	0,2 à 4 g.L <sup>-1</sup>
Protéines	1,45 à 2,20 g.L <sup>-1</sup>	~0,02** g.L <sup>-1</sup>
Total de solutés	250 à 1 200 mmol.kg <sup>-1</sup> Ψ <sub>o</sub> = -0,6 à -3 MPa	10 à 100 mmol.kg <sup>-1</sup> Ψ <sub>o</sub> = -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 débournement 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.

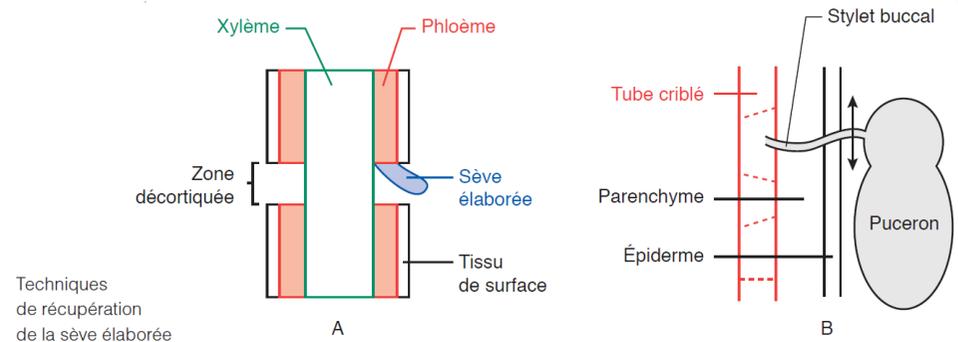
COMPOSITION DES SÈVES DE *NICOTIANA GLAUCA* EN MMOL.L<sup>-1</sup>.

	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Fe	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	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

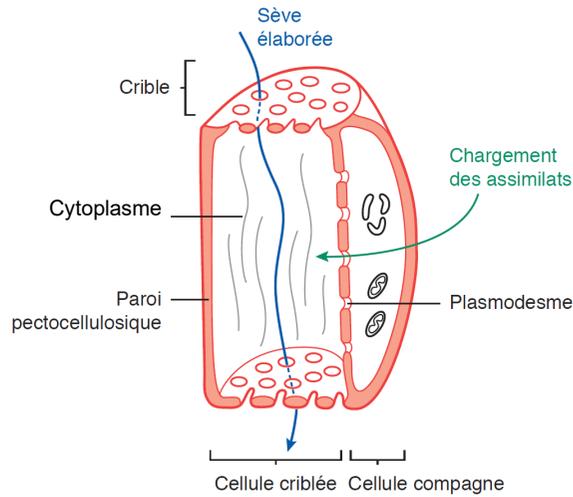


A. Coupe longitudinale d'une tige âgée avec une zone annulaire décortiquée jusqu'au phloème compris. La zone située juste au-dessus de l'entaille finit par former un bourrelet  
B. La flèche indique l'endroit où le stylet est coupé: il sert alors de microdrain naturel

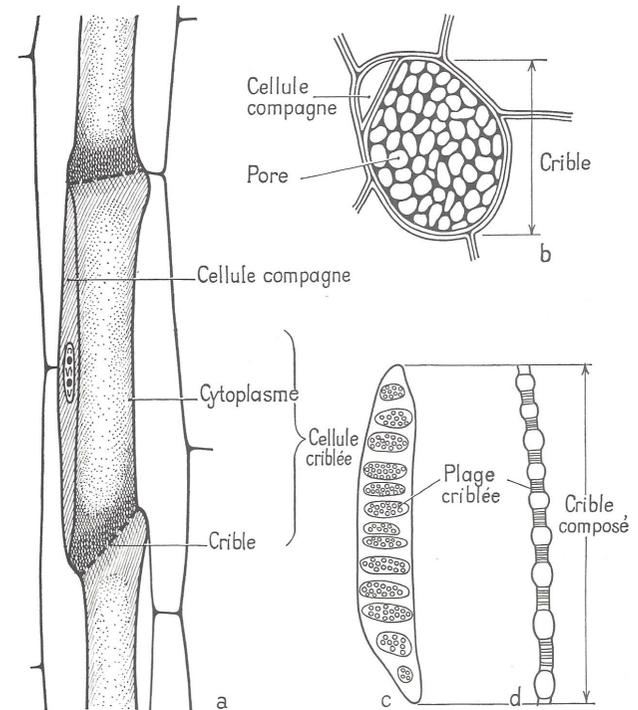
▲ **FIGURE 47. Techniques de prélèvement de la sève élaborée.**  
D'après CAMPBELL & REECE (2004) et SEGARRA *et al.* (2015).

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

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



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

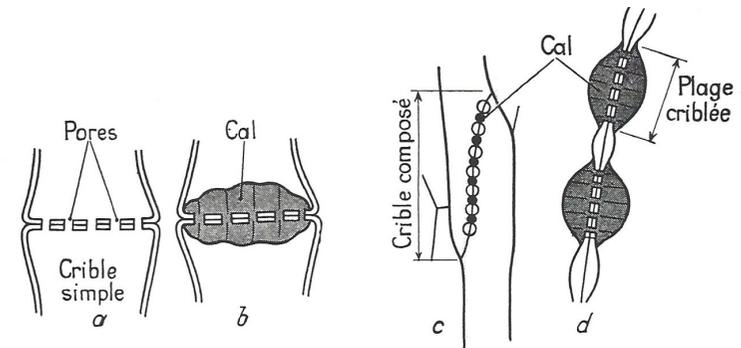


Cellules et tubes criblés.

a : portion de tube criblé vue en coupe longitudinale; b : criblle simple vu de face (Courge); c : criblle composé vu de face; d : vu en coupe (Vigne).

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

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



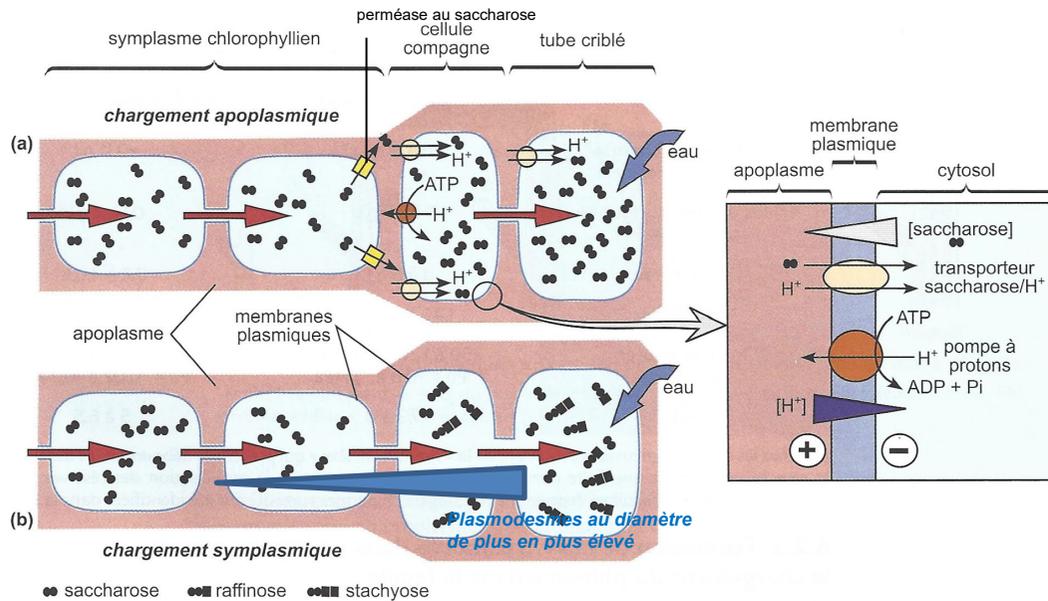
a, b: Cal obstruant un criblle simple; c, d: cals dans un criblle composé.

▲ 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]

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

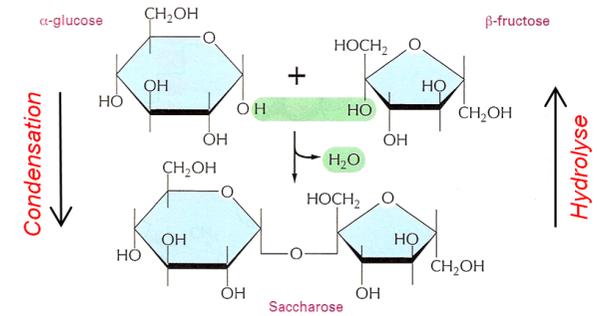
α. Un complexe phloémien « fermé » : la charge apoplastique de saccharose par un symport saccharose/H<sup>+</sup>



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).

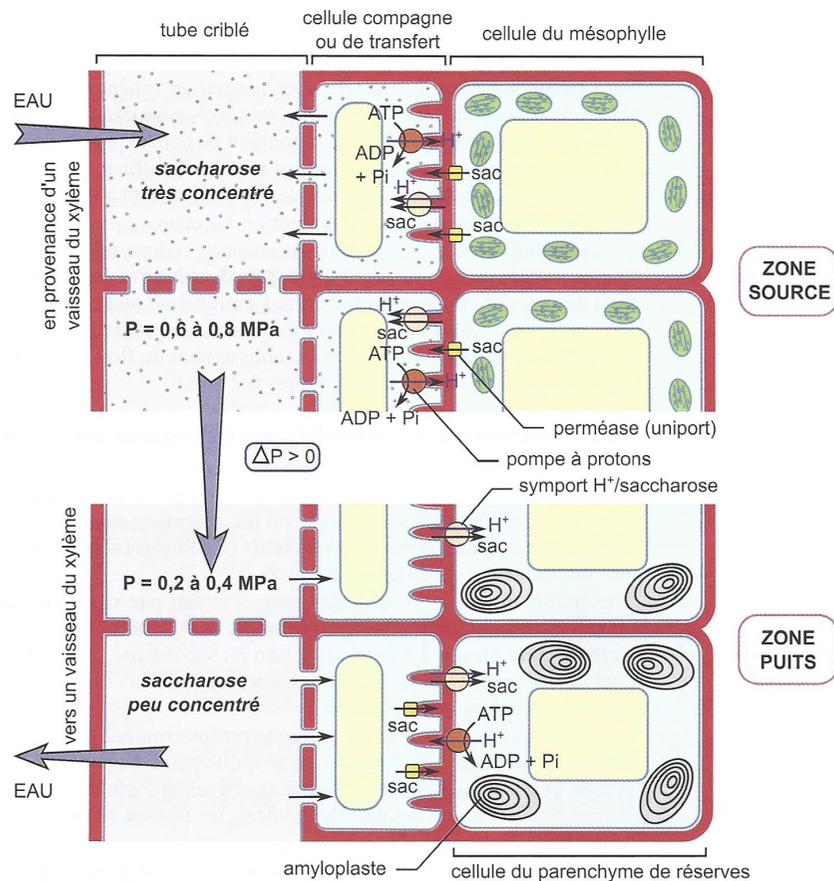


▲ FIGURE 51. Le saccharose. D'après ALBERTS *et al.* (2004).

(!) 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...)

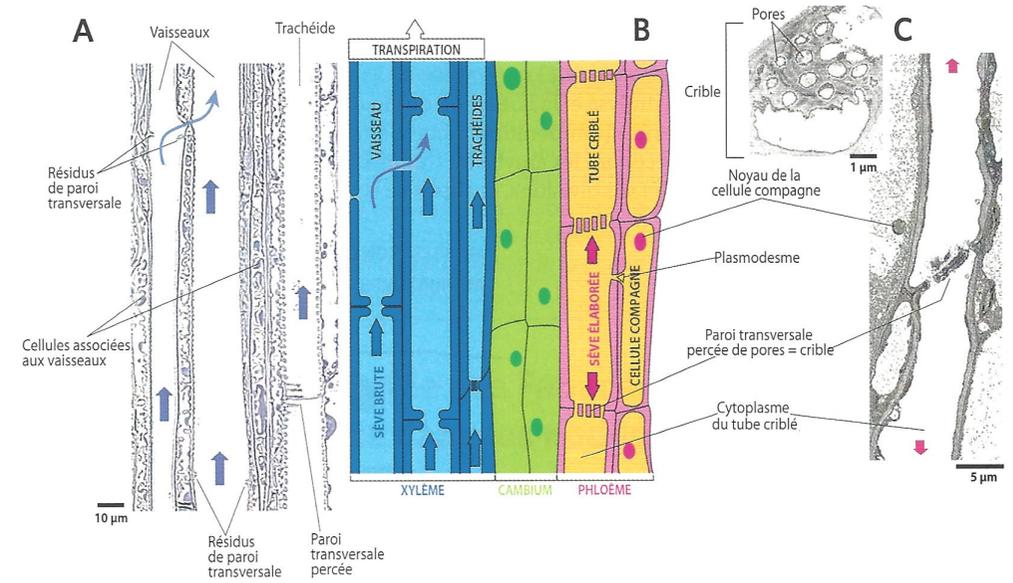
**b. La décharge symplasmique ou apoplasmique du phloème en photoassimilats au niveau des organes-puits**



**A** 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).

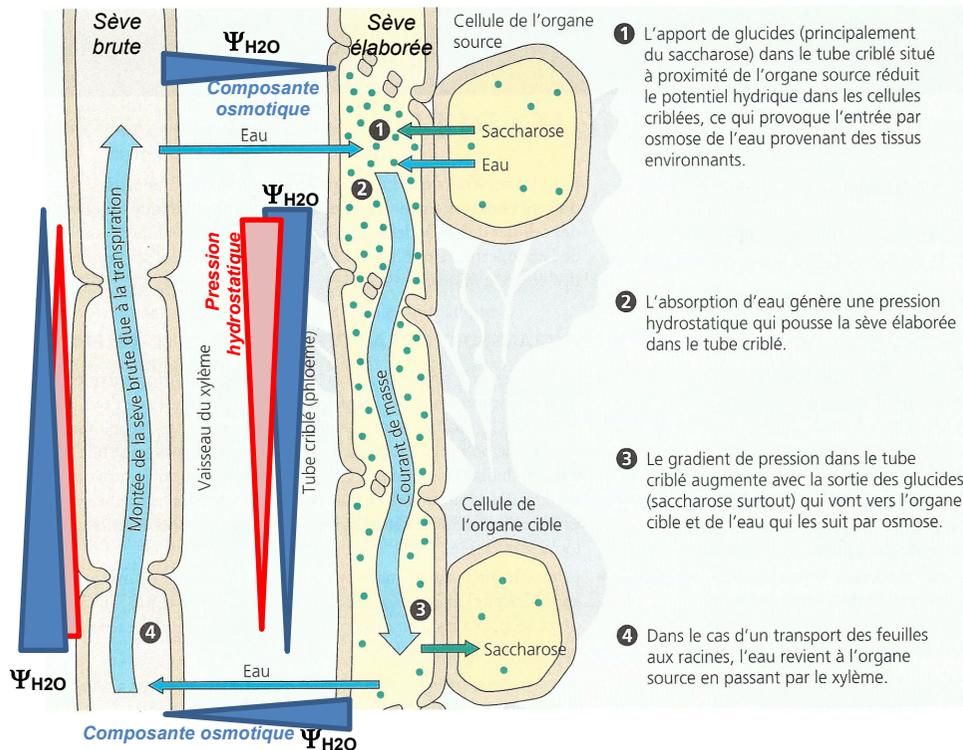
**4. Une mise en mouvement selon un gradient de pressions hydrostatiques**

**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).

**A** 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).



- 1 L'apport de glucides (principalement du saccharose) dans le tube criblé situé à proximité de l'organe source réduit le potentiel hydrique dans les cellules criblées, ce qui provoque l'entrée par osmose de l'eau provenant des tissus environnants.
- 2 L'absorption d'eau génère une pression hydrostatique qui pousse la sève élaborée dans le tube criblé.
- 3 Le gradient de pression dans le tube criblé augmente avec la sortie des glucides (saccharose surtout) qui vont vers l'organe cible et de l'eau qui les suit par osmose.
- 4 Dans le cas d'un transport des feuilles aux racines, l'eau revient à l'organe source en passant par 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**

**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)**

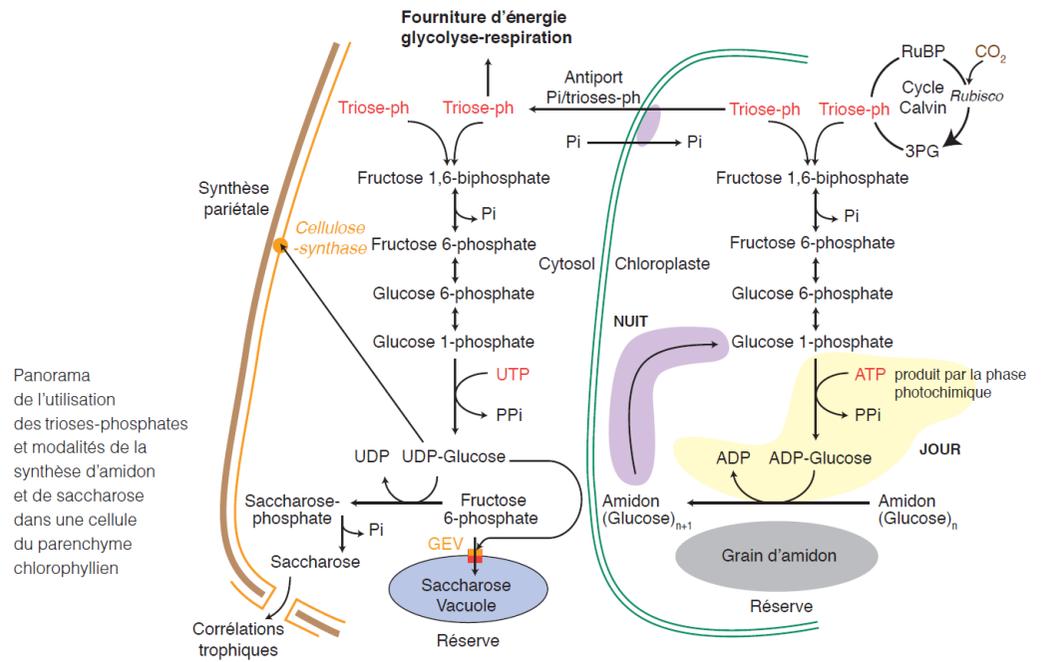
## B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques

### 1. Des réserves journalières

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

Voir les chapitres de métabolisme

#### a. Le devenir des trioses phosphates : des glucides variés

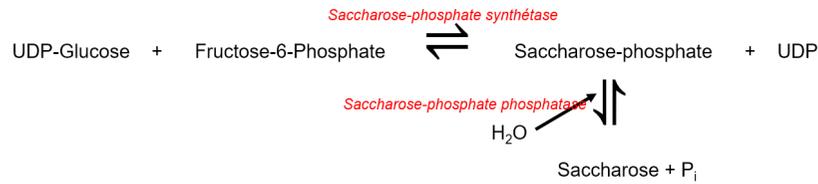


Panorama de l'utilisation des trioses-phosphates et modalités de la synthèse d'amidon et de saccharose dans une cellule du parenchyme chlorophyllien

Triose-ph : trioses-phosphates ; GEV : groupement enzymatique vectoriel.

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

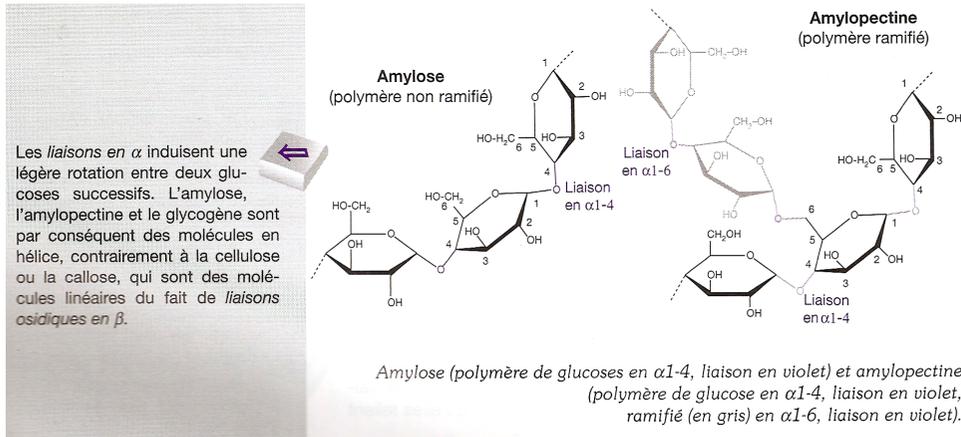
**β. Le saccharose, molécule stockée dans la vacuole (ou exportée vers le phloème)**



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

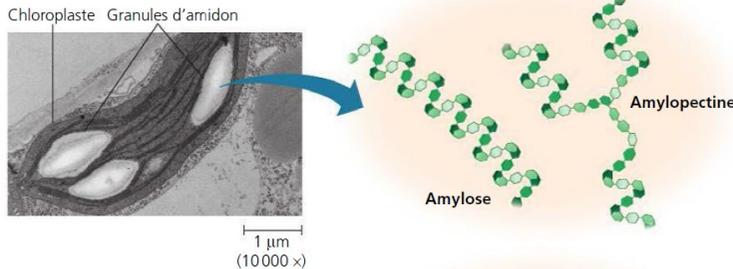
**γ. L'amidon, polymère glucidique mis en réserve dans le chloroplaste en journée**

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



**Structure moléculaire**  
D'après DENŒUD 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. L'amylose (chaîne non ramifiée) et l'amylopectine (chaîne ramifiée) composent l'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**

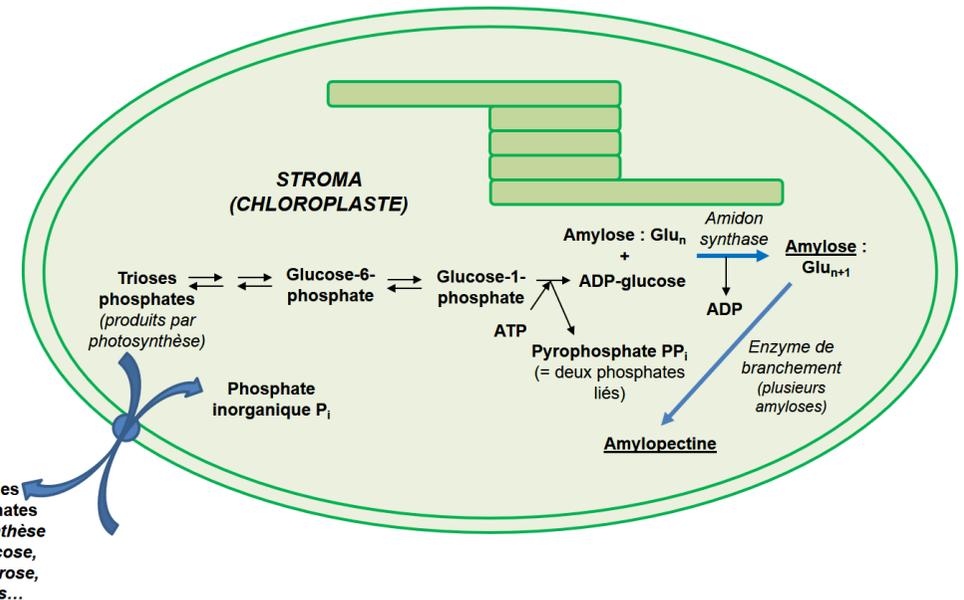
- L'amylose et l'amylopectine constituent, dans des proportions variables selon les organismes (10 à 30 % pour l'amylose), l'amidon qui est la principale forme de stockage du glucose chez les Embryophytes.
- L'amidon se trouve dans les chloroplastes sous forme de granules dans le stroma mais est surtout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

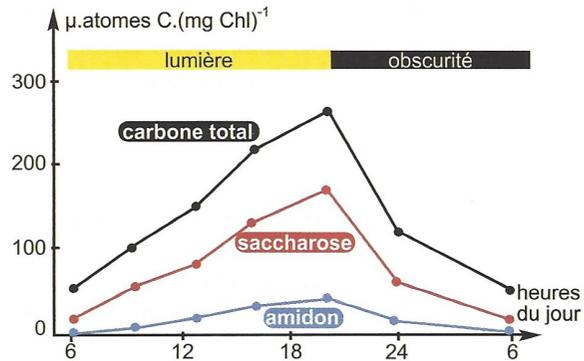
**Eau iodée = réactif de Lugol :** solution d'iodure de potassium et de diode qui réagit avec l'amidon (coloration violette) et le glycogène (coloration brun-acajou).



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

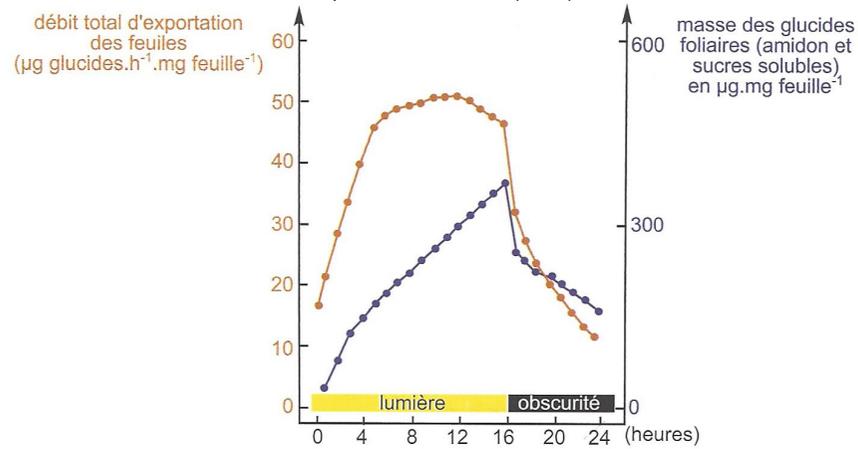
## b. Des réserves mobilisées la nuit assurant la continuité de l'approvisionnement en photoassimilats du végétal

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



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

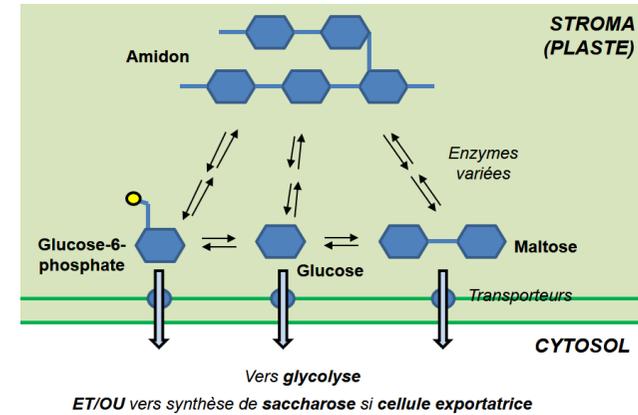
D'après PEYCRU *et al.* (2014).



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

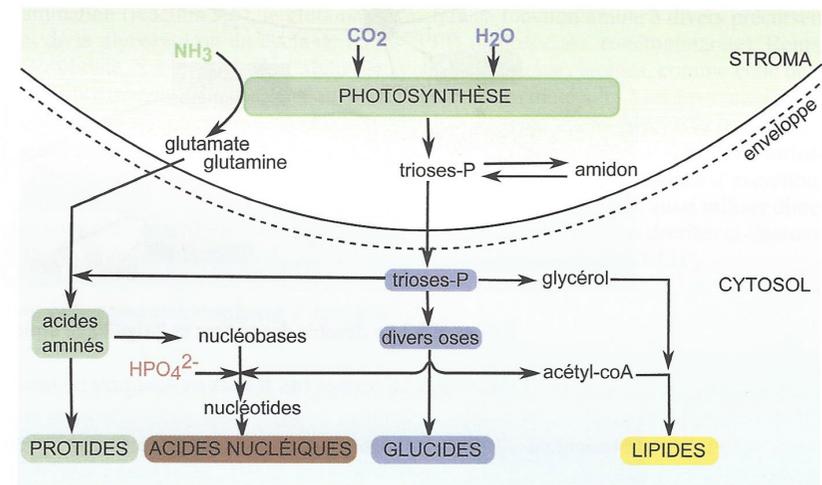


▲ FIGURE 61. Principe général de mobilisation des réserves d'amidon. Schéma original 2015.

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



▲ 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

▼ 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

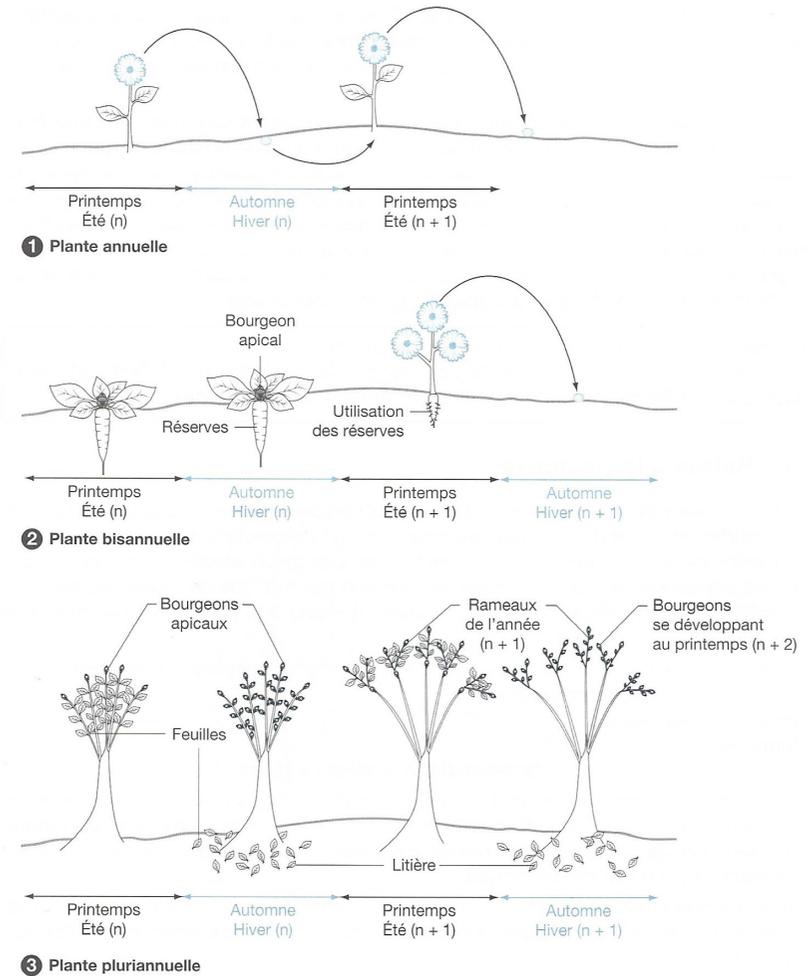
## 2. Des réserves saisonnières

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

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

β. Les différentes manières de passer la mauvaise saison

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



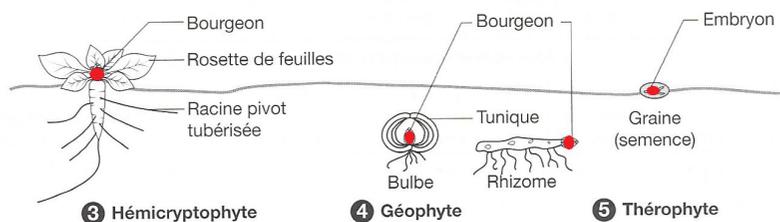
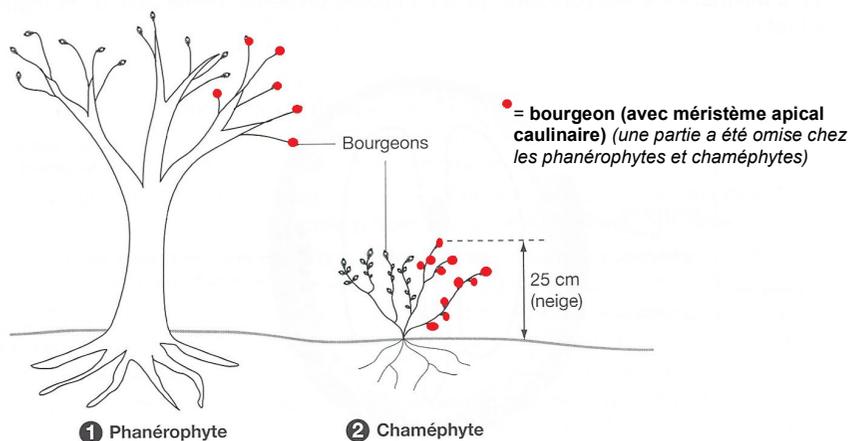
#### Cycle des plantes

- 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).

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

- Les **phanérophytes** (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur)
- Les **chaméphytes** (buissons à bourgeons près du sol)
- Les **hémicryptophytes** (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol)
- Les **géophytes** (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants
- Les **thérophytes**, plantes passant l'hiver 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.

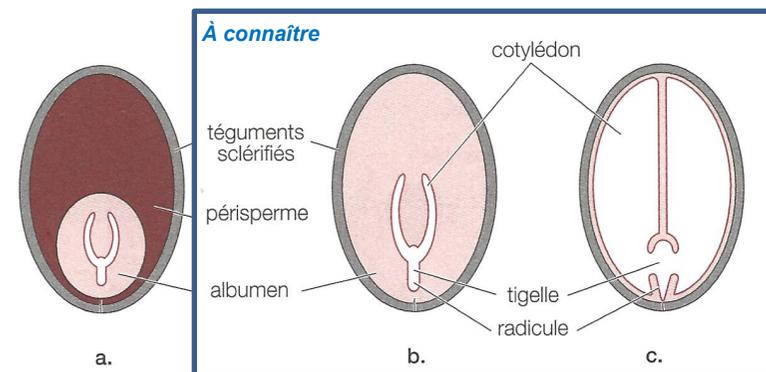
▲ FIGURE 64. Principaux types biologiques de RAUNKIAER (1904). D'après BREUIL (2007).

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

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

i. Notions de semence et de graine

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



Différents types de graines.— a. Graine à péricarpe (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.

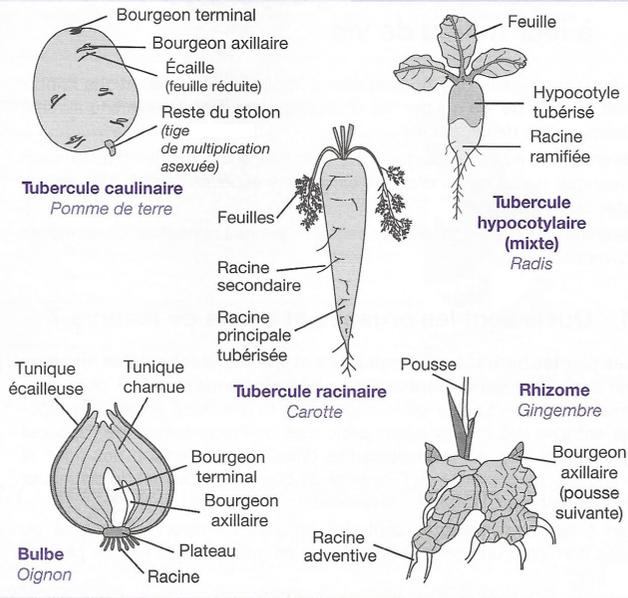
**β. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes**

**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).

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

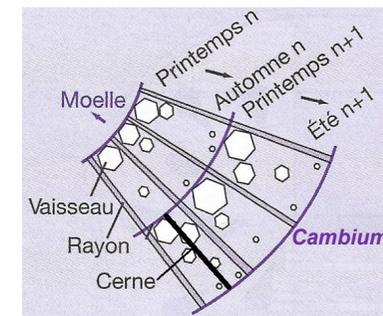
Document J. SEGARRA (TB2, ENCPB – Lycée Pierre-Gilles de Gennes, Paris 13).

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 + hypocotele	tubercule mixte hypocotylaire	radis betterave rouge betterave fourragère	plantes bisannuelles
racine + hypocotele + tige		céleri-rave	plantes bisannuelles
tige	tubercule caulinaire	pomme de terre topinambour glaiéul	plantes vivaces
	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)**



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

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

Revoir la biochimie structurale (chapitre 8)

▼ 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

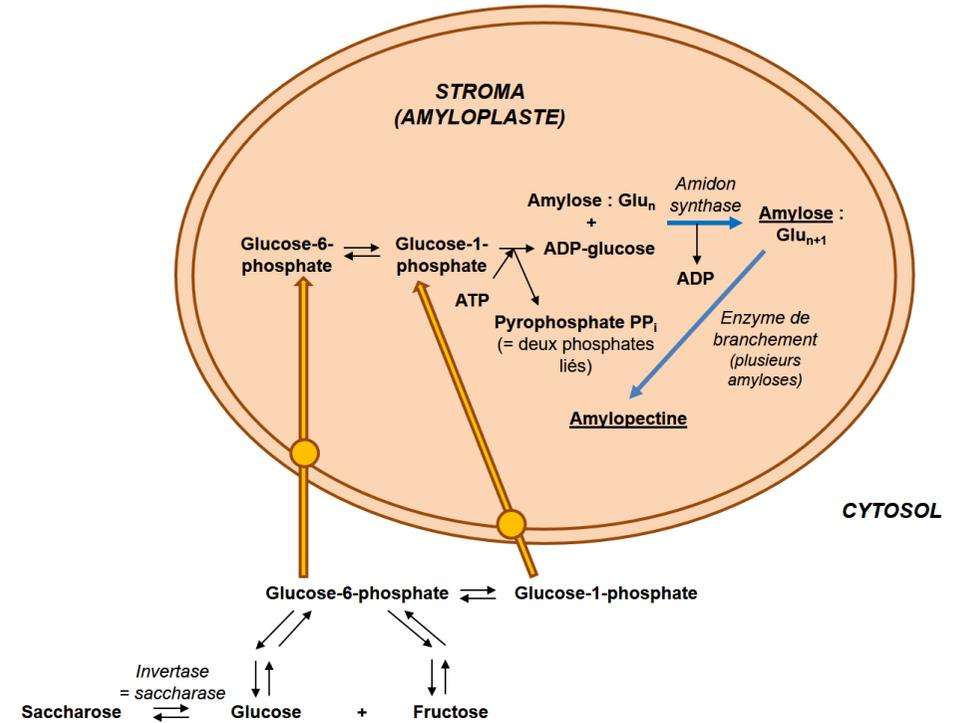
α. La possibilité de réserves amyloplastes dans les amyloplastes

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

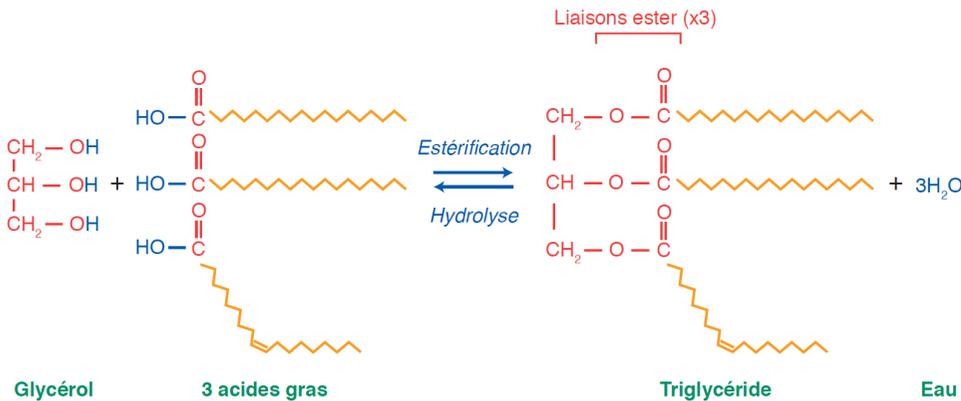
γ. La possibilité de réserves lipidiques dans des gouttelettes lipidiques situées à localisation cytosolique ou plastidiale

### Encadré E La production d'amidon dans les amyloplastes

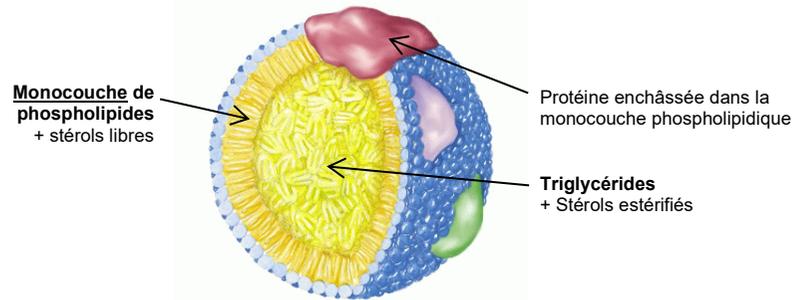
Au sein des amyloplastes situés dans les organes-puits (figure a), le principe est le même mais il y a import dans le plaste de glucose-6-phosphate et de glucose-1-phosphate. Ces composés sont eux-mêmes produits à partir de glucose et de fructose issus de l'hydrolyse de saccharose (lui-même d'origine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



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



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

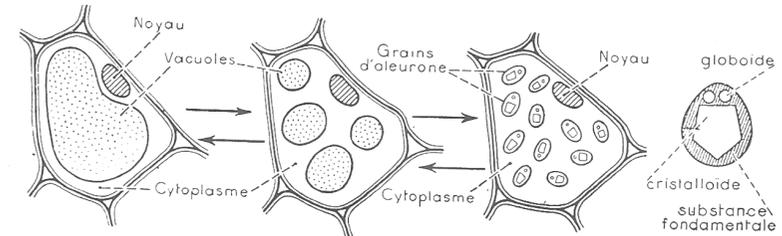


▲ FIGURE 69. **Organisation d'une gouttelette lipidique.** <http://www.actuscimed.com/2011/03/regulation-des-gouttelettes-lipidiques.html> (août 2015). Les oléosomes des cellules végétales peuvent mesurer plusieurs µm).

## 8. 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).



Formation des grains d'aleurone à partir des vacuoles, pendant la maturation de la graine (en allant de la gauche vers la droite). Hydratation des grains d'aleurone pendant la germination de la graine (en allant de la droite vers la gauche).

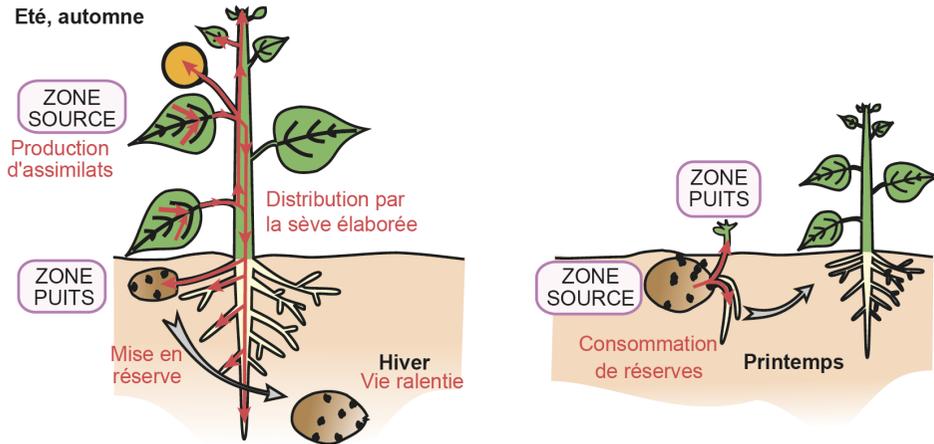
▲ FIGURE a. **Grains d'aleurone dans la graine de Ricin.** D'après CAMEFORT & BOUÉ (1980).

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**.

#### d. Des réserves mobilisées au retour de la belle saison

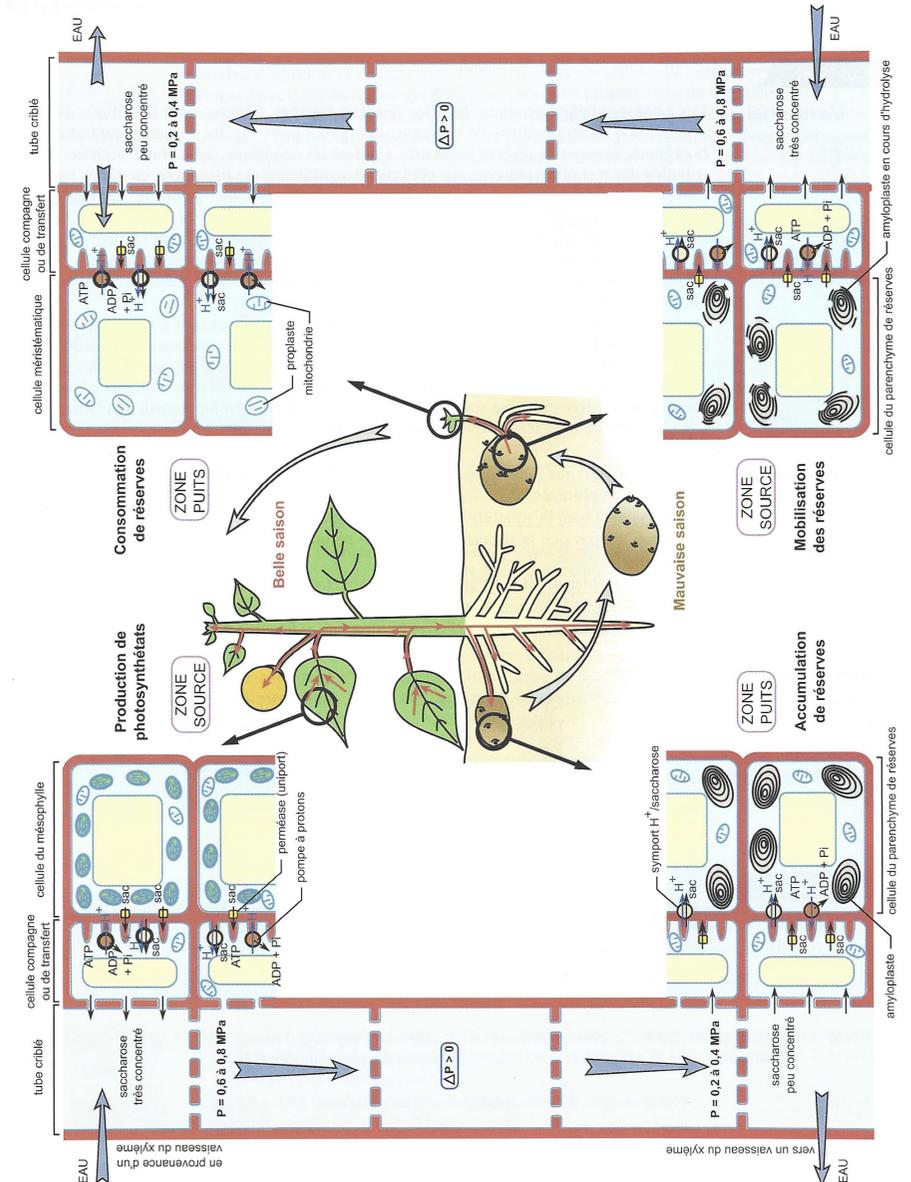
##### α. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes



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

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

Attention, la circulation de la sève élaborée n'est pas toujours « descendante » ! Elle est polarisée des organes-sources vers les organes-puits... 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-puits. 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-puits** en cours de belle saison.

## IV. La diazotrophie chez les Fabacées

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

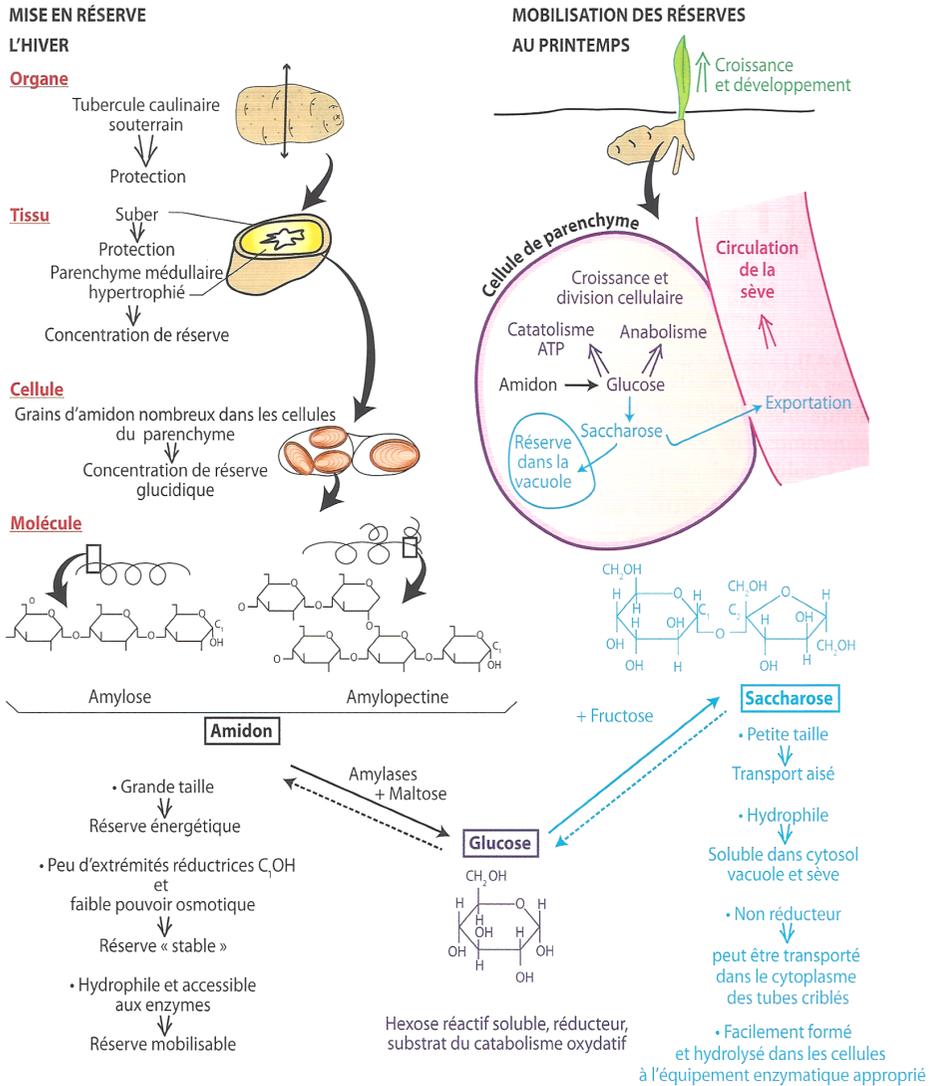
**Encadré G Le cycle de l'azote** Anticipation sur la **deuxième année**

**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 <sub>2</sub> )	-3
Ammoniac (NH <sub>3</sub> )	-3
Azote gazeux (N <sub>2</sub> )	0
Oxyde nitreux (N <sub>2</sub> O)	+1 (moyenne par N)
Oxyde d'azote (NO)	+2
Nitrite (NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> )	+3
Dioxyde d'azote (NO <sub>2</sub> )	+4
Nitrate (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	+5

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



▲ 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.

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).

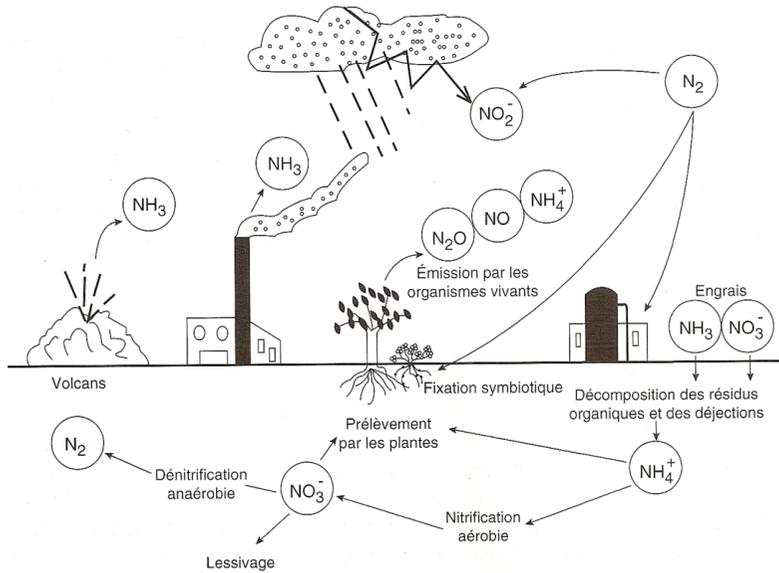


FIGURE a. **Cycle de l'azote**. D'après MOROT-GAUDRY (1997).

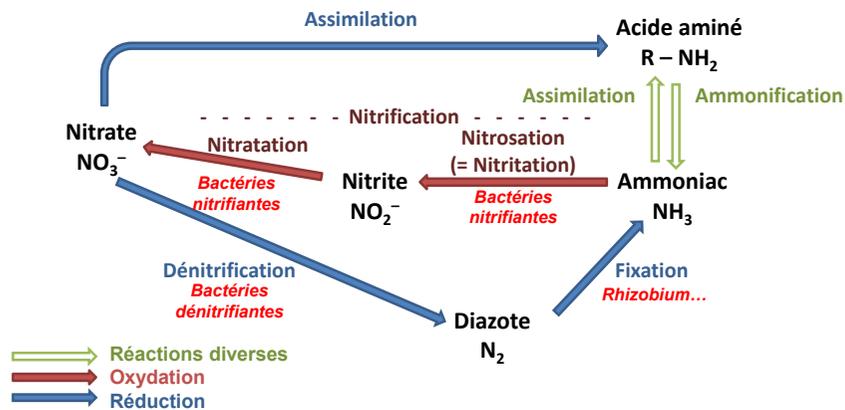


FIGURE b. **Cycle de l'azote simplifié**. Original.

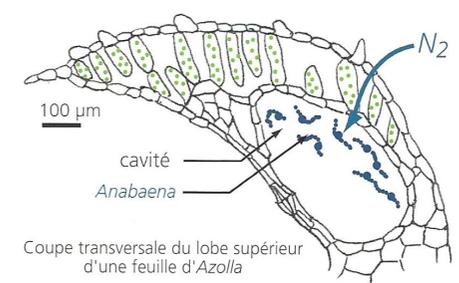
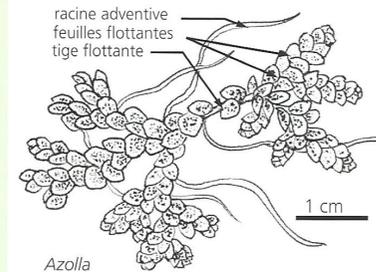
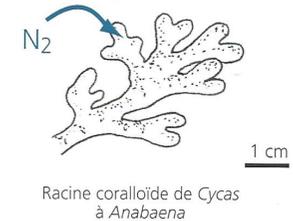
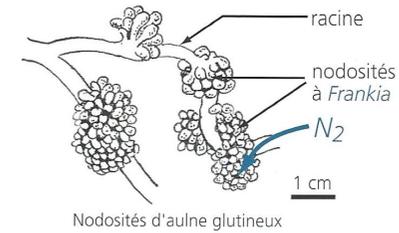
## Encadré H D'autres symbioses fixatrices de diazote

(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 N<sub>2</sub>

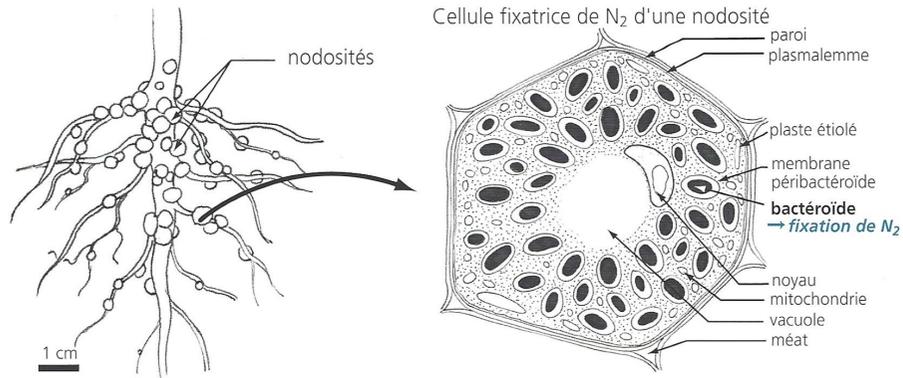
L'aulne (*Alnus sp.*, Bétulacées), commun au bord des rivières, la dryade (*Dryas octopetala*, Rosacées) de haute montagne, le Myrica (*Myrica gale*, Myrtacées) des marécages, les Casuarinas (*Casuarina sp.*, Casuarinacées) des zones intertropicales sont des exemples de dicotylédones ligneuses dont les racines présentent des nodosités à *Frankia*, une bactérie Gram+, du groupe des Actinomycètes qui fixe N<sub>2</sub>. Cette symbiose leur permet de vivre en situation pionnière sur des sols pauvres en azote. D'autres végétaux, en symbiose avec des cyanobactéries fixant N<sub>2</sub>, 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<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>. 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 N<sub>2</sub> 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]



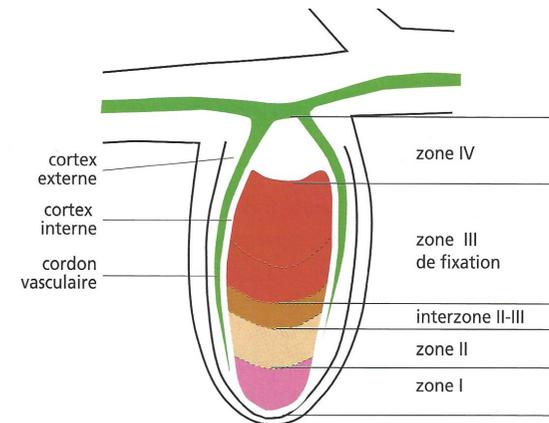
nodosités à *Rhizobium* de racines de Fabacées et détail d'une cellule infectée, comportant des bactéroïdes fixateurs de N<sub>2</sub>

Selon les espèces, la membrane pér bactéroïde 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).

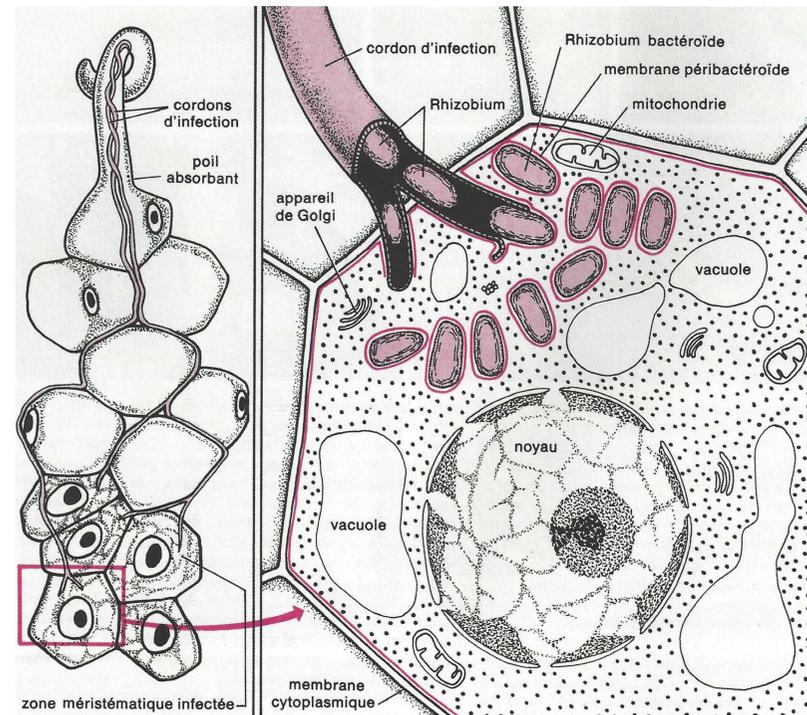
▲ FIGURE 76. **Nodosités.** D'après MEYER *et al.* (2008).

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 pér bactéroïde, qui dérive de la membrane cytoplasmique de la cellule-hôte. Une nouvelle unité fonctionnelle est réalisée, le symbiosome, qui comprend le bactéroïde, l'espace pér bactéroïdien, et la membrane pér bactéroïde. Dans la zone II-III, les bactéroïdes montrent une structure modifiée et les cellules végétales accumulent des amyloplastés. 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 DUHOX & NICOLE (2004).



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



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 ?]

### 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)**.

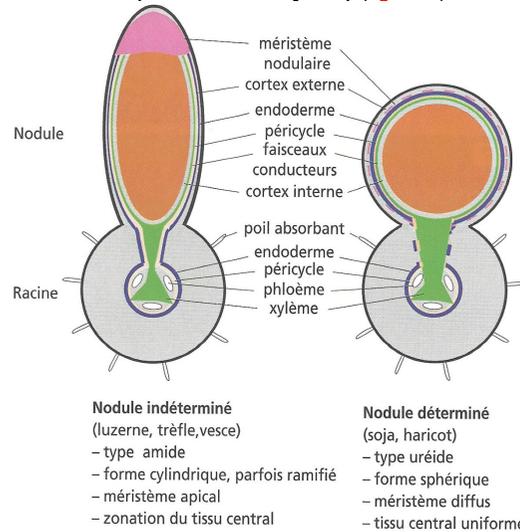
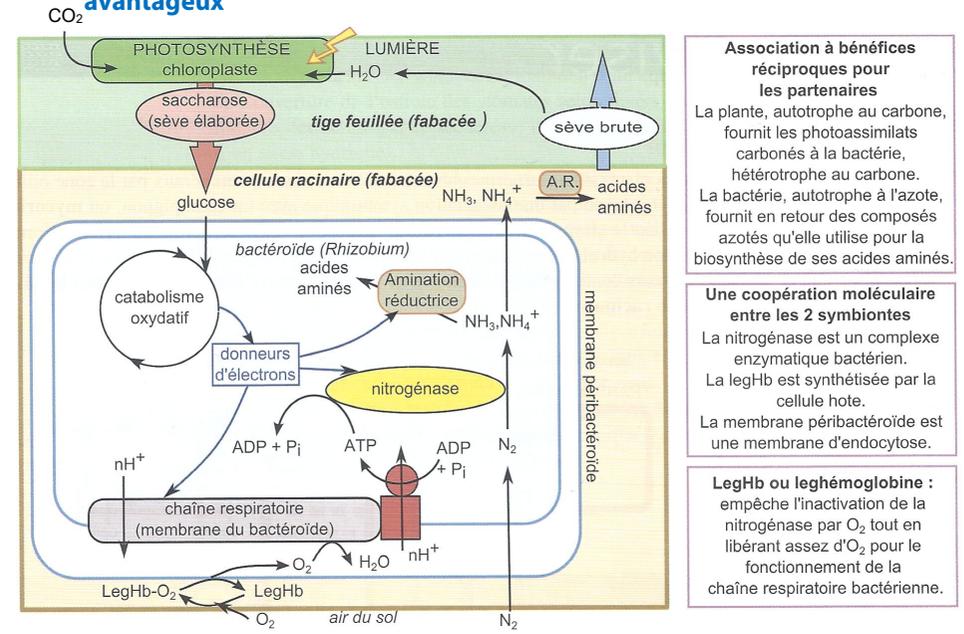


FIGURE a. **Nodules indéterminés et déterminés**. D'après DUHOX & NICOLE (2004).

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

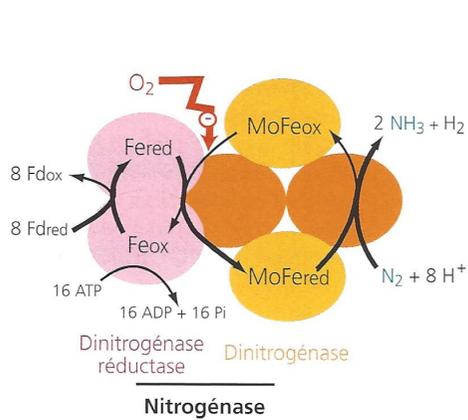


▲ FIGURE 76. **Fonctionnement d'une nodosité**. D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021)

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

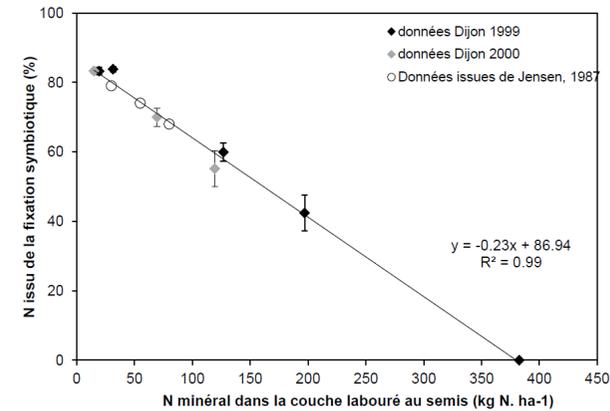
## Encadré J La nitrogénase, un complexe enzymatique

(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 metalloprotéines: 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 N<sub>2</sub> en NH<sub>3</sub> et H<sup>+</sup> en H<sub>2</sub>. La dinitrogénase est inhibée par l'O<sub>2</sub> (d'après Buchanan et al., 2000).



▲ 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).

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.

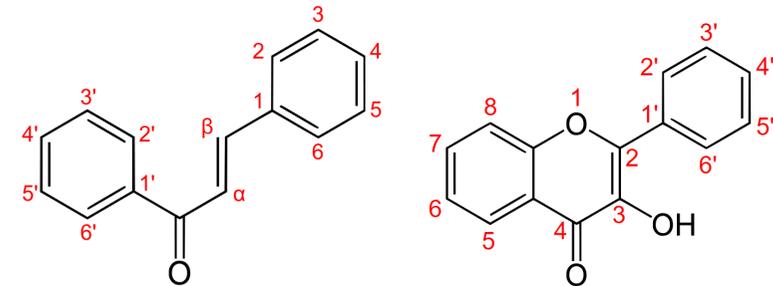
b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée

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

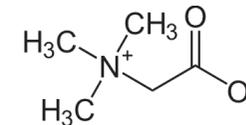
C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire

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

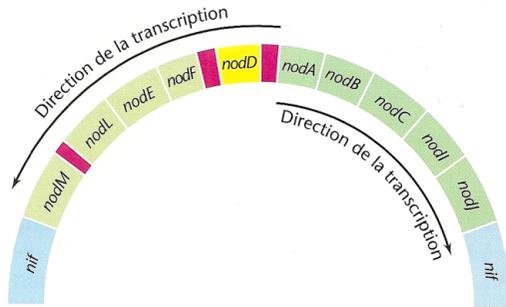
2. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales



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



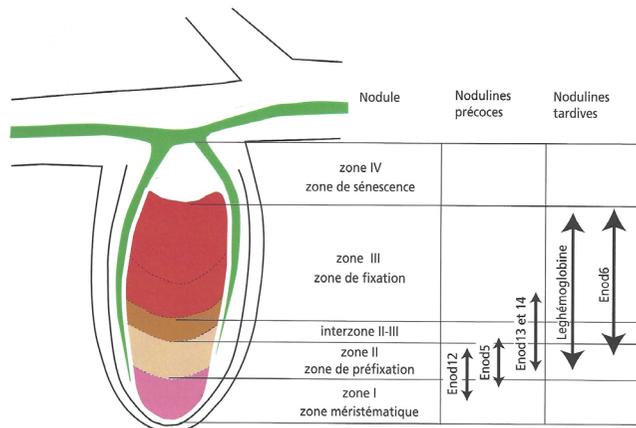
▲ FIGURE 79. **La TMD, une bétaine (pour information).** D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).



**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

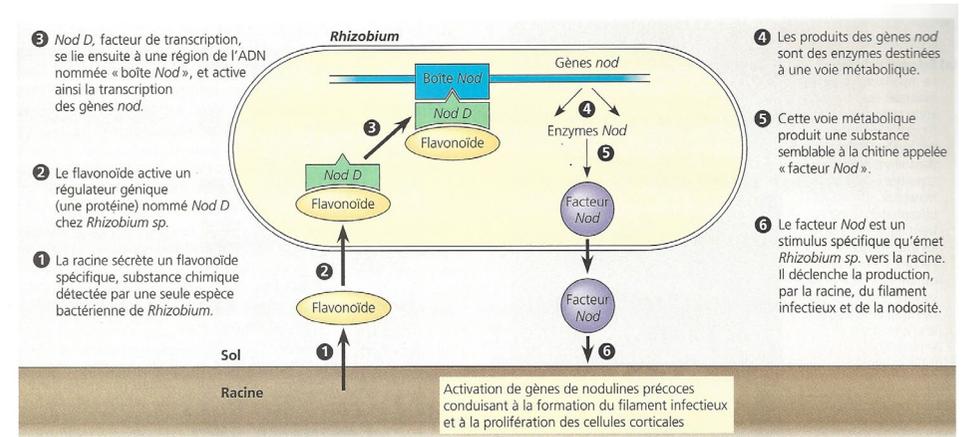
**▲ FIGURE 80. Organisation des gènes *Nod* (pour information).** D'après MADIGAN & MARTINKO (2007). Les gènes *nif* codent les polypeptides de la nitrogénase.

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.



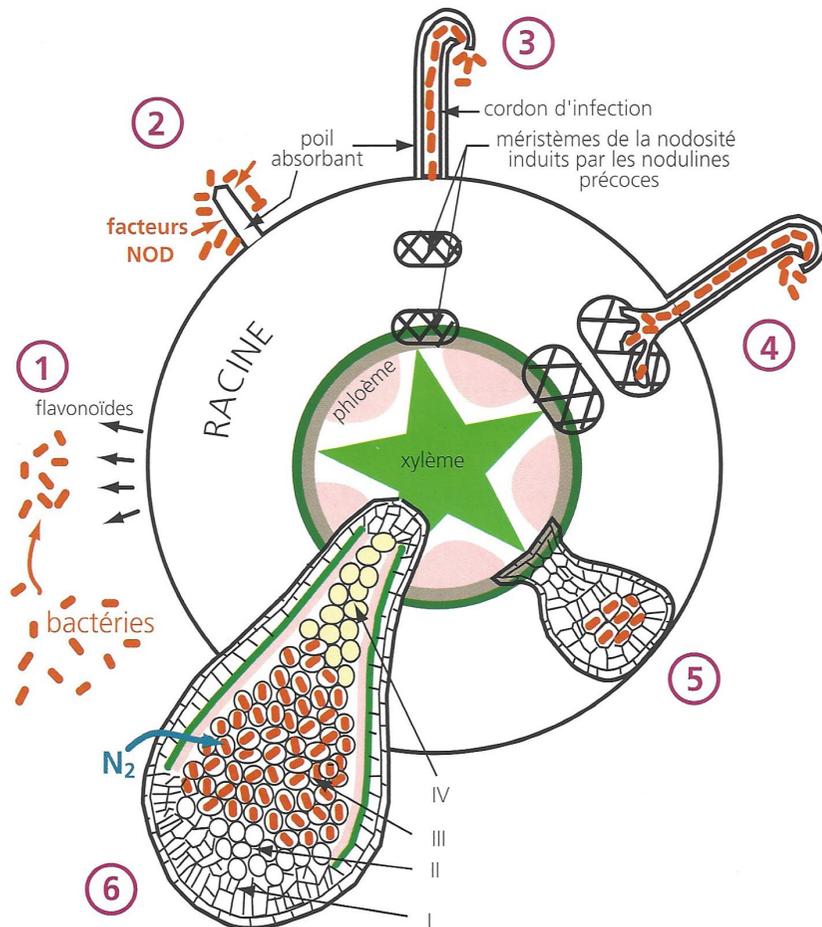
Localisation histochimique de quelques protéines exprimées dans le nodule (nodulines) des légumineuses. On distingue des nodulines précoces comme Enod12 et des nodulines tardives comme la leghémoglobine.

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



**▲ 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



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 (sénescence). Dans les nodosités persistantes, il y a maintien d'un cordon d'infection au voisinage du méristème (d'après Rolfe et Gresshoff, 1988).

**A 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)

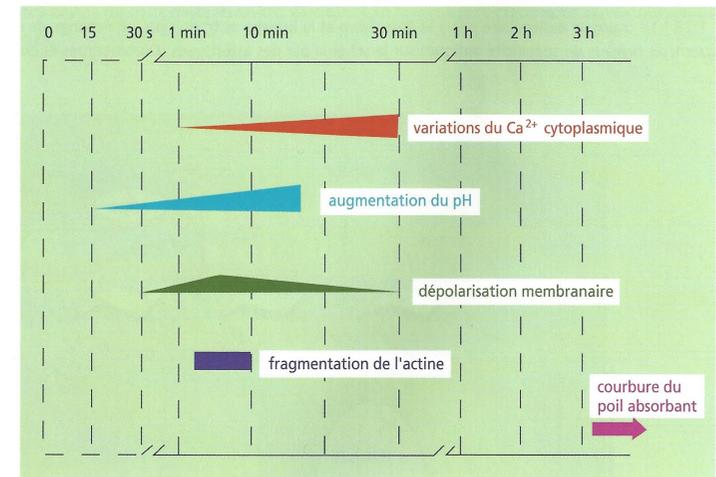
#### a) Modifications du poil absorbant

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

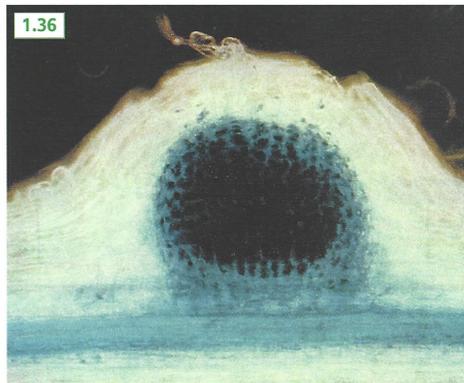
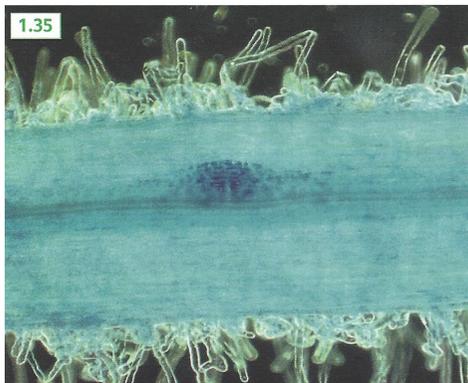
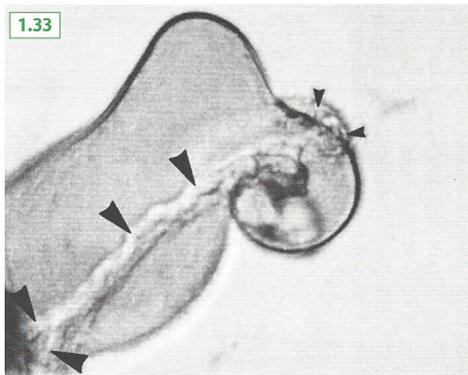
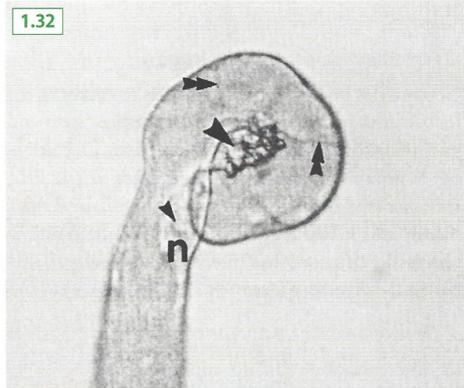
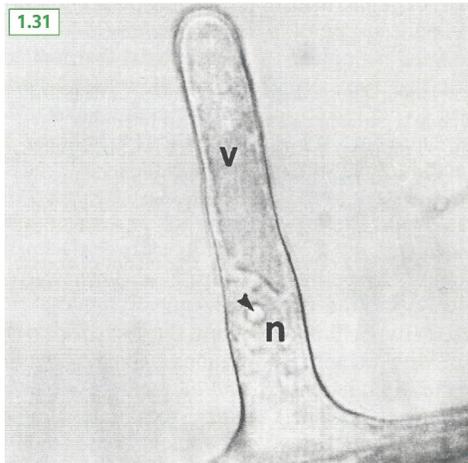
L'activation des cellules du péricycle est suivie également chez la luzerne d'une modification du cytosquelette des cellules corticales adjacentes. L'activation de ces cellules du cortex interne conduit à des divisions, anticlines puis périclines, et à l'édification progressive d'un méristème « nodulaire » 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 (x 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) (x 1 800). 1.33 Poil absorbant 11 heures après l'inoculation, avec un cordon d'infection (grandes flèches) (x 1 750). 1.34 Induction de cordons d'infection dans le cortex (flèche) et dans le primordium (astérisque) (x 200). 1.35 Racine infectée, 3 jours après l'inoculation avec un primordium nodulaire en cours d'initiation (x 100). 1.36 Racine infectée, 5 jours après l'inoculation avec un nodule en formation (x 80).



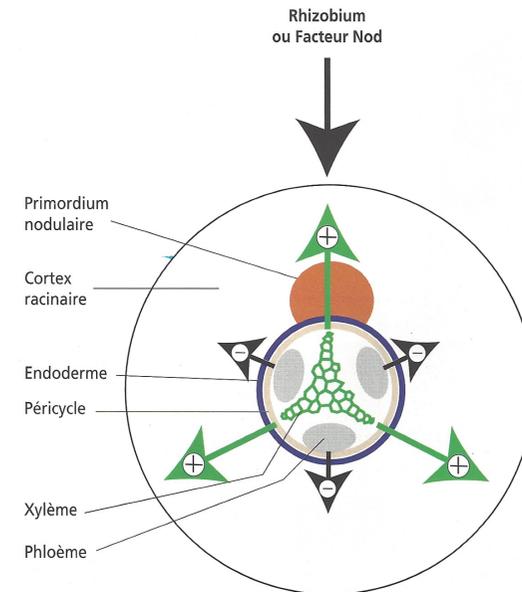


### c) Formation du cordon d'infection

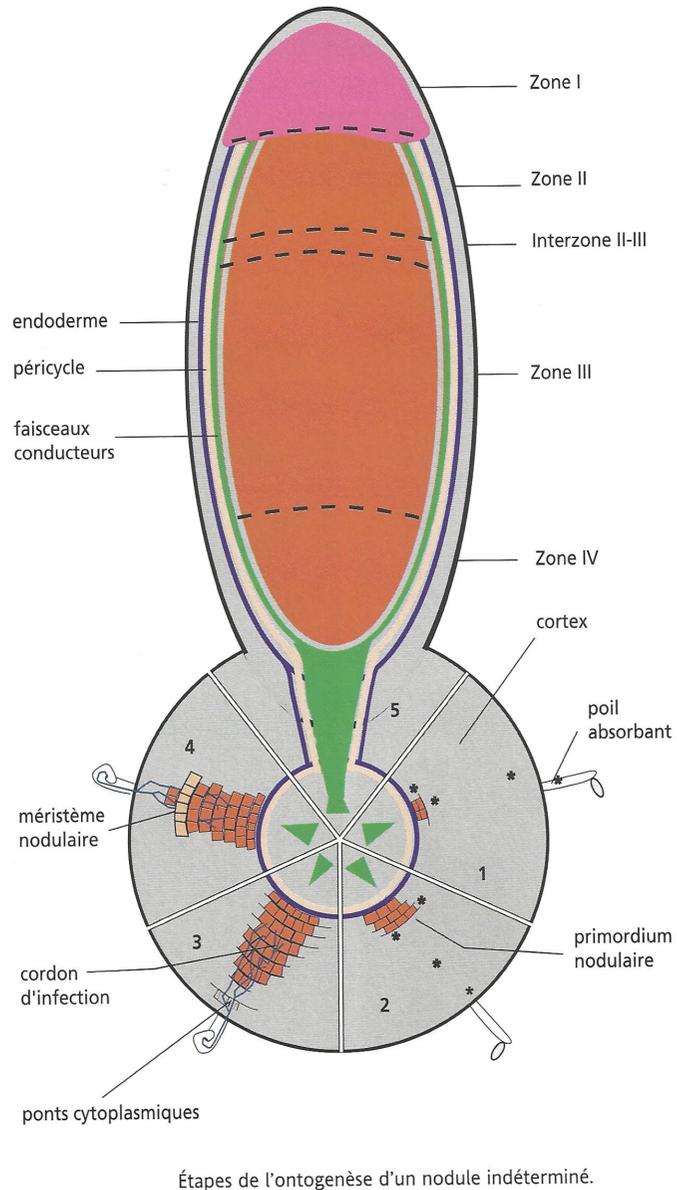
Certains des poils absorbants infectés se courbent et forment une « crosse de berger » à l'intérieur de laquelle les bactéries se multiplient. C'est également à cet endroit que la paroi du poil absorbant est lysée puis s'invagine pour former un cordon d'infection. Le cordon d'infection progresse dans 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

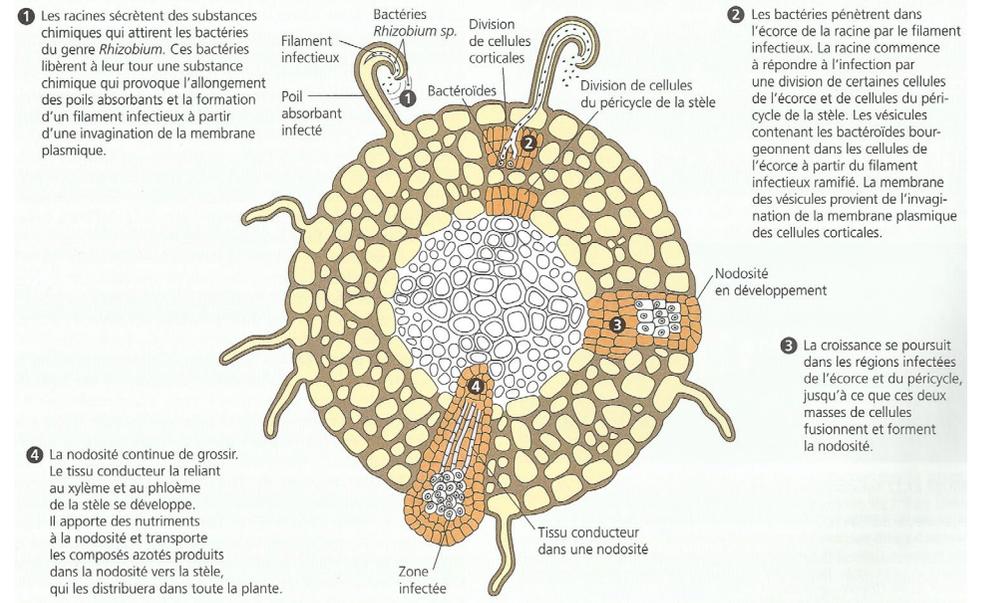
La différenciation cellulaire conduit à la formation d'un nodule avec des tissus vasculaires périphériques qui se raccordent à ceux de la racine et un tissu central nodulaire réparti en plusieurs zones fonctionnelles. Le nombre de nodules et leur masse sont contrôlés par la plante en fonction des conditions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

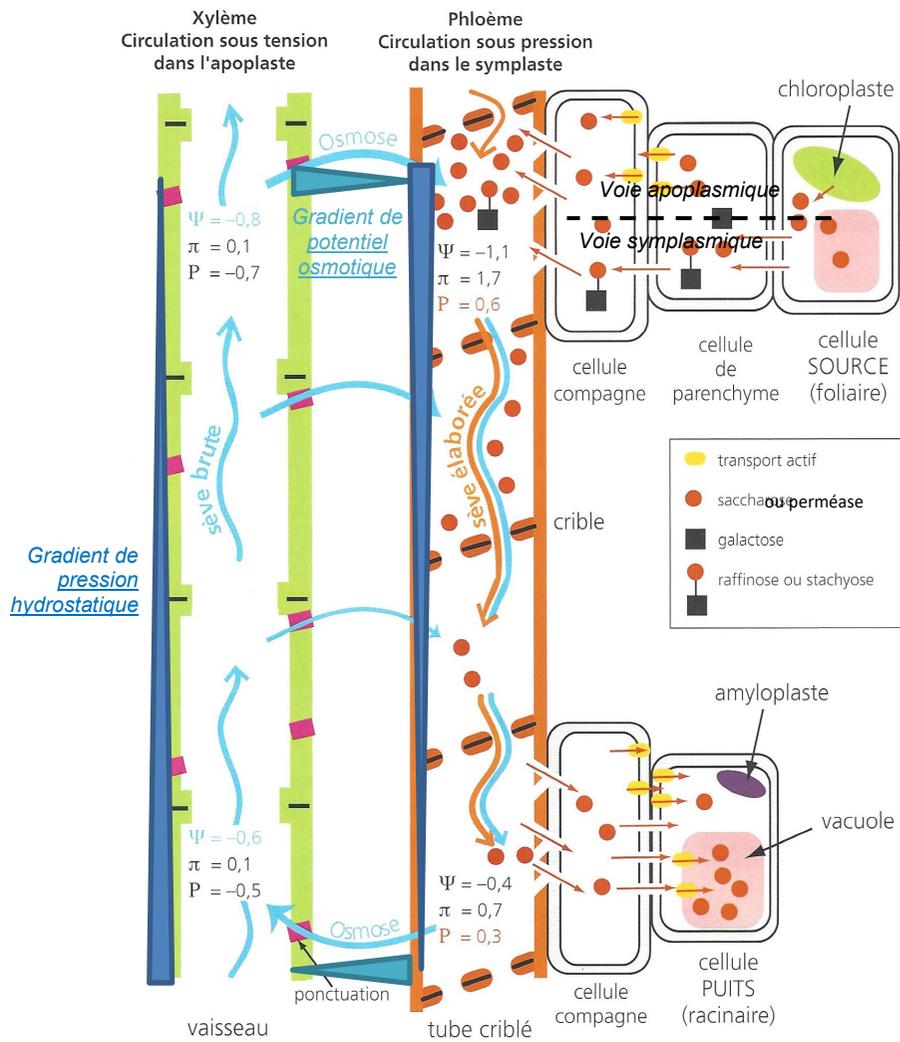


▲ FIGURE 84. La nodulation : vision simplifiée.  
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

**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**.

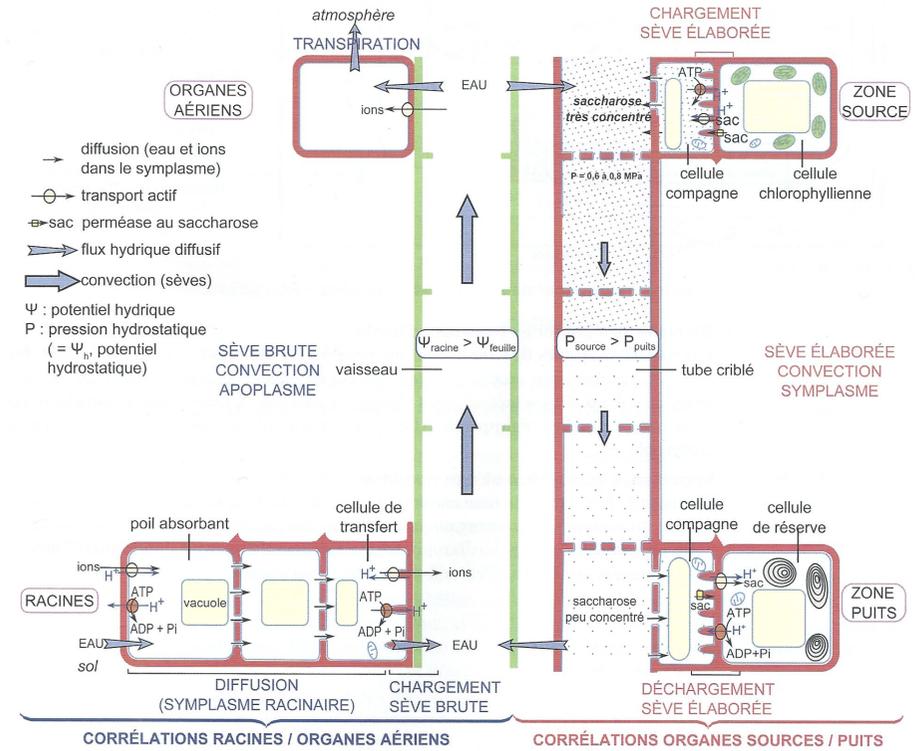
# Bilans



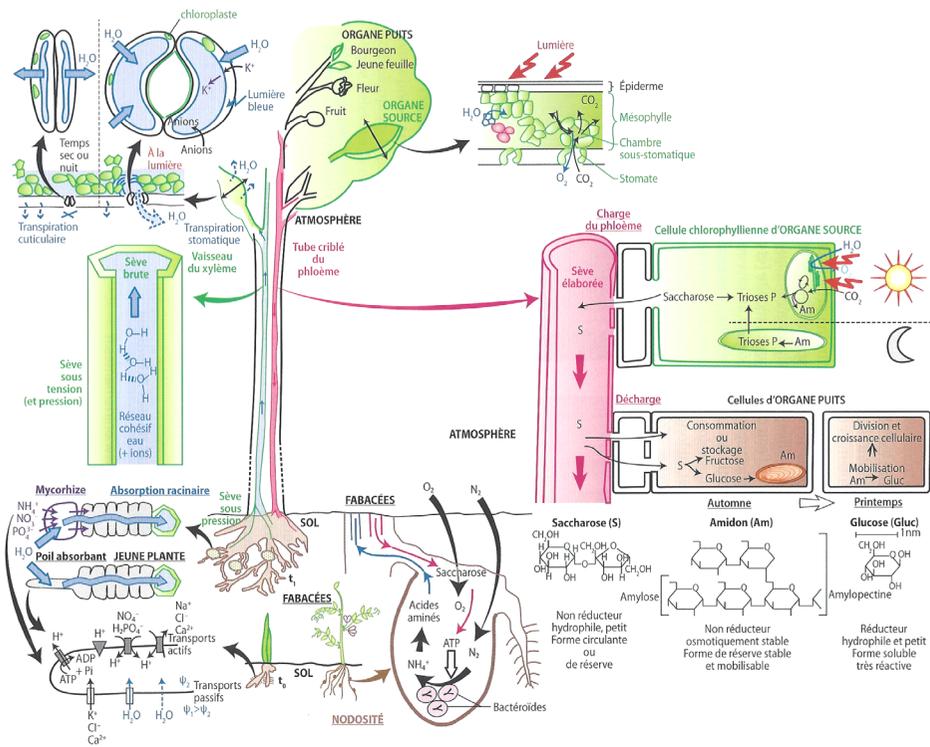
## hypothèse de circulation de la sève élaborée selon Münch, processus de chargement et déchargement du phloème

Des ordres de grandeur de potentiel hydrique ( $\Psi$ ), de pression osmotique ( $\pi$ ) 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  $\Psi$  décroissant. Dans le phloème, la sève élaborée circule sous pression, selon un gradient de  $P$ .

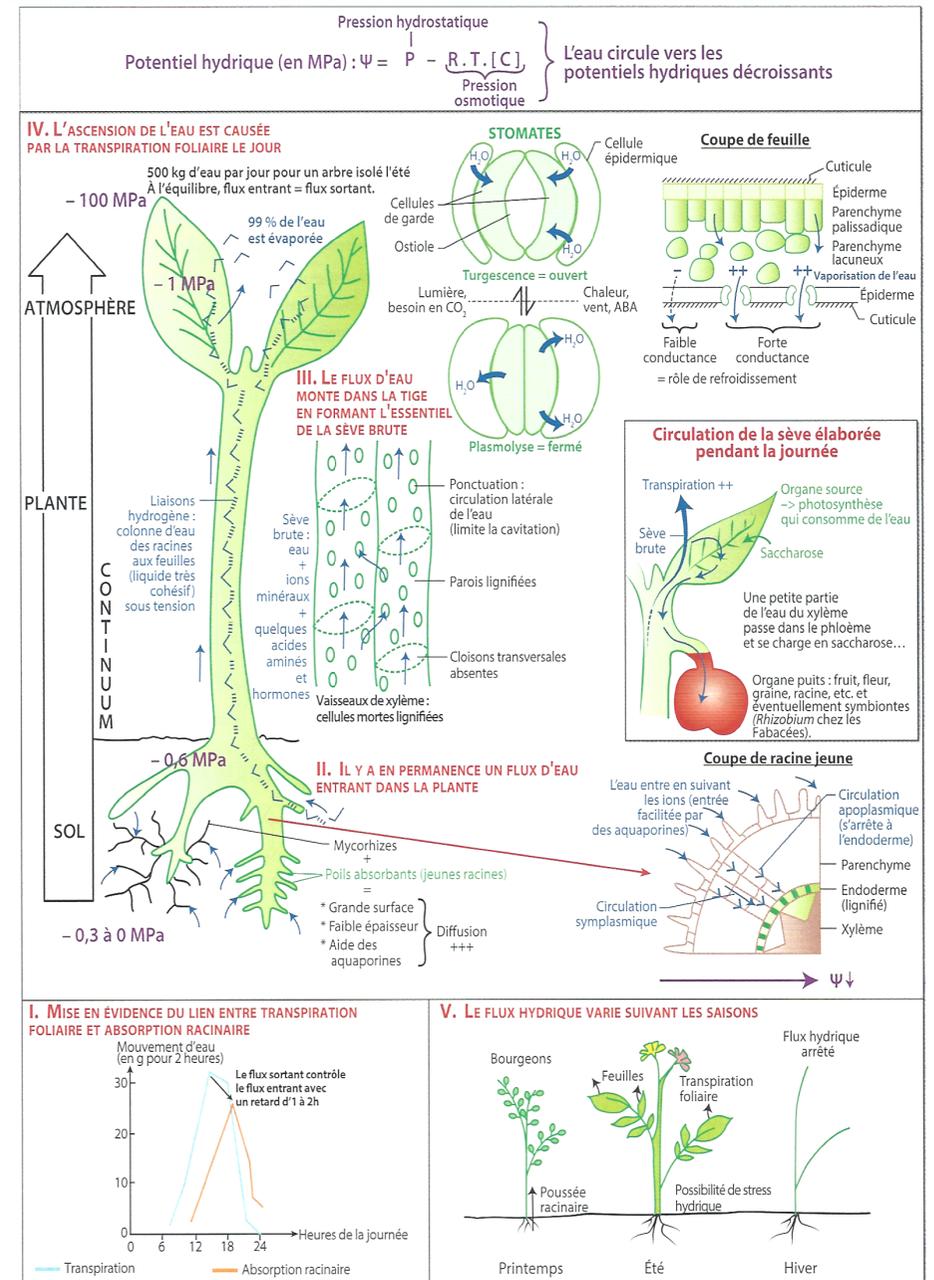
▲ **FIGURE 85. Une vision synthétique de la circulation chez les Angiospermes.**  
D'après MEYER *et al.* (2008), adapté. [un peu compliqué mais complet]



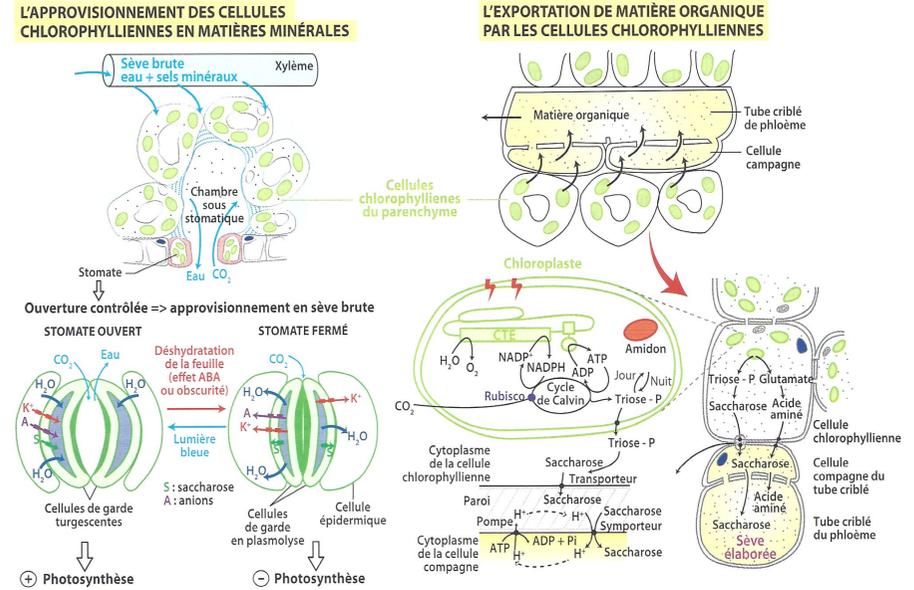
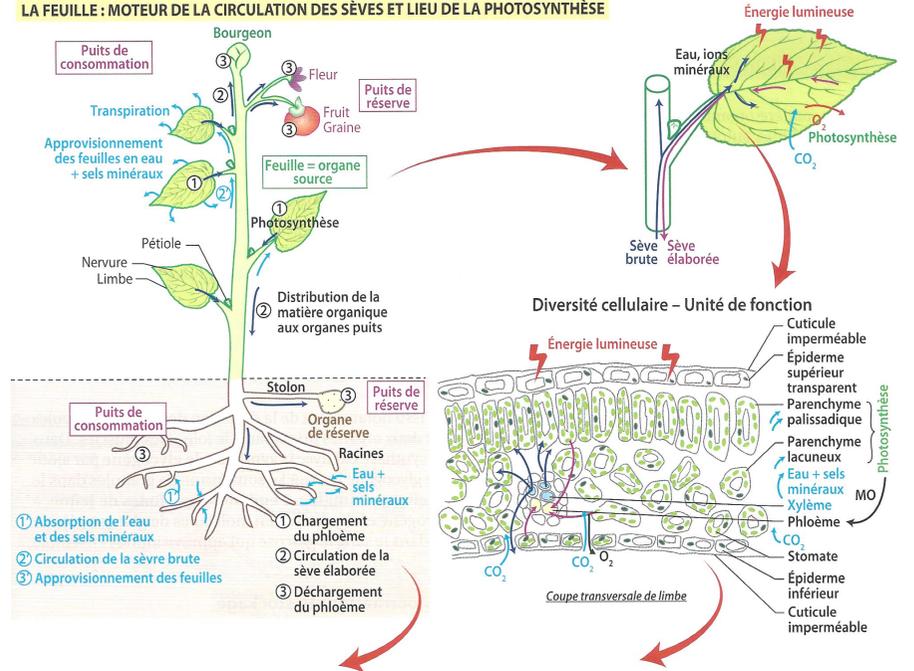
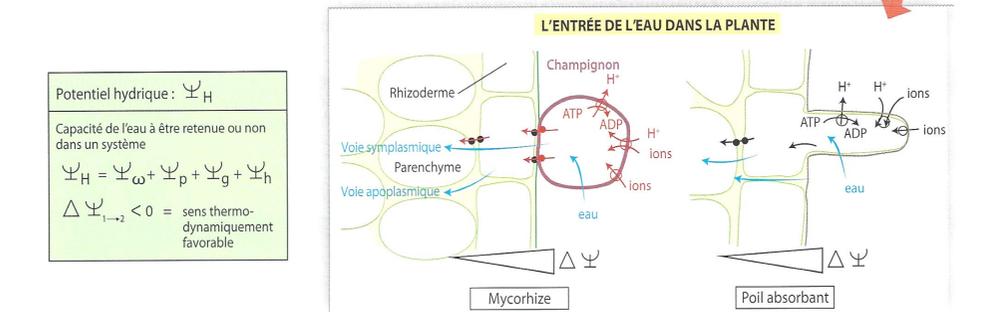
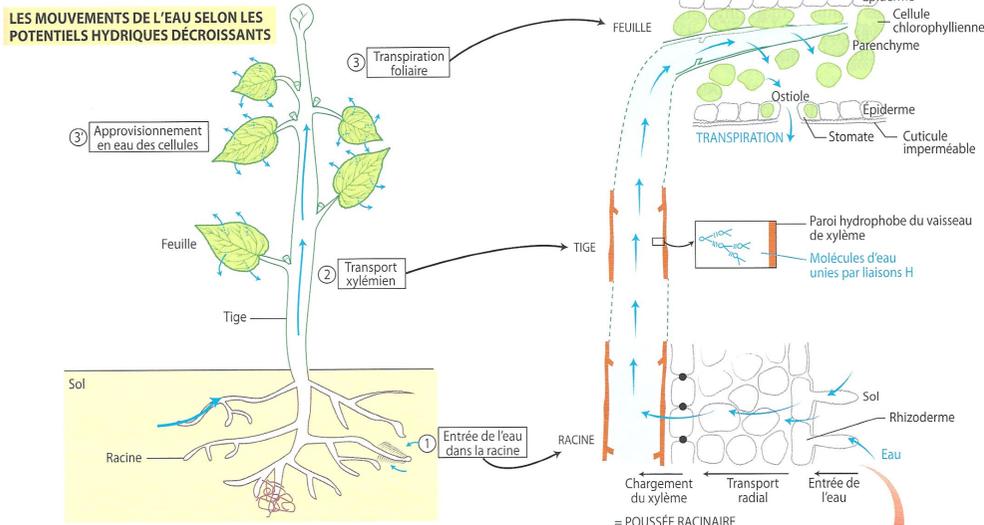
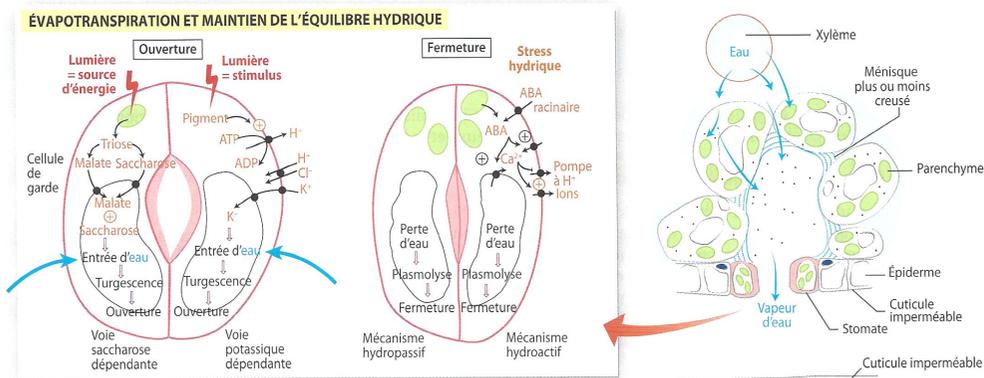
▲ **FIGURE 86. Une autre vision synthétique de la circulation chez les Angiospermes liant le phénomène aux corrélations trophiques.**  
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).



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



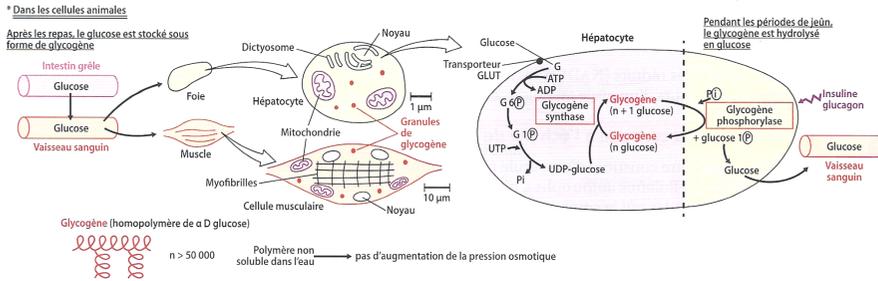
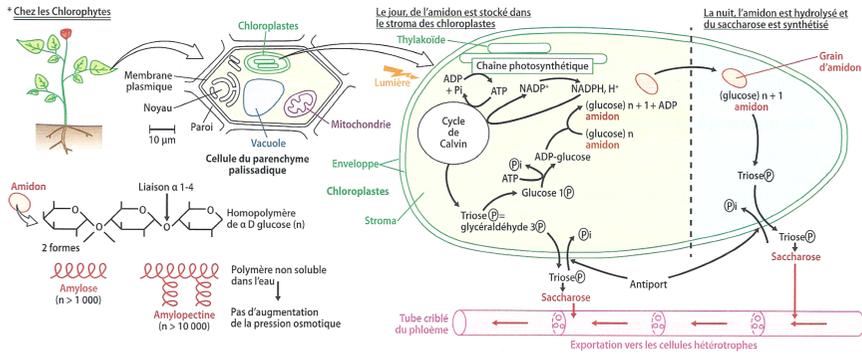
▲ FIGURE 88. Le flux hydrique dans le végétal. D'après DAUTEL et al. (2021).



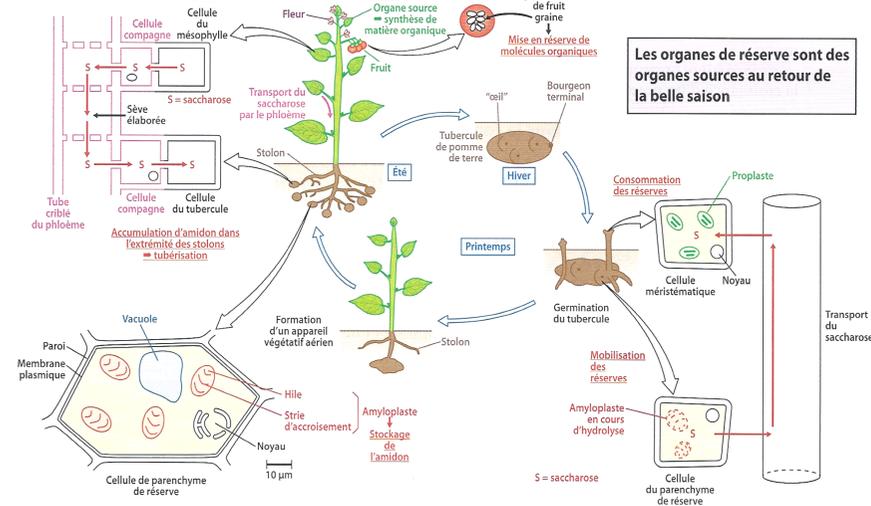
▲ FIGURE 89. L'équilibre hydrique dans le végétal. D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

▲ 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**

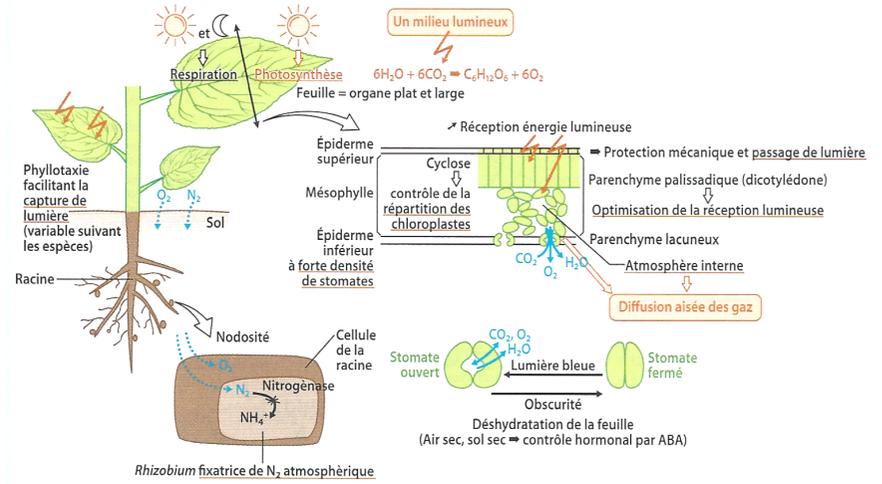


**Les organes de réserve des Angiospermes sont des organes puits qui accumulent la matière organique**

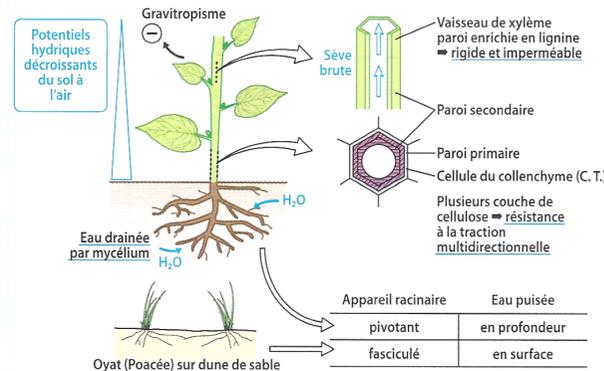


**FIGURE 91. Stockage et déstockage de la matière organique.**  
D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

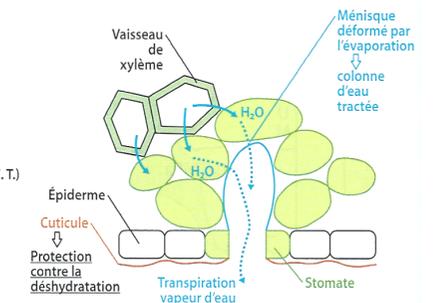
**Une adaptation à un milieu lumineux et de diffusion facilitée des gaz**



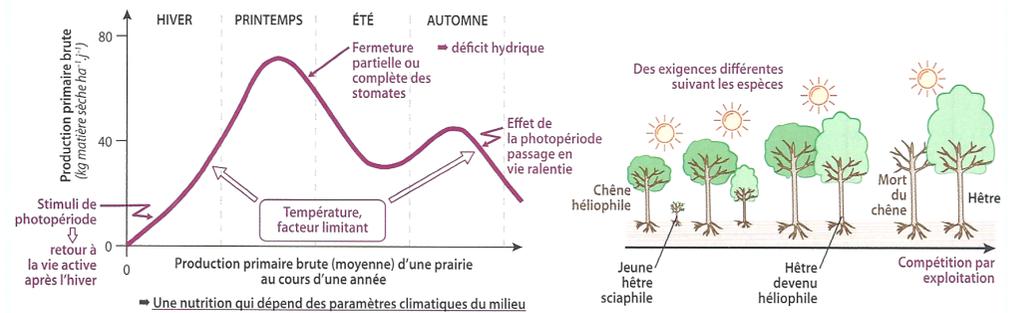
**Une adaptation à un milieu peu porteur et déshydratant**



**Contrôle de la transpiration**



**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<sup>re</sup> 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<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> édition 2012), Dunod, Paris.
- BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> années*. Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1<sup>re</sup> année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2<sup>e</sup> année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- CALLEN, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes*. Dunod, Paris, 2<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> édition 1999).
- CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations*. Doin, Paris, 2<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> édition 1962).
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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 édition).
- COOPER, G. M. (2019). *Cell. A Molecular Approach*. 8<sup>th</sup> 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<sup>re</sup> 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<sup>e</sup> 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<sup>re</sup> année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2<sup>e</sup> année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1<sup>re</sup> 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 2<sup>e</sup> année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1<sup>re</sup> 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. DENŒUD, J. ROQUES, É. HAMARD-PÉRON & M. AIRAUD (2018). *Biologie*. Dunod, Paris.
- LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), V. AUDEBERT, C. BRUNET, G. GUTJAHN, 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. GUTJAHN, 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<sup>e</sup> 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<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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<sup>re</sup> année*. Dunod, Paris, 2<sup>e</sup> édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1<sup>re</sup> édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2<sup>e</sup> année*. Dunod, Paris, 2<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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<sup>re</sup> année*. Dunod, Paris, 3<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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 2<sup>e</sup> année*. Dunod, Paris, 3<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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<sup>re</sup> année*. Dunod, Paris, 4<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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 (2018). *Biologie tout-en-un BCPST 2<sup>e</sup> année*. Dunod, Paris, 3<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> 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<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> édition 2010).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> années*. Vuibert, Paris.

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIÈRE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> années*. Vuibert, Paris, 2<sup>e</sup> édition (1<sup>re</sup> édition 2017).

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

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2<sup>e</sup> 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<sup>re</sup>M'*. Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1964). *Sciences naturelles. Classe de 2<sup>e</sup>M'*. Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1968). *Sciences naturelles. Classe de 1<sup>re</sup>D*. Vuibert, Paris.

VINCENT, P. (1974). *Sciences naturelles. Classe de Terminale D*. Vuibert, Paris.

## Plan du chapitre

<b>Objectifs : extraits du programme</b>	<b>1</b>
<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute</b>	<b>2</b>
<b>A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents</b>	<b>2</b>
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	3
a. Une fraction minérale et une fraction organique qui forment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations	3
b. Une composante hydrique plus ou moins disponible	3
α. Typologie de l'eau du sol : eau gravitaire (= eau non liée) vs. eau liée (eau capillaire / eau de constitution / eau de rétention)	3
β. Une fraction d'eau disponible comprise entre la capacité au champ et la point de flétrissement	4
<b>B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire</b>	<b>4</b>
1. Localisation et caractéristiques des zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes	4
a. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants	4
α. Un tissu présentant une importante surface d'absorption	4
β. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de ROSENE	4
b. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qui augmentent grandement l'absorption	5
α. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique	5
β. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes	5
γ. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre... quoique	6
δ. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire	6
ε. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque	6
ζ. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizosphère vs. mycorhizosphère)	7
2. Mécanismes ioniques et hydriques de l'absorption racinaire et du transfert radial	7
a. L'absorption et le transfert d'eau jusqu'au xylème, un phénomène d'osmose qui suit un gradient décroissant de potentiels hydriques	7
α. Le potentiel hydrique, base physique de l'osmose	7
β. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers d'aquaporines	8
γ. Le potentiel osmotique, composante du potentiel hydrique expliquant l'entrée et le transfert radial d'eau au niveau racinaire	8
b. L'absorption des ions, un phénomène actif ou passif selon les ions concernés	8
α. Des concentrations ioniques loin de l'équilibre de NERNST	8
β. Une entrée active des anions (transport actif secondaire de type symport, utilisant la force proton-motrice), y compris des nitrates	10
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)	11



ii. Les grandes modalités de passage de la mauvaise saison : une classification en cinq types biologiques (RAUNKIAER, 1904)	34
➤ Les phanérophytes (arbres et arbustes à bourgeons en hauteur)	34
➤ Les chaméphytes (buissons à bourgeons près du sol)	34
➤ Les hémicryptophytes (plantes en rosette à bourgeons au ras du sol)	34
➤ Les géophytes (= cryptophytes), plantes à organes souterrains hivernants	34
➤ Les thérophytes, plantes passant l'hiver seulement sous forme de graines	34
b. Une mise en réserve dans des organes ou tissus particuliers	34
α. Les semences (présentes chez tous les types biologiques)	34
i. Notions de semence et de graine	34
ii. Deux grands types de graines en fonction de la localisation des réserves : graines albuminées vs. exalbuminées	34
β. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes	35
γ. Le parenchyme du bois (et du liber), une réserve importante chez les espèces ligneuses (phanérophytes, chaméphytes)	35
c. Des réserves variées accumulées au sein de parenchymes de réserve	36
α. La possibilité de réserves amyliacées dans les amyloplast	36
β. La possibilité de réserves en sucres solubles dans les vacuoles	36
γ. La possibilité de réserves lipidiques dans des gouttelettes lipidiques situées à localisation cytosolique ou plastidiale	36
δ. La possibilité de réserves protéiques de nature et localisation variables (ex. gluten, grains d'aleurone...)	37
d. Des réserves mobilisées au retour de la belle saison	38
α. Une variation saisonnière des flux de matières organique et de la nature source-puits des organes	38
β. Une mobilisation des réserves dont les hydrolysats passent par le phloème	38
<b>IV. La diazotrophie chez les Fabacées</b>	<b>39</b>
<b>A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie</b>	<b>39</b>
<b>B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires</b>	<b>41</b>
1. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]	41
2. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]	42
3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux	42
a. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires	42
b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée	43
c. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée	43
<b>C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire</b>	<b>43</b>
1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]	43
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	43
3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation	45
<b>Bilans</b>	<b>48</b>
<b>Pour faire une fiche de révision : quelques pistes</b>	<b>52</b>
<b>Références</b>	<b>52</b>
<b>Plan du chapitre</b>	<b>53</b>
<b>Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)</b>	<b>55</b>
<b>Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)</b>	<b>56</b>

## Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)

<b>Objectifs : extraits du programme</b>	<b>1</b>
<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute</b>	<b>2</b>
<b>A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents</b>	<b>2</b>
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	3
<b>B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire</b>	<b>4</b>
1. Localisation et caractéristiques des zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes	4
2. Mécanismes ioniques et hydriques de l'absorption racinaire et du transfert radial	7
3. Le transfert radial de l'eau et des ions (= circulation radiale)	11
<b>C. La sève brute, un liquide transporté dans les cellules du xylème de manière ascendante grâce à la transpiration foliaire et la poussée racinaire</b>	<b>13</b>
1. Nature et composition de la sève brute	13
2. Un déplacement unidirectionnel et ascendant dans les vaisseaux du xylème	13
3. Une mise en mouvement permise par la transpiration foliaire et la poussée racinaire, selon un gradient décroissant de potentiel hydrique	16
<b>II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie</b>	<b>21</b>
<b>A. Des échanges gazeux qui se réalisent au niveau de surfaces d'échanges</b>	<b>21</b>
1. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périoderme (= secondaires) : des EGR empruntant les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome	21
2. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire des gaz limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates	22
<b>B. Un contrôle des échanges gazeux et de la transpiration foliaire, donc du flux et de l'équilibre hydriques, par l'activité stomatique</b>	<b>23</b>
1. L'équilibre hydrique des Angiospermes : une égalité entre entrées (par absorption racinaire) et sorties (par transpiration) d'eau dans l'organisme	23
2. Des sorties d'eau qui dépendent du degré d'ouverture des stomates	23
3. Modulation de la turgescence des cellules de garde : rôle des solutés vacuolaires	23
4. Contrôle de l'activité stomatique par le milieu : importance de la lumière et de la disponibilité en eau (+ type métabolique, température...)	23
5. Mécanismes d'action de l'activité photosynthétique et de la lumière sur l'ouverture des stomates	24
6. Mécanismes à l'origine de la fermeture stomatique	25
7. Bilan sur l'ouverture des stomates : une autre vision simplifiée et synthétique	25
<b>III. Une distribution des photoassimilats au sein du végétal et une accumulation / mobilisation de réserves organiques</b>	<b>26</b>
<b>A. La sève élaborée, un liquide transporté dans les tubes criblés du phloème de manière multidirectionnelle mais polarisée des organes-sources aux organes-puits</b>	<b>26</b>
1. Nature et composition de la sève élaborée	26
2. Un déplacement multidirectionnel mais polarisé des organes-sources aux organes-puits	27
3. La charge et la décharge du phloème : principes de base [limite programme]	28
4. Une mise en mouvement selon un gradient de pressions hydrostatiques	29
<b>B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques</b>	<b>30</b>
1. Des réserves journalières	30

<b>IV. La diazotrophie chez les Fabacées</b>	<b>39</b>
<b>A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie</b>	<b>39</b>
<b>B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires</b>	<b>41</b>
1. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]	41
2. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]	42
3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux	42
<b>C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire</b>	<b>43</b>
1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]	43
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	43
3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation	45
<b>Bilans</b>	<b>48</b>
<b>Pour faire une fiche de révision : quelques pistes</b>	<b>52</b>
<b>Références</b>	<b>52</b>
<b>Plan du chapitre</b>	<b>53</b>
<b>Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)</b>	<b>55</b>
<b>Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)</b>	<b>56</b>

## Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)

<b>Objectifs : extraits du programme</b>	<b>1</b>
<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>I. De l'absorption d'eau et d'ions dans le sol à la circulation de la sève brute</b>	<b>2</b>
<b>A. Le lieu de prélèvement de la solution hydrominérale : le sol, fin revêtement superficiel des continents</b>	<b>2</b>
<b>B. Le prélèvement racinaire de la solution du sol et son transfert jusqu'au xylème : l'absorption racinaire</b>	<b>4</b>
<b>C. La sève brute, un liquide transporté dans les cellules du xylème de manière ascendante grâce à la transpiration foliaire et la poussée racinaire</b>	<b>13</b>
<b>II. Des échanges gazeux avec le milieu de vie</b>	<b>21</b>
<b>A. Des échanges gazeux qui se réalisent au niveau de surfaces d'échanges</b>	<b>21</b>
<b>B. Un contrôle des échanges gazeux et de la transpiration foliaire, donc du flux et de l'équilibre hydriques, par l'activité stomatique</b>	<b>23</b>
<b>III. Une distribution des photoassimilats au sein du végétal et une accumulation / mobilisation de réserves organiques</b>	<b>26</b>
<b>A. La sève élaborée, un liquide transporté dans les tubes criblés du phloème de manière multidirectionnelle mais polarisée des organes-sources aux organes-puits</b>	<b>26</b>
<b>B. Le stockage et la mobilisation de réserves organiques</b>	<b>30</b>
<b>IV. La diazotrophie chez les Fabacées</b>	<b>39</b>
<b>A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie</b>	<b>39</b>
<b>B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires</b>	<b>41</b>
<b>C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire</b>	<b>43</b>
<b>Bilans</b>	<b>48</b>
<b>Pour faire une fiche de révision : quelques pistes</b>	<b>52</b>
<b>Références</b>	<b>52</b>
<b>Plan du chapitre</b>	<b>53</b>
<b>Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)</b>	<b>55</b>
<b>Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)</b>	<b>56</b>

© 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 : mars 2024.  
 Contact : [Tanguy.Jean4@gmail.com](mailto: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.