





Lycée Valentine LABBÉ

41 rue Paul DOUMER – BP 20226 59563 LA MADELEINE CEDEX

CLASSE PRÉPARATOIRE TB (Technologie & Biologie)

enseignement de sciences de la vie et de la terre (svt) ° sciences de la vie °°

<u>Partie 2</u>. L'organisme, un système en interaction avec son environnement >> Cours <<

Chapitre 11

Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée

Objectifs: extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
2.4.1 Les Angiospermes,	L'étude du fonctionnement nutritionnel des
organismes autotrophes à vie fixée	Angiospermes est réalisée à plusieurs échelles. Il s'agit
	de montrer les fondements métaboliques de
	l'autotrophie et leurs conséquences à l'échelle des
	individus en relation avec les milieux de vie.
	Les relations entre la plante et son milieu de vie sont
	abordé[e]s à différentes échelles temporelles.
	- identifier les besoins de matière minérale d'un végétal
	Angiosperme ;
	- mettre en relation des constituants minéraux avec
	différents processus liés à la vie de la plante
	(croissance cellulaire, métabolisme énergétique)
	Limites : Il n'est pas envisagé ici d'étude exhaustive
La photosynthèse assure	des besoins nutritionnels du végétal. L'objectif est de
l'autotrophie de la plante	montrer que l'implication des ions minéraux ne se limite
Angiosperme.	pas à la nutrition.
La photosynthèse est réalisée par la	
cellule chlorophyllienne et fait	- établir que la capacité photosynthétique de certaines
intervenir des compartiments	cellules de la plante assure l'autotrophie de l'ensemble
spécialisés, les chloroplastes.	de l'organisme grâce aux corrélations trophiques.
	- présenter un bilan chimique simple de la
	photosynthèse et l'importance du couplage
Les produits de la photosynthèse	photochimique pour sa réalisation.
(oses, acides aminés) sont distribués	- identifier les flux de matière entre les différents
dans la plante par la sève élaborée	compartiments au sein d'une cellule chlorophyllienne;
aux cellules hétérotrophes.	ovaliguer que le fluy de composée organiques est
L'approvisionnement en eau, ions et	-expliquer que le flux de composés organiques est
dioxyde de carbone met en jeu des	dépendant de la production des organes sources (les
surfaces d'échange.	feuilles) et des besoins des organes puits.

L'eau et les ions sont captés dans le sol par l'appareil racinaire et acheminés aux organes par l'intermédiaire de la sève brute.

Des échanges gazeux (et en particulier d'eau, de dioxyde de carbone et de dioxygène) ont lieu au niveau des stomates des organes aériens

L'ouverture des stomates est contrôlée et permet la régulation de l'équilibre hydrique.

Les surfaces d'échange du végétal se développent en relation avec les paramètres physico-chimiques du milieu de vie et le plan d'organisation de l'espèce.

La disponibilité de la ressource en eau et la physiologie des organismes (exigences hydriques) influencent la répartition des espèces. **Limite** : aucun modèle expliquant les forces motrices de la circulation de la sève élaborée n'est au programme.

-placer les points d'entrée et de sortie de l'eau sur un schéma fonctionnel de la plante :

- -analyser les flux hydriques entre la plante et son milieu en utilisant la notion de potentiel hydrique :
- -montrer que l'absorption d'ions minéraux est un processus actif entraînant le flux d'eau au niveau du poil absorbant :
- -mettre en évidence l'importance quantitative des mycorhizes

Limite: Les nodosités ne sont pas traitées.

- -identifier les propriétés des éléments conducteurs, xylème et phloème, acheminant les sèves brutes et élaborées.
- identifier les moteurs de circulation de la sève brute et leur importance relative au cours d'une année en milieu tempéré
- expliciter le paradoxe des échanges gazeux réalisés au niveau des stomates (perte d'eau versus échanges des gaz liés au métabolisme énergétique);
- établir ou montrer l'existence de facteurs internes et externes contrôlant l'ouverture et la fermeture des stomates :

Limite : Un seul exemple de mode d'action de ces facteurs doit être connu.

- expliciter la relation entre l'organisation des surfaces spécialisées dans les échanges (racines, feuilles) et leur fonction.
- présenter des exemples à différentes échelles de variation phénotypique liées aux caractéristiques du milieu

(exemples : ports des individus, organisation foliaire, feuilles d'ombre et de lumière)

Liens: travaux pratiques [divers TP de biologie végétale, notamment le TP 2.5], 3.4 [chapitre 18. Le développement postembryonnaire des Angiospermes]

- faire le lien entre distribution géographique d'une espèce et sa physiologie.

Limite: Les exemples étudiés (parmi les exemples possibles des espèces de xérophytes, halophytes...) ne sont pas à mémoriser.

Introduction

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.

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 [les types métaboliques seront précisés dans le chapitre 5 et en Biotechnologies]. 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 fonctions, notamment de nutrition (incluant la production de matière organique), dans un environnement aérien fluctuant et en demeurant fixées ?

On rappelle que le mot « Angiosperme », comme tout mot désignant une plante (non fongique), s'emploie traditionnellement au féminin.

I. La vie fixée des Angiospermes, une réalité structurale et fonctionnelle

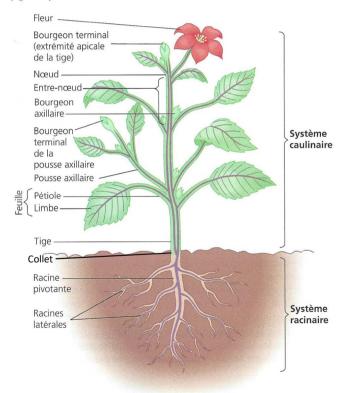
Capacités exigibles

- ✓ Identifier les besoins de matière minérale d'un végétal Angiosperme.
 ✓ Mettre en relation des constituants minéraux avec différents
- Mettre en relation des constituants minéraux avec différents processus liés à la vie de la plante (croissance cellulaire, métabolisme énergétique).

A. Les implications de la vie fixée dans l'organisation des Angiospermes

Voir notamment le TP 2.5 sur la morpho-anatomie des Angiospermes

Contrairement aux Métazoaires où les systèmes ou appareils (revoir le complément 1 ou encore le chapitre 7 sur la Vache) sont relativement bien définis par la définition d'une grande fonction dans l'organisme (appareil circulatoire, appareil digestif...), ces mots désignent des réalités plus artificielles chez les Angiospermes: on les emploie plutôt pour désigner des portions de la plante (figure 1).



▲ FIGURE 1. Morphologie d'une Angiosperme. D'après CAMPBELL & REECE (2007)

1. Un organisme ancré dans le substrat par un appareil souterrain assurant aussi le prélèvement de la solution du sol : l'appareil racinaire

a. Notion d'appareil racinaire et de racines

 On appelle appareil racinaire l'ensemble des organes (nommés racines) qui assurent l'ancrage de l'Angiosperme dans son substrat, généralement le sol, et le prélèvement de la solution hydrominérale de ce sol.

Notez que l'appareil souterrain correspond à l'ensemble des organes végétaux situés dans le sol.

S'il correspond généralement à l'appareil racinaire, il peut toutefois exister des organes souterrains relevant de l'appareil caulinaire (rhizomes, tubercules caulinaires, bulbes...).

Il existe aussi des racines aériennes (rares) telles que les pneumatophores qui sont des racines émergeant du sol et du milieu aquatique, caractérisant certaines plantes de milieux marécageux ou très humides (ex. Palétuviers des mangroves).

On peut aussi citer les racines adventives (= racines qui prennent naissance sur une tige) aériennes comme on en trouve chez certaines lianes comme le Lierre (assurant l'accrochage de la liane).

b. Appareil fasciculé vs. pivotant

- Le réseau racinaire peut être :
 - fasciculé (multiples racines fines émergeant au niveau du collet)
 - ou pivotant (une racine principale [pivot] qui croît verticalement vers le bas sur laquelle s'insèrent des racines latérales).





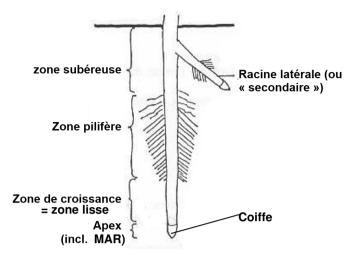
Racines fasciculées

Racine pivotante

A FIGURE 2. Réseau racinaire fasciculé vs. pivotant. D'après MEYER et al. (2008)

c. La zonation fondamentale de l'appareil racinaire

- Un appareil racinaire typique, par exemple de type pivotant, comprend fondamentalement (figures 1 et 3):
 - Une racine principale ou racine pivot ;
 - Des racines latérales (« secondaires »), qui prennent naissance sur le pivot ;
 - La zone de **chaque racine** (voir **chapitre 18** sur le développement) est organisée comme suit [de l'apex vers la base] :
 - Une zone apicale (= apex) où l'on trouve le méristème apical racinaire (MAR) et où s'effectue la mérèse (= multiplication cellulaire par mitoses);
 - Une zone subapicale ou zone de croissance (= zone lisse) où s'effectue l'auxèse (= allongement cellulaire);
 - Une zone de différenciation qui correspond à la zone (= assise) pilifère où se trouvent les poils absorbants;
 - Une zone subéreuse où le rhizoderme se subérifie (et devient une assise subéreuse chez les Eudicotylédones, ou un subéroïde chez les Monocotylédones)
 - o [La mise en place de tissus secondaires est ensuite possible].



A FIGURE 3. Organisation d'une racine. Dessin O. CHASSAING (BCPST1, Lycée Faidherbe, Lille).

2. Un organisme dont une partie se trouve en dehors du sol et où se déroule notamment la photosynthèse et la reproduction : l'appareil aérien

a. Notions d'appareil aérien et d'appareil caulinaire

- On appelle appareil aérien l'ensemble des organes situés en dehors du sol. Nous l'avons vu, les racines aériennes existent mais sont plutôt rares.
- Il se confond généralement avec l'appareil caulinaire (figure 1) rassemblant la (ou les) tige(s) et l'ensemble des organes qu'elle porte (feuilles, bourgeons, fleurs, fruits), même s'il arrive que des organes caulinaires soient souterrains (cas des organes de réserve, notamment).

b. La présence d'organes végétatifs : tige, feuilles et bourgeons

 La tige est un axe dressé généralement vertical (mais horizontal dans ses ramifications, quand elles existent) et le plus souvent cylindrique qui porte les autres organes aériens.

Certaines plantes sont « acaules », c'est-à-dire que la tige est réduite à un plateau au ras-du-sol portant les feuilles. C'est le cas des plantes en touffes ou en rosettes.

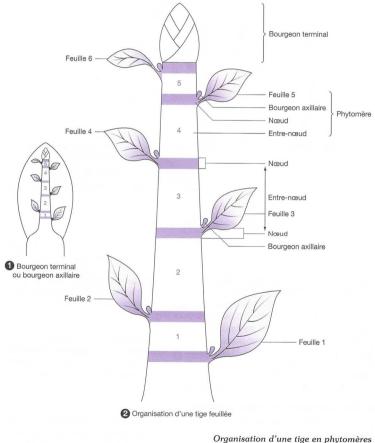
- Comme la racine, la tige peut être primaire (espèces herbacées ou individus jeunes) et devenir secondaire (lignifiée) chez les espèces ligneuses.
- Elle comprend des organes végétatifs* (figure 1) :
 - Des feuilles, organes aplatis (et généralement portés par un axe cylindrique nommé pétiole) et étendus réalisant notamment intensément la photosynthèse.
 - Des bourgeons (figure 4), au sein desquels se trouvent des méristèmes caulinaires (apicaux ou latéraux) réalisant la mérèse.

Les feuilles portent toujours un bourgeon axillaire (généralement inhibé) à leur aisselle.

* Notez que l'expression « appareil végétatif » désigne l'ensemble des organes concourant aux fonctions autres que la reproduction (donc l'ensemble de l'organisme, sauf les organes reproducteurs). L'appareil racinaire y est évidemment inclus.

La zone de transition entre l'appareil racinaire et la tige s'appelle le collet. Au niveau anatomique, on y observe entre autres un changement de l'organisation des tissus conducteurs : regroupés dans la stèle centrale et à disposition alterne dans la racine, ils deviennent plus périphériques et forment des faisceaux cribrovasculaires (= association de xylème et du phloème en massifs superposés) dans la tige et autres organes qu'elle porte.

c. Une organisation fondamentale en unités répétitives : les phytomères ou modules



Organisation d'une tige en phytomères

La tige est entièrement incluse dans le bourgeon.
Son élongation provient d'un allongement des entre-nœuds.

1. Bourgeon dans ses écailles. 2. Rameau issu du bourgeon.

A FIGURE 4. <u>L'appareil caulinaire, un ensemble de phytomères (= modules)</u>.

D'après BREUIL (2007)

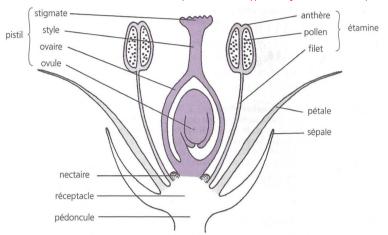
 On appelle phytomère ou module (figure 4) une unité répétitive de l'organisation d'une tige constituée d'un entrenœud, d'un nœud, d'une feuille et de son bourgeon axillaire.

Voir là encore le chapitre 18 sur le développement végétal

d. La présence d'organes reproducteurs : fleurs puis fruits

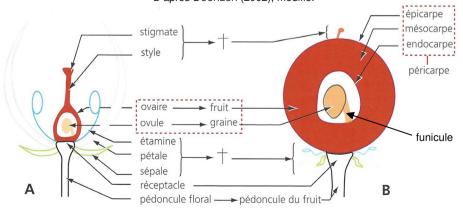
- La tige porte enfin l'appareil reproducteur, c'est-à-dire les organes (en l'occurrence les fleurs) qui assurent la reproduction sexuée (figure 5).
- Les fleurs fécondées se transforment en fruits (figure 6) qui contiennent les graines; ces organes permettent ensuite la dissémination des nouveaux individus (notons qu'il s'agit donc d'une phase de mobilité, souvent passive, dans le cycle de vie des Angiospermes!).

Voir le chapitre 18 sur le développement végétal + TP 3.2. sur la reproduction végétale



Organisation générale de la fleur d'angiosperme, ici en coupe longitudinale.

A FIGURE 5. <u>Une fleur hermaphrodite syncarpe à carpelles soudés en ovaire unique</u>. D'après DUCREUX (2002), modifié.



A FIGURE 6. De la fleur (A) au fruit (B). D'après MEYER et al. (2008).

3. La possibilité d'un stockage de substances organiques (voire d'eau) dans certains organes

- La vie fixée et l'impossibilité de déplacement vers d'éventuelles ressources nutritives qui y est associée supposent une fonction de mise en réserve journalière mais aussi saisonnière; nous évoquons ci-dessous ce second cas.
- a. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire, racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes

Voir le **TP 2.7** pour les **modalités du stockage**, les **caractéristiques morpho-anatomiques détaillées** de chaque type de **structure de réserve** et le détail des **substances stockées**

- Les organes de réserve végétatifs sont fondamentalement des organes renflés (= épaissis) et hypertrophiés dont les parenchymes sont gorgés de réserves.
- Ces **organes** peuvent être (figure 7, tableau I) :
 - Des structures renflées massives dérivant de tiges ou de racines, les tubercules. On les qualifiera en fonction de leur origine :
 - o Caulinaire s'il dérive de la tige (plutôt l'épicotyle*).
 - Hypocotylaire s'il dérive de la partie hypocotylaire* de la tige.

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

- Mixte s'il dérive en proportions variables de tige (souvent hypocotyle) et de racine.
- o Racinaire s'il dérive de racines.
- Des structures renflées composées d'une tige en plateau et de feuilles charnues gorgées de réserves, les bulbes.
- Des structures renflées plus fines et plus longilignes, présentent des unités de croissance se répétant, et dérivant de tiges, les rhizomes.

Comme nous le verrons en TP (TP 2.7), les réserves organiques sont stockées dans des parenchymes primaires (ex. Pomme de Terre), ou bien des parenchymes secondaires sous forme de rayons ligneux ou libériens (ex. Radis, Carotte...).

Vous devez savoir représenter des coupes transversales de ces organes en figurés conventionnels.

▼ TABLEAU I. <u>Diversité des organes de réserve avec quelques exemples marquants pour</u> chaque type (incluant les semences).

Document J. SEGARRA (TB2, ENCPB – Lycée Pierre-Gilles de Gennes, Paris 13). Les exemples en rouge sont traités en TP (TP 2.7.).

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

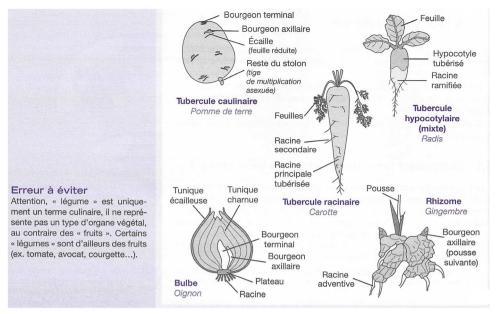
Partie de la plante ou organe accumulant des réserves	Nature de l'organe ou du tissu	Exemples	rythme de développement (au regard des exemples)
racine (essentiellement)	tubercule racinaire	carotte salsifi, panais betterave sucrière	plantes bisannuelles
		dahlia	plante vivace
racine + hypocotyle	racine + hypocotyle tubercule mixte hypocotylaire		plantes bisannuelles
racine + hypocotyle + tige	cotyle + tige		plantes bisannuelles
	tubercule caulinaire	pomme de terre topinambour glaïeul	plantes vivaces
tige		chou-rave	plantes bisannuelles
	rhizome	gingembre sceau de Salomon muguet	plantes vivaces
		oignon	plantes bisannuelles
feuilles	bulbe	ail tulipe	plantes vivaces
$ ext{graines} ightarrow ext{cot} \ ext{graines} ightarrow ext{alb}$		haricot, pois blé ricin	plantes annuelles plantes annuelles plante vivace

Savoir reconnaitre un organe de réserve

Un organe de réserve est un organe renflé :

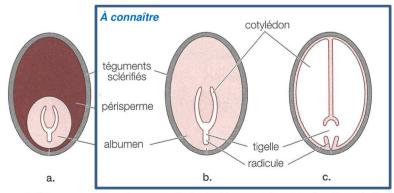
- s'il ne porte pas de bourgeon mais des traces éventuelles de racines de petite taille, c'est un tubercule racinaire (ex. Carotte, Betterave ou Radis);
- *s'il porte des feuilles réduites et des bourgeons*, c'est un tubercule caulinaire (ex. tubercule de Pomme de terre). Ce sont des tiges souterraines 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 entraine 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.



A FIGURE 7. Organes de réserves végétatifs. D'après DENŒUD et al. (2014).

b. Les graines, organes de dissémination et de résistance



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

A FIGURE 8. Typologie des graines. D'après KLEIMAN (2001).

- Les graines sont des organes de résistance et de dissémination (donc mobiles, assurant la colonisation du milieu) contenant l'embryon végétal.
- Profitons de l'occasion qu'on peut distinguer principalement les types de graines suivants (figure 8.b-c):

- Les graines albuminées comme celle du Ricin. L'albumen y est développé et constitue le tissu de réserve. Le nucelle a disparu.
- Les graines exalbuminées comme celle des Fabacées. Les réserves sont localisées dans les cotylédons, transformés en tissus d'accumulation. L'albumen et le nucelle ont été consommés par le développement embryonnaire.
- Les graines à périsperme sont des graines (plutôt rares) chez lesquelles le nucelle n'a pas été complètement digéré et forme un tissu de réserve, le périsperme. Le périsperme peut être le seul tissu de réserve ou bien cohabiter avec l'albumen (cas de la graine de Poivrier).

c. Les parenchymes aquifères des malacophytes

 Les plantes étant fixées, elles sont nécessairement impactées par la réserve en eau de leur milieu de vie. Certaines plantes sont capables de résister à l'aridité du milieu en stockant de l'eau dans des parenchymes aquifères: ce sont les malacophytes (voir dernière partie de ce cours).

B. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes

- On rappelle que les grandes fonctions d'un organisme peuvent être classiquement réparties en :
 - Fonctions de nutrition.
 - Fonctions de relation,
 - Fonction de reproduction.
- La réalisation des fonctions s'opère, chez les Angiospermes, en lien avec la vie fixée.

1. Un organisme fixé qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement : les fonctions de nutrition (au sens large)

 Les fonctions de nutrition au sens large désignent (tableau II) l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme de réaliser ses échanges de matière et d'énergie avec son environnement, comprenant aussi bien l'acquisition de cette matière ou de cette énergie que l'évacuation des déchets de l'activité physiologique.

▼ TABLEAU II. Un panorama des fonctions de nutrition chez les Angiospermes.

Fonctions	Structures impliquées	Précisions
Échanges gazeux respiratoires et photosynthétiques	- Diffusion des gaz au travers de la cuticule - Stomates - Lenticelles	- Cuticule laissant passer les gaz mais évitant la déshydratation - Stomates à ouverture contrôlable (notamment en cas de stress hydrique)
Prélèvement d'eau et d'ions minéraux dans le milieu (absorption racinaire)	- Racines	- Localisation dans le sol (milieu humide et riche en ions) - Dispositifs de prélèvement (poils absorbants, associations symbiotiques comme des mycorhizes) - Grande surface d'échanges, possibilités d'extension
Production de matière organique (photosynthèse + assimilation réductrice des nitrates)	- Surtout feuilles (+ tige herbacée) [Racines pour l'assimilation des nitrates des espèces ligneuses]	- Autotrophie (le végétal n'a pas besoin de « rechercher » une source vivante de nourriture) - Stomates à ouverture contrôlable (notamment en cas de

		stress hydrique) - Grande surface, faible épaisseur des feuilles ⇒ captation efficace d'énergie lumineuse (ressource abondante dans les milieux)
Déplacement des substances (circulation)	- Xylème (sève brute) - Phloème (sève élaborée)	- Xylème : résistance à des fortes pressions / tensions liées aux mécanismes de mise en mouvement des sèves - Tous les tissus conducteurs : permettent les corrélations trophiques entre parties photosynthétiques (organessources) et parties hétérotrophes (organes-puits)
Réserves	Organites de nombreuses cellules stockant de l'amidon : chloroplastes, amyloplastes Organes spécialisés (organes végétatifs de réserve, graines) ou bois (parenchyme ligneux)	- Stockage / mobilisation des réserves permettant l'adaptation aux rythmes journaliers (alternance jour / nuit) - Organes spécialisés permettant l'adaptation aux rythmes saisonniers [Important pour une plante dépendante de la lumière et ne pouvant se déplacer]
Équilibre hydrominéral	- La plupart des parties de la plante : coopération racines / feuilles	Racines produisant de l'ABA en cas de stress hydrique Stomates à ouverture contrôlable (par exemple en cas de stress hydrique)
Gestion des déchets métaboliques (« excrétion »)	- Vacuole - Échangeurs gazeux (stomates, lenticelles, cuticule)	- Beaucoup de déchets stockés dans la vacuole - Déchets gazeux évacués par échangeurs

2. Un organisme fixé qui interagit avec son environnement et le perçoit : les fonctions de relation (au sens large)

- Les fonctions de relation (tableau III) désignent l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme d'interagir avec son environnement :
 - Plus précisément, ces fonctions sont celles qui permettent à l'organisme de percevoir cet environnement, de s'y déplacer ou de s'y ancrer, et de s'adapter à ses fluctuations, contraintes ou agressions (fonctions de relation au sens strict).
 - Les fonctions de relation au sens large incluent en outre également les fonctions permettant la coordination des activités physiologiques et la communication entre les différentes parties de l'organisme (fonctions d'intégration).
- Les fonctions de relations (= dimension <u>physiologique</u>) permettent les relations de la plante avec son environnement (= dimension <u>écologique</u>) (figures 9-10).

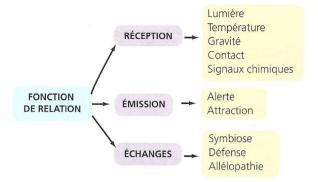
Ne pas confondre « **fonctions de relation** » et « **relations** » (même si les deux sont liés)!

• En lien avec la <u>vie fixée</u>, on retiendra notamment **l'action à distance** de **nombreuses substances** produites par la plante.

▼ TABLEAU III. Un panorama des fonctions de relations chez les Angiospermes.

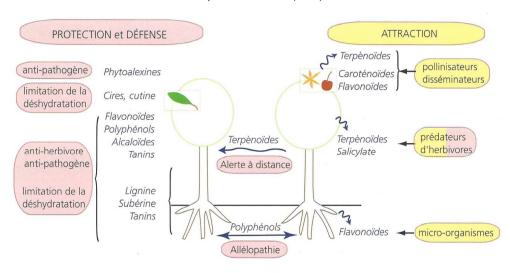
Fonctions	Structures impliquées	Précisions		
Ancrage dans le milieu (⇒ vie fixée)	- Appareil racinaire	- Souvent aussi développé (et parfois plus !) que l'appareil caulinaire (I) Pas de déplacement de l'individu ⇒ la colonisation du milleu se fait par dissémination des semences (phase mobile du cycle de reproduction)		
Soutien	- Hydrosquelette des cellules végétales (couplage turgescence vacuolaire / paroi) - Formations secondaires (surtout le xylème II ou bois)			
Perception de l'environnement	- Cellules variées (figure 9)	- Présence de photorécepteurs (phytochrome, phototropines), de systèmes de perception de la gravité (statolithes de la coiffe racinaire), de chimiorécepteurs Possibilité de percevoir des signaux provenant d'autres individus de la même espèce (ex. éthylène) - Possibilité de percevoir des signaux provenant d'une autre espèce (dialogue moléculaire lors de l'établissement d'une relation symbiotique ; ex. facteurs Nod)		
Communication avec l'environnement biologique	- Substances variées émises (volatiles ou dissoutes dans le sol) (figures 9-10)	- Coordination d'une activité au sein d'une espèce (ex. éthylène et murissement) - Attraction de pollinisateurs, auxiliaires, micro-organismes Répulsion envers des ravageurs		
Protection et défense	- Cuticule (cutine), stomates ; liège (subérine) ⇒ limitation de la déshydratation - Défenses constitutives et induites (voir chapitre d'écologie) Dont : substances toxiques ou désagréables pour les phytophages, contre les pathogènes (figures 9-10)			
Fluctuations de l'environnement (journalières / saisonnières)	- Tous les organes	- Réserves (cf. fonctions de nutritions) - Physiologie diurne / nocturne - Cycle de vie surtout réalisé à la belle saison / structures de résistance à la saison défavorable		
Communications au sein de l'organisme	- Tous les organes [Passage des substances par des voies diversifiées : symplasme , apoplasme , sève]	- Phytohormones [Un système calcique rappelant vaguement le système nerveux semble avoir été récemment mis en évidence (1)]		

⁽¹⁾ https://www.futura-sciences.com/planete/actualites/feuille-systeme-defense-cette-plante-attaquee-chenille-reaction-etonnante-72838/ (consultation octobre 2018)



A FIGURE 9. Relations entre un végétal et son environnement (abiotique ou biologique).

D'après MEYER et al. (2008).



place des métabolites secondaires dans les relations du végétal avec l'environnement

A FIGURE 10. <u>Diversité des substances impliquées dans les relations entre un végétal et son environnement (abiotique et surtout biologique)</u>. D'après MEYER *et al.* (2008).

La notion (fort peu précise et fort peu utile...) de « métabolite secondaire »

Un métabolite secondaire est souvent défini comme une substance produite par un organisme végétal (car le terme s'emploie surtout chez les 'plantes') qui n'intervient pas directement dans la nutrition ou le développement de l'organisme.

La notion est en réalité assez floue... d'autant que les fonctions de nutrition ou développement sont liées aux autres fonctions!

Dans les faits, les métabolites secondaires s'opposent aux glucides / lipides / acides aminés / nucléotides (métabolites « primaires ») dont ils dérivent de manière plus ou moins modifiée, ce qui les rend plus ou moins « inclassables » dans les catégories biochimiques traditionnelles.

3. Un organisme fixé qui produit de nouveaux individus et se développe : les fonctions de reproduction (au sens large)

- Les fonctions de reproduction au sens large désignent l'ensemble des fonctions permettant à un organisme de générer de nouvelles générations d'individus semblables en leur transmettant son information génétique. Cela comprend :
 - La reproduction au sens strict: ensemble des processus permettant la production de nouveaux individus, à partir d'un parent unique (reproduction asexuée) ou de deux individus parentaux (reproduction sexuée).
 - Le cycle de vie et ses différentes phases : le cycle de vie (= cycle biologique = cycle biotique = cycle biotique = cycle vital = cycle de développement...) est l'ensemble chronologique et cyclique des étapes de la vie d'une espèce impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation.
 - Le développement ou ontogenèse (du gr. ontos, être, et genesis, création, naissance), c'est-à-dire l'édification et la construction d'un organisme capable de se reproduire: développement embryonnaire, développement postembryonnaire, croissance, différenciation...
 - On peut y ajouter les processus plus ou moins programmés de baisse progressive des fonctions physiologiques de l'organisme qu'on appelle vieillissement ou sénescence.

▼ TABLEAU IV. Un panorama des fonctions de reproduction chez les Angiospermes.

Fonctions	Structures et processus en jeu		
Production de gamétophytes et gamètes	 - Anthères, ovaire: production des gamétophytes au sein desquels se développent les gamètes Voir le chapitre 14 sur la reproduction végétale. 		
Rencontre des gamètes	 Adaptations de la fleur et du pollen à l'anémogamie ou l'entomogamie (principales modalités de dispersion* du pollen) Revoir le chapitre 14 sur la reproduction végétale. 		
Fécondation	- Siphonogamie: croissance du tube pollinique + double fécondation (→ embryon principal + embryon accessoire) Voir le chapitre 14 sur la reproduction végétale.		
Développement	- Embryon principal → plantule >> développement post-embryonnaire (mérèse, auxèse, différenciation) fondamentalement indéfini [- Embryon accessoire → albumen (réserves)] Voir le chapitre 18 sur le développement végétal.		
Sénescence	- Variable selon les types biologiques (classification de RAUNKIAER) Voir le chapitre 12 sur le passage de la mauvaise saison.		

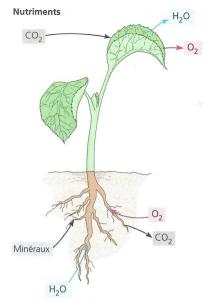
^{*} Ce peut être l'occasion de rappeler qu'il y a <u>dispersion</u> du pollen, mais <u>pas</u> <u>dissémination</u>: la <u>dissémination</u> est un terme <u>réservé</u> aux <u>structures</u> <u>permettant l'implantation</u> d'un nouvel individu dans le milieu et donc la colonisation du milieu. Dans le cas des <u>Angiospermes</u>, le terme de « dissémination » est donc <u>à</u> réserver aux <u>semences</u>.

C. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé : les besoins inorganiques des plantes

- La diversité des besoins minéraux de la plante est rappelée dans le tableau V.
- Rappelons que la plante est fondamentalement autotrophe: elle produit sa propre matière organique à partir de matière minérale. Plus précisément, elle est autotrophe au <u>carbone</u> et à l'azote: pour ces deux atomes, elle est capable d'assimiler des composés minéraux les contenant.
- Cela suppose l'approvisionnement de la plante en substances minérales (figure 11), au niveau de surfaces d'échanges (que nous allons étudier plus loin), et de mécanismes de transport des ces substances dans la plante (que nous allons aussi étudier plus loin), notamment par les sèves. Rappelons que la plante demeure fixée

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

Éléments essentiels aux Végétaux					
Éléments Forme(s) disponible(s) pour les plantes		Fonction(s) principale(s)			
Éléments majeurs					
Carbone	CO_2	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.			
Oxygène	CO_2	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.			
Hydrogène	$\rm H_2O$	Constituant essentiel des molécules organiques des Végétaux.			
Azote	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	Constituant des acides nucléiques, des protéines, des hormones et des coenzymes.			
Soufre	SO ₄ ²⁻	Constituant des protéines et des coenzymes.			
Phosphore	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	Constituant des acides nucléiques, des phosphoglycérolipides, de l'ATP et de plusieurs coenzymes.			
Potassium	K ⁺	Cofacteur nécessaire à la synthèse des protéines; soluté essentiel à l'équilibre hydrique; ouverture et fermeture des stomates.			
Calcium	Ca ²⁺	Élément important pour la formation et la stabilité de la paroi cellulaire; maintien de la structure et de la perméabilité des membranes; activation de certaines enzymes; régulation de nombreuses réponses cellulaires aux stimulus.			
Magnésium	Mg^{2+}	Constituant de la chlorophylle; activation de nombreuses enzymes.			
Éléments mineurs					
Chlore	Cl ⁻	Élément nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse ; rôle dans l'équilibre hydrique.			
Fer	Fe^{3+}, Fe^{2+}	Constituant des cytochromes; activation de certaines enzymes.			
Bore	H ₂ BO ₃ ⁻	Cofacteur dans la synthèse de la chlorophylle ; peut jouer un rôle dans le transport des glucides et dans la synthèse des acides nucléiques.			
Manganèse	Mn ²⁺	Participation à la synthèse des acides aminés ; activation de certaines enzymes ; nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse.			
Zinc	Zn^{2+}	Participation à la synthèse de la chlorophylle; activation de certaines enzymes.			
Cuivre	Cu^+ , Cu^{2+}	Constituant de nombreuses enzymes d'oxydoréduction et d'enzymes assurant la synthèse de la lignine.			
Molybdène	MoO_4^{2-}	Élément essentiel à la fixation de l'azote; cofacteur nécessaire à la réduction des nitrates.			
Nickel	Ni ²⁺	Cofacteur d'une enzyme participant au métabolisme de l'azote.			



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

A FIGURE 11. <u>Vue d'ensemble des principaux flux de matière chez une plante</u>.

D'après CAMPBELL & REECE (2004).

1. L'eau, constituant majeur des cellules et moteur de la circulation des sèves

- L'eau est un élément indispensable à la survie de tout être vivant puisqu'il compose au moins 70 % des cellules – et même plutôt 80 à 90 % des cellules végétales.
- Les principaux rôles de l'eau dans la vie de la plante sont :
 - 1. Rôle de <u>solvant</u>: l'eau permet la dissolution et la conservation de la plupart des molécules et ions que l'on trouve chez les êtres vivants.

Il existe des **molécules hydrophobes** (lipides) qui permettent des **réserves** (gouttelettes), la réalisation de **membranes** (phospholipides amphiphiles)...

- ⇒ L'eau est importante, même vis-à-vis des molécules biologiques qui n'y sont pas solubles (ou pas complètement).
 - 2. Rôle <u>métabolique</u>: l'eau est un réactif ou un produit de nombreuses réactions : c'est notamment un réactif de la photosynthèse!

Voir ce chapitre ou le chapitre 5 (métabolisme)

3. Rôle <u>structural</u> (hydrosquelette) : la pression de turgescence dans les cellules permet le port dressé de la plante chez les végétaux herbacés.

Revoir le chapitre 1 sur la cellule eucaryote

• 4. Rôle dans le <u>développement</u> : La pression de turgescence (en lien avec un relâchement de la paroi) participe à l'auxèse (allongement cellulaire).

Voir le chapitre 18 sur le développement végétal

• 5. Rôle dans le <u>transport de substances</u> : c'est le principal constituant des sèves (évidemment) dont la mise en mouvement répond aux principes physiques régissant le **potentiel hydrique**.

Voir ce chapitre ou le chapitre 5 (métabolisme)

- Surfaces d'échanges impliquées :
 - L'eau est <u>captée</u> au niveau de l'appareil racinaire, essentiellement la zone pilifère ou les mycorhizes.
 - L'eau est essentiellement <u>perdue</u> au niveau des **stomates**, même si des **pertes minimes** sont **possibles** sur l'ensemble de l'organisme.

2. Les ions minéraux (dont les nitrates, principale substance azotée assimilable), composants des cellules et de molécules variées

- Les plantes nécessitent un certain nombre d'ions indispensables à leur fonctionnement (tableau V).
- Pour les ions, on pourra retenir deux exemples :
 - Les **nitrates NO**₃⁻ (et dans une moindre mesure, les **ions ammonium NH**₄⁺, plutôt captés par les mycorhizes) assurant l'approvisionnement azoté de la plante ;
 - L'ion magnésium Mg²⁺ présent dans la chlorophylle.
 - [De multiples ions importants : calcium Ca²⁺, potassium K⁺...]
- Surfaces d'échanges impliquées :
 - <u>Captation</u> par l'appareil racinaire, essentiellement la zone pilifère ou les mycorhizes.
 - Pas d'évacuation : c'est la sénescence qui permettra le retour au sol de ces éléments sous forme de nécromasse.

3. Le dioxygène, composant nécessaire à la respiration cellulaire

- Comme (presque) tous les Eucaryotes, les Angiospermes respirent! La respiration cellulaire aérobie – qui permet la production de l'essentiel de l'ATP utilisé dans les activités cellulaires – est réalisée dans les mitochondries.
- L'ensemble de la plante respire et donc toutes les surfaces externes permettent la captation d'O₂ qui circule notamment dans les méats.
 Remarques :
 - La cuticule (composée de cérides, notamment de cutine), si elle est imperméable à l'eau, laisse passer les gaz et notamment le dioxygène;
 - L'ouverture des stomates <u>augmente</u> évidemment grandement les échanges gazeux;
 - Le liège (dont les parois cellulaires sont subérifiées) est beaucoup moins perméable aux gaz, ce qui explique la présence de lenticelles ou de rhytidome (revoir le complément BIO4) au niveau des tiges et racines secondaires.

<u>Les plantes respirent tout le temps</u>! Même si les **échanges gazeux respiratoires** peuvent être **masqués** en intensité par les **échanges gazeux photosynthétiques** en **journée**, <u>la plante n'arrête</u> pas de respirer pour autant!

4. Le dioxyde de carbone, composant incorporé par photosynthèse à la matière organique

 Le dioxyde de carbone est capté au niveau des parties chlorophylliennes (donc caulinaires et aériennes) qui réalisent la photosynthèse, notamment des feuilles. Il s'agit de la source de carbone assimilée par les 'plantes' permettant la production de matière organique.

Voire ce chapitre et le chapitre 5 sur le métabolisme

Bilan (adapté du programme)

Les Angiospermes ont des besoins de matière minérale permettant le maintien de leur équilibre hydrominéral et la réalisation de leurs synthèses organiques.

II. Les Angiospermes, organismes fixes dont l'autotrophie est permise par la photosynthèse

Capacités exigibles

- ✓ Établir que la capacité photosynthétique de certaines cellules de la plante assure l'autotrophie de l'ensemble de l'organisme.
- ✓ Présenter un bilan chimique simple de la photosynthèse et l'importance du couplage photochimique pour sa réalisation.
- ✓ Identifier les flux de matière entre les différents compartiments au sein d'une cellule chlorophyllienne.
- L'autotrophie du végétal est permise par les cellules chlorophylliennes, particulièrement abondantes dans le parenchyme assimilateur des feuilles (= mésophylle).
- Les substances organiques produites grâce à la photosynthèse (= photoassimilats) sont ensuite transportées par la sève élaborée vers l'ensemble de la plante (voir plus loin).
- Cette autotrophie se manifeste à la fois vis-à-vis de la matière carbonée (autotrophie au carbone) et de la matière azotée (autotrophie à l'azote). On sait que, dans le premier cas, l'énergie utilisée est l'énergie lumineuse.

L'autotrophie à l'azote n'est pas au programme de SVT. Voir Biotechnologies.

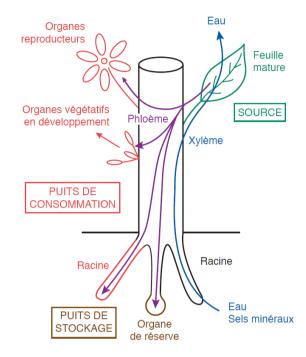
 Comment les cellules végétales produisent-elles de la matière organique à partir de substances minérales ? Comment l'alternance jour-nuit affecte-t-elle leur métabolisme ?

A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules

Voir aussi les conséquences des variations des rythmes saisonniers (chapitre 12)

- Les cellules végétales chlorophylliennes (et les Cyanobactéries) sont capables de produire leur propre matière organique à partir de matière minérale: ce sont donc des cellules autotrophes ou cellules lithotrophes.
- Une plante de type Angiospermes comprend typiquement (figure 12) :
 - Des <u>parties chlorophylliennes</u>, essentiellement représentées par le limbe des feuilles (mais englobant aussi les tiges et pétioles). À la belle saison, ce sont des organes-sources (organes qui libèrent de la matière organique alimentant toute la plante dans la sève élaborée). Cela est permis parce que s'y déroule la photosynthèse responsable de l'autotrophie des cellules au carbone.
 - Des <u>parties non chlorophylliennes</u>: racines, fleurs, fruits. À la belle saison, ce sont des <u>organes-puits</u> (<u>organes qui prélèvent de la matière organique dans</u> <u>la sève élaborée</u>). Les cellules qui les composent sont typiquement hétérotrophes au carbone.
- On peut parler corrélations trophiques pour désigner l'ensemble des flux de matières nutritives qui existent entre les organes d'une plante, les racines fournissant l'eau et les sels minéraux aux organes-sources (photosynthétiques) qui à leur tour produisent et fournissent des assimilats photosynthétiques aux organes-puits. Il y a donc une coopération trophique entre les organes.

Rappelons bien que <u>toutes les cellules végétales</u>, qu'elles soient autotrophes ou hétérotrophes, réalisent le catabolisme oxydatif (dont la respiration cellulaire)!



Le cas présenté est celui d'une angiosperme pendant une journée d'été. Flèche bleue : sève brute ; flèche violette : sève élaborée.

A FIGURE 12. Corrélations trophiques entre organes chez Angiospermes (été).

D'après SEGARRA et al. (2015).

B. La réduction du CO₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein des chloroplastes : la photosynthèse en C3

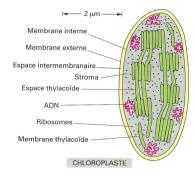
Voir TP 1.4. (Étude pratique de la photosynthèse)

Les mécanismes précis de la photosynthèse seront détaillés dans le chapitre 5 (Dynamiques métaboliques des Eucaryotes)

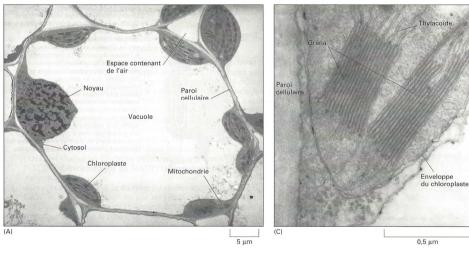
1. La photosynthèse, une réduction du CO₂ en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes

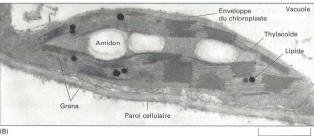
- On appelle photosynthèse l'ensemble des mécanismes permettant de produire de la matière organique à partir de matière minérale (CO₂) grâce à l'énergie lumineuse.
- La plupart des plantes présentent un métabolisme en C3 (c'est-à-dire que la fixation du CO₂ se déroule lors du cycle de CALVIN, aboutissant à un composé à 3 carbones) et c'est ce cas que nous examinons dans cette partie.
- Les phénomènes concernés se déroulent dans le chloroplaste (figures 13-14).

Vous devez maîtriser parfaitement l'ultrastructure des chloroplastes et l'ensemble des informations qui s'y rapportent abordées dans le chapitre 1 sur la cellule eucaryote. N'oubliez pas l'origine endosymbiotique de ces organites.



A FIGURE 13. Organisation d'un chloroplaste : rappels. D'après ALBERTS et al. (2004)





Photographie en microscopie électronique des chloroplastes. (A) Dans une cellule de feuille de blé, un mince anneau de cytoplasme – contenant les chloroplastes, le noyau et les mitochondries – entoure une grosse vacuole. (B) Fine coupe d'un seul chloroplaste montrant son enveloppe, les granules d'amidon et les gouttelettes lipidiques (graisse) qui se sont accumulées dans le stroma du fait de la biosynthèse qui s'y produit. (C) Vue au fort grossissement de deux grana. Un granum est un empilement de thylacoides. (Due à l'obligaence de K. Plaskitt.)

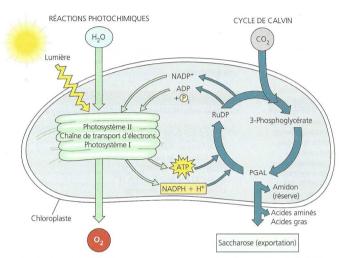
A FIGURE 14. <u>Ultrastructure d'une cellule végétale chlorophyllienne avec un gros plan sur le chloroplaste : rappels</u>. D'après ALBERTS *et al.* (2004)

 Si l'on considère la formation d'une molécule de glucose, l'équation bilan de la photosynthèse est souvent exprimée comme suit :

 $\begin{array}{c} 6~CO_2+6~H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6+6~O_2\\ Dioxyde~de~carbone+Eau \rightarrow Matière~organique+Dioxygène \end{array}$

2. Une réaction qui suppose un couplage entre deux phases

• On distingue deux grandes étapes dans la photosynthèse (figure 15).



Résumé de la photosynthèse.

Ce diagramme présente les produits et les réactifs principaux des réactions photochimiques et de celles du cycle de Calvin à mesure qu'elles se déroulent dans les chloroplastes. La bonne marche de l'opération repose sur l'intégrité structurale des chloroplastes et de leurs membranes. Les enzymes situées dans les chloroplastes et dans le cytosol convertissent le phosphoglycéraldéhyde (PGAL), le produit direct du cycle de Calvin, en plusieurs autres composés organiques.

Les réactions photochimiques :

- sont réalisées par des molécules situées dans la membrane des thylakoïdes
- convertissent l'énergie lumineuse en l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH + H⁺
- scindent l'eau et libèrent le dioxygène dans l'atmosphère

Les réactions du cycle de Calvin:

- se déroulent dans le stroma
- utilisent l'ATP et le NADPH + H $^+$ pour convertir le CO $_2$ en PGAL
- retournent l'ADP, le phosphate inorganique et le NADP+ aux réactions photochimiques

A FIGURE 15. Résumé de la photosynthèse en C3. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

a. La phase photochimique : une conversion d'énergie lumineuse en pouvoir réducteur (NAPH, H+) et en ATP

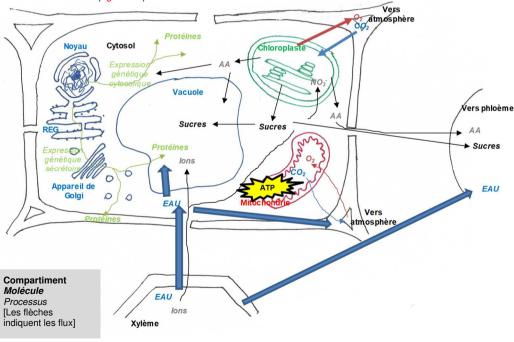
 La phase photochimique (jadis appelée « phase claire ») est un ensemble de réactions qui, en employant l'énergie lumineuse, produit du pouvoir réducteur (coenzymes réduits) et de l'énergie chimique sous forme d'ATP. Cette phase oxyde de l'eau et du dioxygène est libéré. Elle a lieu au niveau de la membrane des thylakoïdes des chloroplastes.

b. La phase chimique : une utilisation de l'ATP et une oxydation du pouvoir réducteur permettant l'incorporation de carbone inorganique

 La phase chimique (jadis appelée « phase sombre ») qui, en employant le pouvoir réducteur et l'ATP générés par la phase photochimique, incorpore le dioxyde de carbone et permet sa réduction en matière organique. Cette phase a lieu dans le stroma des chloroplastes.

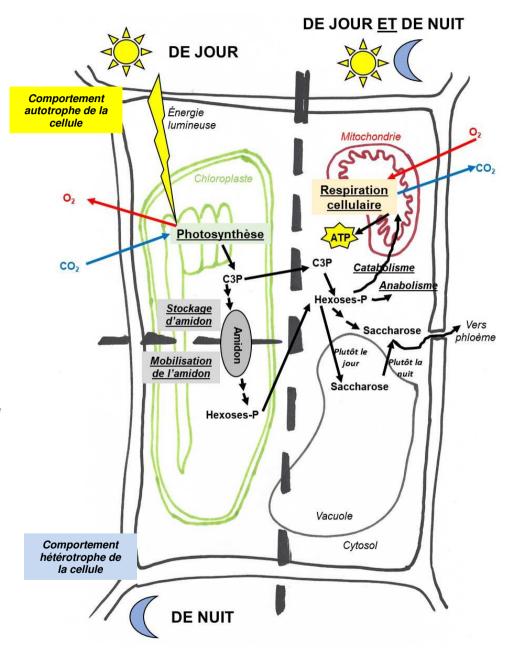
C. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière

 Ce chapitre est l'occasion de rappeler les flux de matière entre compartiments au sein d'une cellule végétale chlorophyllienne, mais aussi avec l'extérieur (atmosphère ou tissus conducteurs) (figure 16). Ces flux sont modifiés la nuit (figure 17).



A FIGURE 16. Les flux de matière au sein d'une cellule chlorophyllienne. Original.

On a choisi une cellule réalisent l'assimilation des nitrates. Les flux d'ATP (ainsi que le flux d'eau respiratoire ou photosynthétique) ont été omis pour soulager la figure.

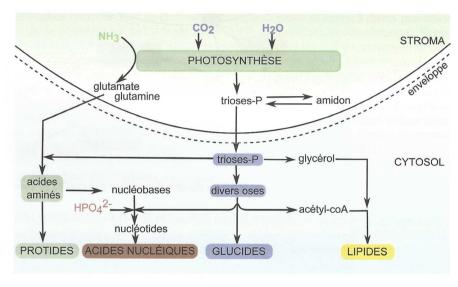


A FIGURE 17. Métabolisme d'une cellule végétale chlorophyllienne : vue d'ensemble en lien avec les cycles jour-nuit. Schéma original.

 Notez que l'assimilation réductrice de nitrates n'est pas au programme; nous proposons toutefois quelques éléments en annexe (à la fin du cours) pour prolonger le programme mais aucun de ces éléments n'est exigible.

D. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et de petits acides aminés

Les molécules élémentaires formées par la photosynthèse (qui a permis l'assimilation de carbone d'origine minérale) et l'assimilation des nitrates (qui a permis l'assimilation d'azote d'origine minérale) sont à la base de toutes les voies anaboliques permettant la synthèse de la totalité des molécules organiques (figure 18).



A FIGURE 18. Vers la synthèse de toutes les molécules organiques.
D'après PEYCRU et al. (2013)

Bilan (adapté du programme)

- ✓ La photosynthèse assure l'autotrophie de la plante Angiosperme.
- ✓ La photosynthèse est réalisée par la cellule chlorophyllienne et fait intervenir des compartiments spécialisés, les chloroplastes.

III. Les Angiospermes, organismes fixes dont les échanges supposent des surfaces spécialisées et une disponibilité des ressources

 Les Angiospermes réalisent leurs échanges de matière et d'énergie en lien avec la vie fixée. Cela suppose, comme nous l'avons dit, une réalisation de ces échanges en milieu aérien ou hypogé (= dans le sol) sans déplacement possible, de sorte que les échanges sont conditionnés par la disponibilité des ressources.

A. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisées

1. Des surfaces importantes, fines, aux gradients importants et limitant la déshydratation

Capacité exigible

✓ Expliciter la relation entre l'organisation des surfaces spécialisées dans les échanges (racines, feuilles) et leur fonction.

a. Une optimisation des paramètres de la loi de FICK

• Rappelons la première loi de FICK

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

F = flux (mol/s),

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

S: surface de diffusion,

x: distance de diffusion.

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

- En lien avec la loi de FICK, une surface d'échange est d'autant plus efficace que :
 - La 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 des surfaces à traverser.
- On rappelle que tous les flux ne sont pas passifs mais que des transports actifs sont souvent nécessaires pour certaines substances.

b. Le milieu aérien, un environnement desséchant

- Enfin, souvenons-nous que les plantes vivent en milieu aérien; cela a pour conséquence:
 - Des dispositifs qui limitent la déshydratation : cuticule, liège, stomates refermables...
 - Des zones d'échanges protégées :
 - o Chambre sous-stomatique dans le cas des échanges gazeux hors du sol ;
 - o Sol pour le prélèvement de la solution hydrominérale.

2. La captation de la lumière : un processus optimisé au niveau du limbe foliaire

• L'ensemble des parties photosynthétiques d'une plante assurent la photosynthèse et donc la captation d'énergie lumineuse (tige ou rameau primaire, pétioles...) mais c'est surtout les limbes foliaires qui sont quantitativement les organes les plus actifs dans ce métabolisme.

a. À l'échelle de l'organe : le limbe foliaire, organe aplati et fin favorisant la captation de lumière

 Les feuilles (figure 19) sont des organes aplatis et fins très riches en tissus chlorophylliens.

Leur aplatissement (sauf adaptations particulières) permet de capter une grande quantité d'énergie lumineuse en augmentant la surface soumise à l'éclairement. Leur finesse (de l'ordre du millimètre) permet à la lumière de traverser aisément l'organe et d'y atteindre tous les chloroplastes.

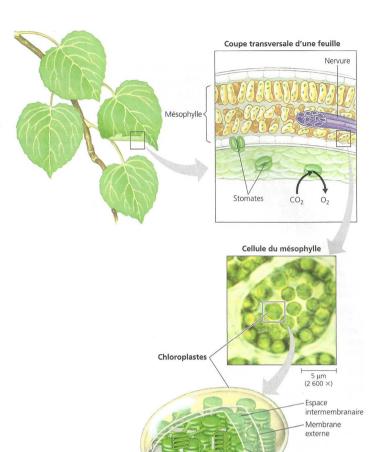
 Notons enfin qu'au sein des feuilles, on trouve d'autres structures; voici un petit bilan de la relation structure-fonction au niveau d'une feuille:

Relations structure-fonction au niveau d'une feuille

- > Un parenchyme foliaire capable de capter et convertir l'énergie lumineuse
 - o **Grande surface** de réception de la **lumière** liée à **l'aplatissement** de l'organe
 - o Richesse en chloroplastes où se trouvent des pigments assimilateurs (fonctionnement et métabolisme à détailler) du mésophylle
 - Épaisseur fine permettant à la lumière de traverser l'organe et d'atteindre tous les chloroplastes
 - o Conséquence de tout ça : organe spécialisé dans la photosynthèse
- > Des stomates et un épiderme cutinisé qui permettent des échanges gazeux contrôlés
 - Méats, lacunes: permettent la circulation d'air > réalisation d'échanges gazeux photosynthétiques en journée
 - Stomates: permettent l'entrée et la sortie des gaz en journée // souvent fermés la nuit (contrôle par la pression de turgescence – à détailler): réalisation des échanges gazeux respiratoires par diffusion intratissulaire
 - Épiderme : protection, sécrétion des cires de la cuticule
 - Cuticule : protection contre la déshydratation
- > Des nervures qui permettent le soutien et les relations avec les autres organes
 - FCV: présence de xylème permettant l'importation d'eau et d'ions minéraux (= sève brute) + couplage avec évaporation et fonctionnement des stomates: moteur principal de la circulation de la sève brute
 - FCV: présence de phloème > exportation de métabolites (notamment saccharose) vers les organes puits (charge du phloème à expliciter, rôle des cellules compagnes, moteur de la circulation)
 - o FCV: rôle de soutien des tissus conducteurs primaires voire secondaires,
 - + importance des tissus de soutien autres (sclérenchyme, collenchyme)
 - NB: Pétiole: assure l'ancrage et la continuité fonctionnelle avec le reste de la plante (riche en nervures : rôle de soutien + conduction).

Site de la photosynthèse

dans une plante. Les feuilles sont les principaux organes de la photosynthèse chez les Végétaux. Les illustrations représentent des agrandissements successifs allant de la feuille à la cellule, puis au chloroplaste (le site de la photosynthèse). Les échanges gazeux entre le mésophylle (soit le tissu interne des feuilles) et l'atmosphère s'effectuent par des pores microscopiques appelés stomates. Les chloroplastes, qui se trouvent majoritairement dans le mésophylle, sont entourés d'une double membrane : ils contiennent un liquide dense appelé stroma. La membrane des thylakoïdes (des sacs membraneux aplatis) isole le stroma de l'espace intrathylakoïdien. Les thylakoïdes forment des empilements appelés grana. (Au milieu, à droite, MP; en bas, à droite, MET.)



Stroma

Grana

Membrane

interne

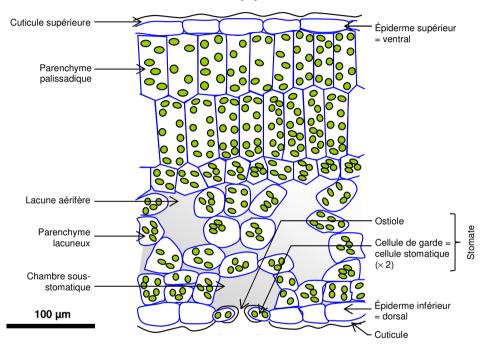
Espace intrathylakoïdien

A FIGURE 19. Localisation de la photosynthèse à diverses échelles.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

b. À l'échelle du tissu : le limbe foliaire, un organe riche en parenchyme chlorophyllien

- L'essentiel du limbe foliaire est occupé par du parenchyme chlorophyllien ou chlorenchyme que l'on peut appeler mésophylle dans les feuilles.
- Ce mésophylle est hétérogène chez les Eudicotylédones, où l'on distingue un parenchyme palissadique et un parenchyme lacuneux avec des lacunes aérifères (figure 20). Chez les Monocotylédones, le mésophylle est au contraire homogène et ne montre pas une telle dichotomie.
- L'épiderme supérieur étant très fin et incolore, la lumière le traverse sans difficultés et atteint ainsi le mésophylle.



A FIGURE 20. Coupe transversale d'une feuille d'Angiospermes Eudicotylédones. http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/article.php3?id_article=1356 (consultation décembre 2015).

c. À l'échelle de la cellule, de l'organite et des molécules : des cellules dont les chloroplastes présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs

- La phase photochimique se déroule au niveau des thylakoïdes des chloroplastes, plus précisément au niveau de la membrane de ces thylakoïdes.
- On y trouve entre autres :
 - Des pigments photosynthétiques ou pigments assimilateurs qui sont les composés chimiques (souvent des dérivés de terpènes) qui permettent de convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique; leur structure comprend de nombreux électrons délocalisables.
 - Des complexes protéiques assurant les réactions photochimiques.

3. Le prélèvement de la solution hydrominérale du sol : un processus permis par le système racinaire

 Le prélèvement de l'eau et des ions minéraux se réalise au niveau des racines, principalement de la zone pilifère ou des mycorhizes.

Les **mécanismes en jeu** seront détaillés dans la partie IV.

Capacités exigibles

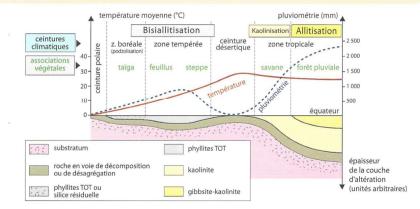
- ✓ Montrer que l'absorption d'ions minéraux est un processus actif entraînant le flux d'eau au niveau du poil absorbant.
- ✓ Mettre en évidence l'importance quantitative des mycorhizes.

a. Le sol, revêtement superficiel de la planète

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

- Le sol est un niveau superficiel terrestre qui résulte de l'altération de la roche sous-jacente par l'eau issue des précipitations et du ruissellement, les conditions atmosphériques (dont la température et la présence forte de dioxygène) et les êtres vivants.
- Souvent, les roches sont composées de silicates, minéraux riches en silicium; le produit d'altération est alors des argiles (figure 21).

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

A FIGURE 21. Contrôle climatique de l'épaisseur et de la composition minérale des sols : diagramme de PEDRO [rappels de géologie]. D'après LAGABRIELLE et al. (2013). Phyllites, kaolinite, gibbsite = minéraux argileux | Substratum : désigne ici la roche-mère

Rappels de géologie

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

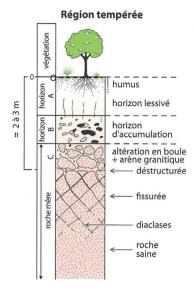
Et aussi

La composition du sol peut aussi provenir :

- De l'altération de roches non silicatées, par exemple des roches carbonatées qui génèrent des paysages karstigues ou calcifient les sols ;
- De matériaux emportés par les fleuves, glaciers...
- La composition et l'organisation du sol dépendent donc de la nature de la rochemère, des conditions climatiques et de la diversité biologique présente en un lieu.

β. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons

 Le sol peut être découpé en différents niveaux qu'on appelle horizons (figure 22): les horizons les plus superficiels sont les plus riches en matière organique et en organismes vivants alors qu'en profondeur, on atteint la roche-mère (sous-sol).



A FIGURE 22. <u>Un sol typique de région tempérée et son découpage en horizons</u> [pour information]. D'après LAGABRIELLE et al. (2013).

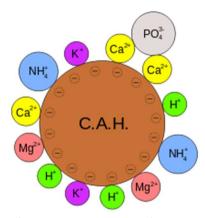
b. La solution du sol, un réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante

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

- Le sol comprend :
 - Des particules minérales, entre autres des argiles comme nous venons de le voir.
 - Des particules organiques qui sont issues de la décomposition des êtres vivants par les conditions climatiques ainsi que par la pédofaune (animaux du sol), les 'champignons' décomposeurs et les bactéries du sol. Ces

particules forment l'humus et les *molécules qui le composent*, de nature extrêmement diversifiée, sont appelée molécules humiques – ou, très souvent, acides humiques car ce sont souvent des acides.

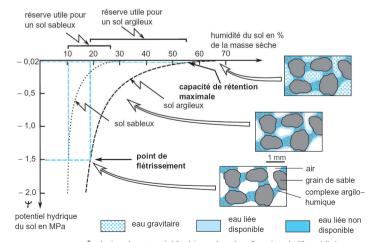
- Les argiles et les acides humiques s'agglomèrent et forment alors des structures colloïdales chargées négativement qui retiennent les cations : ce sont des complexes argilo-humiques (CAH).
- Les anions sont quant à eux dissous dans l'eau du sol sans être directement associés aux CAH, quoiqu'ils soient attirés par les cations portés par le CAH (exemple du phosphate sur la figure) (figure 23).



A FIGURE 23. <u>Une représentation du CAH associé aux cations qui le stabilisent</u>.

D'après *Wikipédia* (consultation janvier 2016).

β. Une composante hydrique plus ou moins disponible



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

A FIGURE 24. Disponibilité de l'eau dans le sol. D'après PEYCRU et al. (2010b).

- L'eau présente dans le sol (figure 24) peut être classée en plusieurs catégories en fonction de sa disponibilité (on considère un sol saturé en eau suite à une pluie) :
 - L'eau gravitaire ou eau non liée est l'eau qui s'infiltre dans le sol par gravité et atteint ses horizons les plus profonds, voire termine dans une nappe phréatique. Cet écoulement de l'eau gravitaire porte le nom de ressuyage et intervient rapidement après une précipitation (durée : quelques heures au plus). L'eau gravitaire n'est pas disponible pour les plantes.
 - L'eau liée est l'eau qui s'associe aux particules du sol. On peut y distinguer :
 - L'eau capillaire située dans les interstices entre les particules et retenue par tension superficielle [eau disponible].
 - L'eau de constitution, emprisonnée dans les particules hydrophiles comme les arailes [eau non disponible].
 - L'eau de rétention fortement adsorbée par les particules du sol et qui est difficile à leur « arracher » [eau non disponible].

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

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

c. Les zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et les mycorhizes

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

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

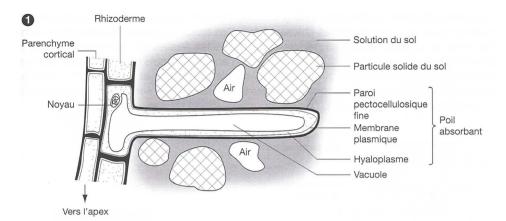
i. Un tissu présentant une importante surface d'absorption

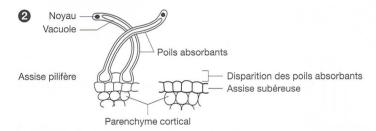
• Le rhizoderme est le tissu de revêtement des jeunes racines. Entre la zone lisse et la zone subéreuse, on trouve fréquemment la zone pilifère (figure 25) où les cellules sont allongées et présentent une expansion allongée (surtout occupée par la vacuole à l'état turgescent) qui permet d'augmenter la surface d'échanges avec le sol ainsi qu'une paroi fine favorisant également les échanges : ces cellules sont appelées des poils absorbants.

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

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

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





Poils absorbants

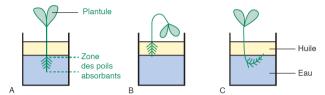
1. Relation du poil absorbant avec le sol. 2. Remplacement fonctionnel de l'assise pilifère par la subérification de la couche de cellules corticales sous-jacentes.

A FIGURE 25. Le rhizoderme et sa subérification (racine primaire). D'après BREUIL (2007).

- ii. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience historique de Rosène
- L'expérience de Rosène permet la mise en évidence simple de l'importance de la zone pilifère dans l'absorption d'eau par la racine (figure 26).
- Des expériences de suivi d'ions marqués radioactivement montrent que les ions sont également absorbés à ce niveau.
- En revanche, la subérification observée en aval de la zone pilifère semble interdire les échanges d'eau et d'ions (mais pas de gaz) entre le sol et la racine en l'absence de mycorhization.

Dans l'expérience historique de Rosène, de jeunes plantules de brassicacée sont placées dans différentes configurations, de manière à ce qu'une ou plusieurs régions racinaires ne se trouvent pas au contact de l'eau.

Pour cela, on utilise de l'huile, qu'on suppose non toxique pour le rhizoderme.



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

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

A FIGURE 26. Expérience historique de Rosène. D'après SEGARRA et al. (2015).

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

i. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique

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

Un mycélium est la partie végétative d'un 'champignon' constituée de filaments cellulaires nommés hyphes [en théorie, le mot hyphe est féminin].

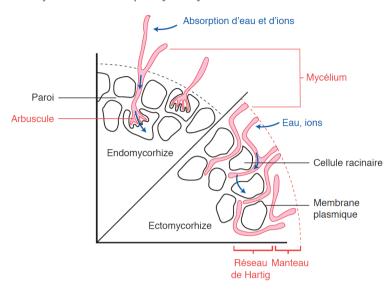
 Ces associations concerneraient 90 % des plantes et sont quasiment obligatoires chez les plantes de grande taille comme les arbres, l'absorption subapicale de solution hydrominérale au niveau des poils absorbants étant insuffisante par rapport aux besoins de la plante.

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

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

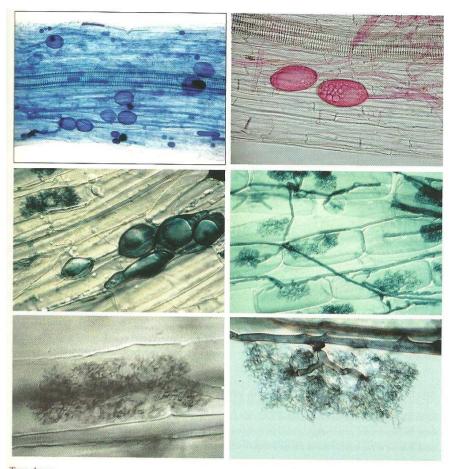
Un mycélium donné peut être associé à une seul plante ou un seul arbre ou bien établir des mycorhizes avec <u>plusieurs</u> individus végétaux (issus ou non de la même espèce), parfois très nombreux : il peut alors arriver que certains nutriments soient « prélevés » par le champignon à une plante et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

ii. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les mycorhizes endotrophes [utile ?]



A FIGURE 27. Endomycorhize vs. ectomycorhize. D'après SEGARRA et al. (2015).

- On peut distinguer (figure 27 et 29) :
 - Les mycorhizes ectotrophes ou ectomycorhizes: le mycélium forme un manchon mycélien ou manteau mycélien autour des racines et colonise les parois des cellules du cortex racinaire sans pénétrer dans les cellules; l'ensemble du mycélium insinué dans le réseau pariétal constitue le réseau de HARTIG (au niveau duquel s'effectuent les échanges). Les ectomycorhizes se trouvent plutôt au niveau des arbres.
 - Les mycorhizes endotrophes ou endomycorhizes: le mycélium ne forme pas de manchon et pénètre profondément dans les cellules au-delà du cadre délimité par les parois, en repoussant la membrane plasmique de la cellule végétale et en formant un arbuscule digité au niveau duquel s'effectue l'essentiel des échanges. Ce type de mycorhizes peut aussi présenter d'autres formes (vésicules, pelotons...); les vésicules semblent comprendre essentiellement des réserves lipidiques (figure 28).
- Dans tous les cas, il n'y pas de fusion entre les cellules des deux organismes qui restent physiquement séparées par leurs membranes respectives.



Type Arum.

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

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

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

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

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

A FIGURE 28. Observation microscopique de l'organisation mycorhizienne (endomycorhizes arbusculo-vésiculaires). D'après GARBAYE (2013).

(a) Ectomycorhizes. Le mycélium forme un manteau qui enveloppe cette racine de Tremble (Populus tremuloides). Ses hyphes s'étendent dans le sol pour en absorber l'eau et les minéraux, surtout les phosphates. Ils pénètrent également dans les interstices de l'écorce de la racine,

offrant ainsi une grande

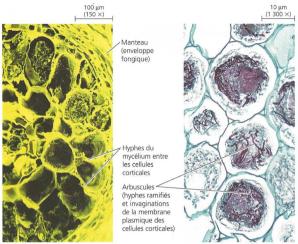
surface pour l'échange

de nutriments entre

le champignon et

la nlante hôte

(MFB colorée)



(b) Endomycorhizes. Aucun manteau n'enveloppe la racine, bien que les hyphes microscopiques du champignor s'étendent dans le sol. Dans l'écorce de la racine, le champignon a une grande surface de contact avec la plante, grâce aux ramifications de ses hyphes qui forment des arbuscules Les ramifications neuvent être très nombreuses et former une zone opaque voilant la maieure partie du cytoplasme des cellules corticales. Les arbuscules, visibles dans ces cellules corticales sectionnées, fournissent une énorme surface de contact pour l'échange de nutriments entre les partenaires (MP)

A FIGURE 29. Endomycorhize vs. ectomycorhize. D'après CAMPBELL & REECE (2004). Les « arbuscules » légendés ressemblent ici davantage à des pelotons.

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

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

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

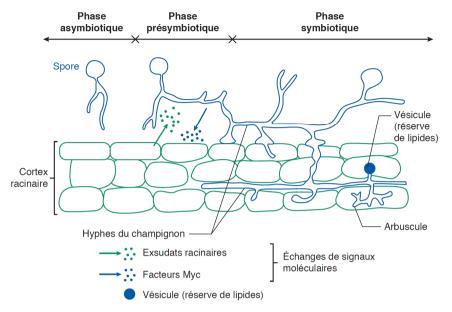
- On appelle mycorhization l'ensemble des processus qui permettent la mise en place d'une symbiose mycorhizienne.
- On a pu mettre en évidence l'existence d'un dialogue moléculaire entre plante et championon dans l'établissement de la symbiose (figure 30):
 - Production de facteurs Myc, des substances polysaccharidiques ou lipopolysaccharides, par le champignon ;

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

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

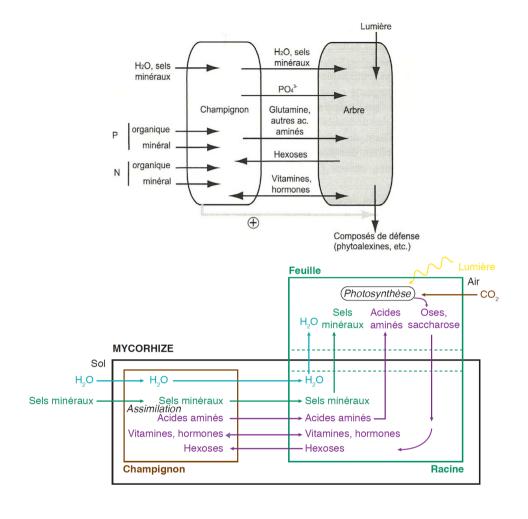
- Production d'exsudats racinaires, souvent des métabolites secondaires tels que des flavonoïdes, par la plante.
- Ces signaux modifient l'expression génétique des deux partenaires et permettent l'édification de la mycorhize.

Notons que la <u>symbiose inhibe</u> la mise en place de <u>poils absorbants</u>. Les mycorhizes peuvent du reste être présentes dans les <u>zones subérifiées</u> voire parfois les <u>zones liégeuses</u>.

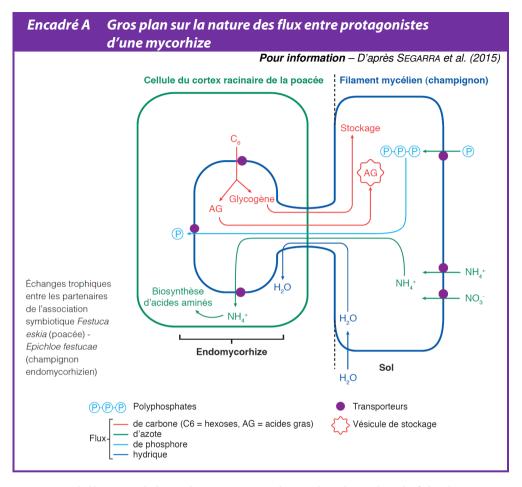


A FIGURE 30. Mise en place d'une mycorhize (mycorhization). D'après SEGARRA et al. (2015).

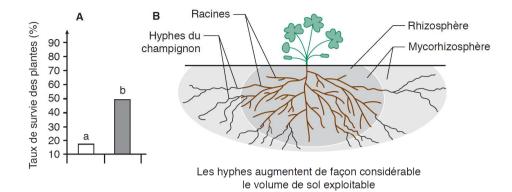
- v. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et une protection réciproque
- La mycorhize permet des échanges de nutriments entre les protagonistes (figure 31 + encadré A):
 - Le champignon fournit à la plante :
 - o de l'eau.
 - des sels minéraux (notamment des cations, des nitrates ou encore des phosphates, ces derniers étant assez difficiles à prélever chez une plante non mycorhizée),
 - des composés organiques azotés (dont des acides aminés) ou phosphorés prélevés dans le milieu ou synthétisés par les cellules fonciques.
 - La plante fournit au champignon :
 - Des photoassimilats sous forme d'hexoses (fructose ou glucose); le champignon consomme 20 à 40 % des oses produits par la plante.
 - o Des vitamines, des hormones...
- La mycorhize intervient aussi dans les fonctions de défense et de protection :
 - Le champignon fournit une protection mécanique de la plante quand il forme un manchon (cas des ectomycorhizes)
 - Le champignon stimule les défenses de la plante qui produit des tanins (parfois accumulés dans des cellules à tanins en périphérie de la racine : voir TP 4.2.) ou des phytoalexines qui sont des composés limitant la prédation des deux protagonistes par les organismes du sol.



A FIGURE 31. Échanges entre protagonistes d'une mycorhize : deux visions. D'après SELOSSE (2000) et SEGARRA et al. (2015).



- vi. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuer des prélèvements (rhizosphère vs. mycorhizosphère)
- On peut appeler rhizosphère la zone du sol située au voisinage des racines d'une plante et où celle-ci est susceptible de prélever directement et de manière autonome la solution du sol. Son volume est nettement plus faible que celui de la mycorhizosphère qui est la zone du sol située au voisinage des racines d'une plante et des hyphes mycéliennes avec lesquelles la plante est impliquée dans une mycorhize (figure 32-B).
- Dans certains cas, notamment des situations de manque d'une substance nécessaire à la plante, on peut montrer que la présence d'une mycorhize favorise nettement la survie par rapport à des plants non mycorhizés (ex. : figure 32-A dans le cas d'un stress hydrique).



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

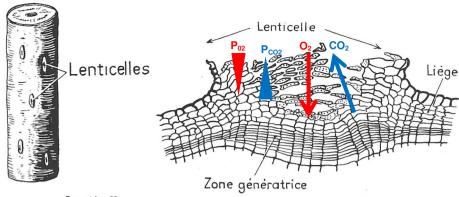
- A FIGURE 32. Importance de la mycorhization sur l'absorption racinaire.

 D'après SEGARRA et al. (2015).
- 4. Les échanges gazeux respiratoires (EGR) et photosynthétiques (EGP) : des échanges ayant lieu au niveau des stomates ou des lenticelles

✓ **Expliciter** le paradoxe des échanges gazeux réalisés au niveau des stomates (perte d'eau versus échanges des gaz liés au métabolisme énergétique).

- a. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme : des EGR empruntant surtout les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome
 - Le liège est un tissu relativement imperméable qui ne facilite pas les échanges gazeux. Même si les tissus des racines ou tiges secondaires ont souvent des besoins peu importants en dioxygène et un métabolisme faible, les échanges gazeux sont nécessaires à la survie des cellules vivantes.
 - Ils se réalisent essentiellement dans les zones où le liège se desquame: crevasses ou lenticelles (figure 33).

Rappel (revoir le complément BIO4 ou encore le chapitre 18 sur le développement des Angiospermes) : on appelle périderme l'ensemble phelloderme-phellogène-suber, recouvrant extérieurement les tiges et racines secondaires.

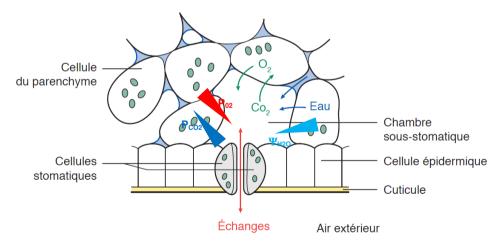


Lenticelles sur la surface d'une tige de Hêtre (Fagus silvatica).

Coupe transversale d'une lenticelle de tige de Sureau noir ($Sambucus\ nigra$) ($G: \times 40$).

A FIGURE 33. Lenticelles et échanges gazeux. D'après CAMEFORT (1977).

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



A FIGURE 34. 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).

- Dans les tiges aériennes herbacées ou dans les feuilles où se réalisent une importante activité métabolique (avec entre autres la photosynthèse en journée), on note que l'épiderme est recouvert d'une cuticule épaisse (riches en cérides) qui permet d'imperméabiliser les organes, limitant ainsi l'évaporation mais aussi les échanges gazeux.
- Les échanges gazeux se réalisent au moyen des stomates (voir figure 34). Les distances parcourues par les gaz dans les feuilles et dans les tiges herbacées sont très faibles, de l'ordre du mm, ce qui permet aux gradients de pression partielle de « suffire » à la réalisation des échanges gazeux.
- En journée, la plante réalise les échanges gazeux suivants qui s'expliquent par une photosynthèse dominante qui « efface » la respiration cellulaire pourtant toujours effective :
 - Prélèvement de dioxyde de carbone dans le milieu
 - Rejet de dioxygène
 - Évaporation d'eau au niveau de la chambre sous-stomatique, ce qui permet la mise en mouvement de la sève brute (voir IV).

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. Des échanges et une morphologie conditionnés par l'environnement et la disponibilité des ressources environnementales

1. La possibilité de variations morphologiques au sein d'une espèce en lien avec les contraintes du milieu : l'accommodation

Voir chapitre 18 (développement végétal)

Capacité exigible

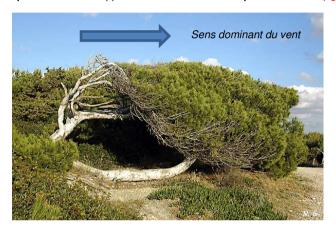
✓ **Présenter** des exemples à différentes échelles de variation phénotypique liées aux caractéristiques du milieu (exemples : ports des individus, organisation foliaire, feuilles d'ombre et de lumière)

a. L'accommodation, une modulation de l'expression génétique par l'environnement

- On peut appeler accommodation l'ensemble des modifications morphoanatomiques, voire physiologiques, qui ont lieu au cours du développement et traduisent une modulation de l'expression génétique en lien avec les conditions environnementales.
- Notons que l'information génétique, au sens des séquences portées par les gènes de l'individu, n'est pas modifiée par ce phénomène. Le phénomène n'est donc pas héréditaire ni hérité; c'est une variation « acquise ».
- On peut appeler accomodat une forme biologique atypique due au phénomène d'accommodation dans des conditions environnementales données.

b. Un exemple d'accommodation en conditions de vent importantes : l'anémomorphose

- Comme exemple d'accommodation, on peut citer l'anémomorphose qui est la modification de la morphologie et du port d'un organisme végétal suite à l'action de vents importants au cours de son développement. Ainsi, la comparaison d'un Pin poussant sur la côte (figure 35) soumis à des vents fréquents et violents, à un Pin poussant « dans les terres » (figure 36) montre que le premier est anémomorphosé : il présente un port en drapeau contrairement au second qui présente un port en boule (figure 37).
- On admet généralement, dans le premier cas, que le vent violent rend quasiimpossible le développement des ramifications qui lui font face (figure 48).

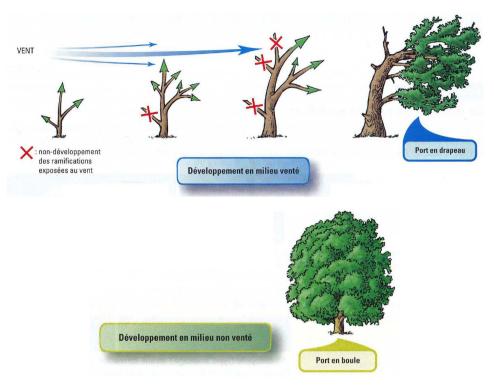


A FIGURE 35. Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) anémomorphosé sur la côte (un accomodat). http://mglebrusc.free.fr/textes/le%20milieu/An%E9momorphoses.htm (consultation février 2018)



A FIGURE 36. Pin d'Alep (Pinus halepensis) à morphologie classique.

© ONF (consultation février 2018)



A FIGURE 37. Anémomorphose et port en drapeau. Document emprunté à J. SEGARRA, source inconnue.

c. Une accommodation en lien avec la quantité de lumière reçue : cas des feuilles d'un même arbre ou d'arbres proches d'un même lieu

- L'observation des feuilles d'un même arbre en forêt montre (figure 38) :
 - En <u>hauteur</u> (plutôt à la cime ou également en périphérie de l'arbre s'il est isolé) : des <u>feuilles de lumière</u> :
 - plutôt <u>épaisses</u> (grande épaisseur traversée par la lumière)
 - o plutôt **peu larges** (pas besoin d'une grande captant la lumière)
 - et à fort indice stomatique (nombre important de stomates favorisant les échanges gazeux et notamment l'entrée de CO₂)
 - \Rightarrow éclairement maximal et donc forte production photosynthétique de photoassimilats.
 - A la base de l'arbre (ou également à l'intérieur de l'arbre) : des feuilles d'ombre :
 - o **plutôt fines** (moindre épaisseur à traverser par la lumière)
 - o plutôt <u>large</u> (plus grande surface captant la lumière)
 - et à plus faible indice stomatique (nombre moins important de stomates)
 - \Rightarrow éclairement moindre et donc moindre production photosynthétique.

 Ces feuilles d'ombre et de lumière peuvent aussi se différencier entre individus dans une forêt : les individus situés en sous-bois, percevant moins de lumière que les individus de plus grande taille, développent davantage de feuilles d'ombres.

On appelle indice stomatique le rapport (exprimé en valeur absolue ou en pourcentage) du nombre de cellules stomatiques (= cellules de garde) sur le nombre total de cellules d'un épiderme végétal (cellules stomatiques + cellules épidermiques non stomatiques).

nombre de cellules de garde

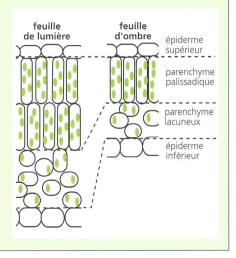
nombre de cellules de garde + nombre de cellules épidermiques au sens strict

ADAPTATION DES FEUILLES À L'ENVIRONNEMENT LUMINEUX

La forme des feuilles d'un même arbre varie selon leur exposition à la lumière. Au sommet du houppier, les feuilles dites de lumière sont petites et épaisses, alors qu'à la base du houppier, les feuilles d'ombre sont larges et minces et contiennent plus de chlorophylle par unité de masse sèche. Les feuilles de lumière effectuent des échanges gazeux plus rapides que les feuilles d'ombre. Leur plus grande transpiration entretient une forte tension permettant la montée de la sève brute vers la cime de l'arbre. Ces variations anatomiques (accommodation) existent au sein d'un individu et entre les individus, selon leur exposition à la lumière.

En sous-bois, les végétaux herbacés sont sciaphiles. Leurs feuilles effectuent une photosynthèse efficace dès qu'elles reçoivent une tache de soleil fugace (quelques secondes) filtrées par la canopée. Moins de 1 % de l'éclairement solaire leur parvient; cette lumière est de surcroît appauvrie en radiations photosynthétiquement actives, qui ont été déjà absorbées par les feuilles du couvert. Certaines feuilles concentrent ces radiations par un effet de loupe de l'épiderme, ou les piègent par effet de miroir interne. Des feuilles d'Orchidacées ont ainsi une assise cellulaire rouge, riche en anthocyanes ou en caroténoïdes, sous

l'assise chlorophyllienne. Les anthocyanes agissent ici comme un réflecteur, renvoyant aux cellules chlorophylliennes les radiations rouges qu'elles n'ont pas absorbées. Les caroténoïdes élargiraient le spectre d'absorption de la chlorophylle dans l'assise la moins éclairée de la feuille. Ces végétaux herbacés ont tendance à étaler leur feuillage, limitant l'auto-ombrage.



A FIGURE 38. Feuilles de lumière et d'ombre. D'après MEYER et al. (2008).

2. Une influence sur la répartition des espèces dans les milieux en lien avec leurs adaptations évolutives : l'exemple des xérophytes

Capacité exigible

✓ Faire le lien entre distribution géographique d'une espèce et sa physiologie.

a. Notions d'adaptation (évolutive) et de convergence (évolutive)

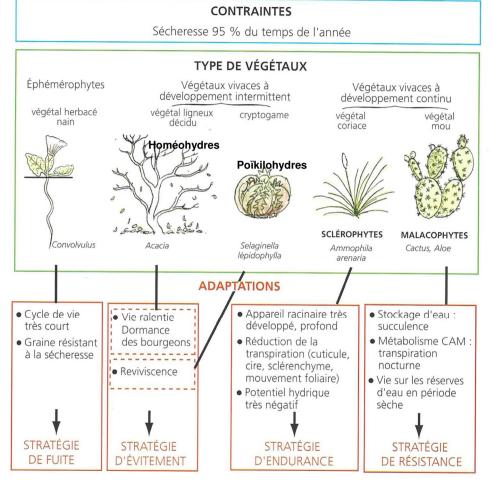
 On peut appeler adaptation (évolutive) une caractéristique phénotypique (morpho-anatomique, physiologique...) acquise par sélection naturelle. Il s'agit dès lors d'un caractère héritable, transmissible à la descendance; c'est une

- variation « innée ». L'information génétique est modifiée par une mutation (apparue par hasard) conservée ensuite par sélection naturelle parce que, face à une contrainte environnementale donnée, <u>l'innovation génétique confère un</u> avantage adaptatif par rapport aux individus qui en sont dépourvus.
- On peut appeler convergence (évolutive = adaptative) une adaptation semblable acquise indépendamment au cours de l'évolution par des espèces ou lignées différentes; elle constitue une réponse évolutive de même type à des contraintes environnementales proches.
- Quand elle est visible morphologiquement, la convergence peut être qualifiée de convergence morphologique.

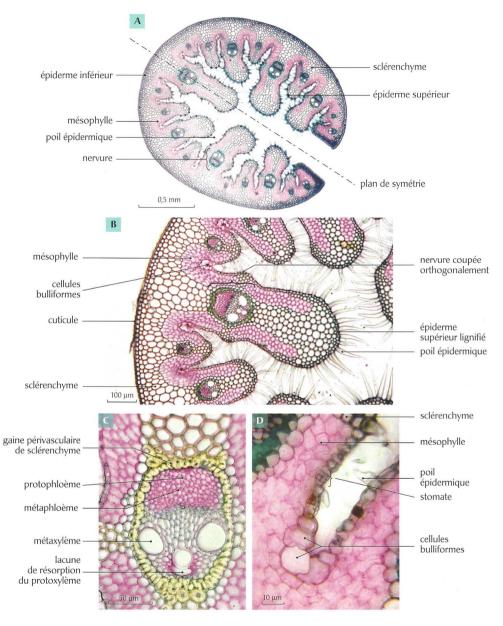
b. L'adaptation des végétaux à la sécheresse, un exemple de convergences évolutives

- On appelle xérophytes les plantes adaptées à une faible disponibilité en eau persistante du milieu (milieu aride).
- La figure 39 résume la diversité des xérophytes existantes :
 - Les éphémérophytes réalisent leur cycle de développement en quelques jours quand l'eau est disponible et passent la saison sèche à l'état de graine.
 - Les homéohydres ne supportent pas la dessiccation et peuvent alors, lors des sécheresses, perdre leurs feuilles voire entrer en dormance.
 - Les sclérophytes assurent une protection et une réduction des surfaces de transpirations, ce qui limite l'évaporation d'eau (figures 40-41) (exemple Oyat)
 - la cuticule est épaissie,
 - les tissus de soutien comme le sclérenchyme sont abondants (ce qui favorise l'imperméabilisation des structures).
 - la surface foliaire est réduite.
 - les stomates sont protégés par des poils épidermiques, souvent au sein de cryptes pilifères voire de gouttières ou rainures foliaires comme chez l'Oyat (ces gouttières permettraient en outre de capter la rosée et d'en assurer le ruissellement jusqu'au bas de la plante, permettant son hydratation),
 - des racines profondes et étendues permettent de puiser l'eau efficacement.
 - des cellules bulliformes dont la turgescence est sensible à l'hygrométrie ambiante peuvent conduire à l'ouverture ou l'enroulement de la feuille sur elle-même selon les conditions du milieu.
 - Les malacophytes (= plantes grasses = plantes succulentes) (figures 42-43) :
 - collectent et stockent l'eau dans des parenchymes aquifères (aquenchymes) où les vacuoles sont riches en mucilages polysaccharidiques qui retiennent l'eau;
 - des racines courtes et superficielles puisent l'eau de pluie aisément;
 - ces plantes présentent en outre souvent un métabolisme de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism) où les stomates sont ouverts la nuit (encadré B);
 - on note une réduction de la surface foliaire avec parfois la présence d'épines.
 - Remarque: les malacophytes sont parfois utilisées par les herbivores comme réserves d'eau en milieu aride, mais elles ont développé des adaptations limitant leurs attaques.

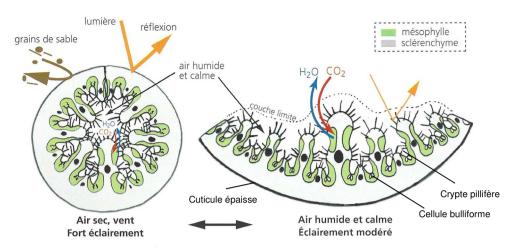
 Pour information : les poïkilohydres sont capables de déshydratation et de vie ralentie en cas de manque d'eau puis de reviviscence par réhydratation; c'est une stratégie rare chez les Angiospermes, mais commune dans d'autres groupes (Mousses, 'champignons'...).



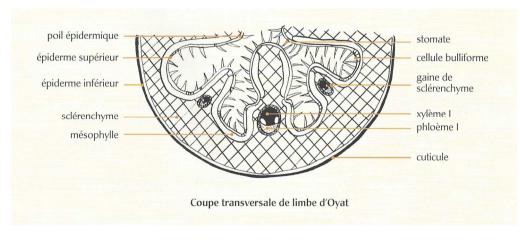
A FIGURE 39. Diversité des xérophytes. D'après MEYER et al. (2008).



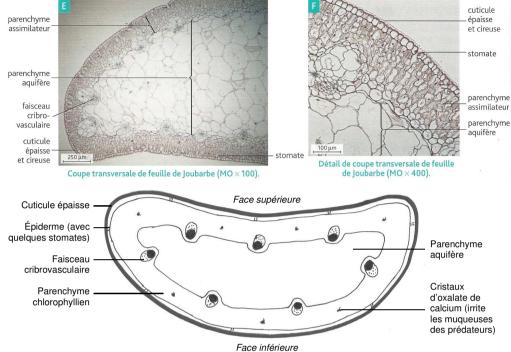
A FIGURE 40. Coupe transversale de limbe d'Oyat. D'après BOUTIN et al. (2010).



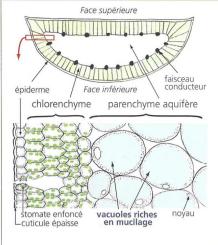
anatomie fonctionnelle d'une feuille d'oyat En vert, le mesophylle; en gris, le sclérenchyme.



A FIGURE 41. Enroulement et ouverture des feuilles d'Oyat + schéma en figurés conventionnels. D'après MEYER et al. (2008) et BOUTIN et al. (2010)

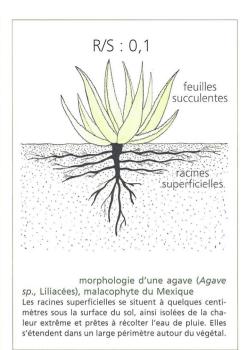


A FIGURE 42. Coupe transversale de limbe de Joubarbe. D'après BOUTIN et al. (2010) et original.



anatomie d'une feuille d'aloès (Aloë sp., Liliacées), malacophyte d'Afrique du Sud

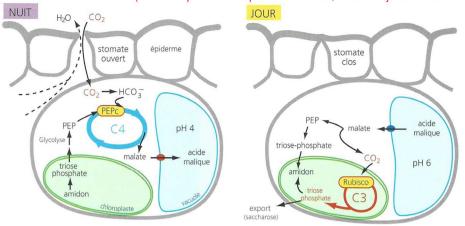
Le parenchyme aquifère est situé au cœur des organes, site le plus isolé de l'air sec. Dans le parenchyme aquifère, le mucilage des vacuoles s'imbibe d'eau comme une éponge.



▲ FIGURE 43. Adaptations morpho-anatomiques des malacophytes. D'après MEYER et al. (2008).

Encadré B Le métabolisme CAM, un découplage temporel entre captation du CO2 (la nuit) et assimilation réductrice (le jour)

(Pour aller plus loin : d'après MEYER et al., 2008... déjà tombé à l'écrit !)



photosynthèse CAM pendant la nuit (air à $10\,^{\circ}$ C et $30\,\%$ d'humidité relative) et le jour ($30\,^{\circ}$ C, $5\,\%$) dans une cellule de chlorenchyme

La nuit, l'hydrolyse de l'amidon permet la formation du PEP à rôle d'accepteur du CO₂. Le jour, l'amidon est restauré à partir des sucres C3. La décarboxylation du malate libère du CO₂, qui sera assimilé dans le chloroplaste, et forme du pyruvate qui est converti en PEP puis en triose-phosphate par les réactions inverses de la glycolyse. Le triose-phosphate est transporté dans le chloroplaste où il entre dans la synthèse d'amidon.

L'import du malate (ion) dans la vacuole est actif (couplage avec des pompes à protons), son export est supposé passif. Dans la vacuole, il devient l'acide malique.

A FIGURE a. <u>Adaptation métabolique des malacophytes : le métabolisme CAM</u> [pour information : hors programme]. D'après MEYER et al. (2008).

IV. Les Angiospermes, organismes fixes traversées par des flux de matière permettant les corrélations trophiques entre organes

 On s'intéresse à présent enfin aux modalités et mécanismes de mise en mouvement de la matière dans la plante, et notamment au transport par les sèves.

✓ Montrer que l'absorption d'ions minéraux est un processus actif entraînant le flux d'eau au niveau du poil absorbant. ✓ Établir ou montrer l'existence de facteurs internes et externes contrôlant l'ouverture et la fermeture des stomates. ✓ Expliquer que le flux de composés organiques est dépendant de la production des organes sources (les feuilles) et des besoins des organes puits. Capacités exigibles ✓ Placer les points d'entrée et de sortie de l'eau sur un schéma fonctionnel de la plante ; ✓ Analyser les flux hydriques entre la plante et son milieu en utilisant la notion de potentiel hydrique ; ✓ Identifier les propriétés des éléments conducteurs, xylème et phloème, acheminant les sèves brutes et élaborées. ✓ Identifier les moteurs de circulation de la sève brute et leur importance relative au cours d'une année en milieu tempéré.

A. Les sèves des Angiospermes, compartiments intracellulaires mobiles qui permettent les corrélations trophiques entre organes

1. Nature et composition des sèves

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

a. La sève brute, solution riche en ions qui se déplace de manière unidirectionnelle et ascendante (des racines vers les parties aériennes)

- La composition de la sève brute est connue par ponctions en générant une aspiration au niveau d'un rameau fraîchement coupé.
- La sève brute est un liquide constitué essentiellement <u>d'eau</u> (99 %) et d'ions minéraux puisés par les racines, mais il est à noter qu'on peut y trouver aussi :
 - Des acides aminés, parfois synthétisés directement par les cellules racinaires ou obtenus par les mycorhizes,
 - Des messagers chimiques (phytohormones),
 - <u>Au début du printemps</u>: on y trouve des glucides (surtout du saccharose) issus de la mobilisation des réserves (réserves des parenchymes ligneux ou phloémiens, ou réserves des organes de réserve) qui peuvent aussi emprunter la sève élaborée. C'est le phénomène parfois appelé « montée de sève » chez les espèces ligneuses.
- La sève brute se déplace dans le xylème de manière unidirectionnelle et ascendante, depuis les racines vers les organes aériens.
- Le pH de la sève brute est **légèrement acide** (5,5 à 6,5).

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

Composition moyenne comparée de la sève élaborée et de la sève brute (d'après R. Jones et al., 2013 et S. Satoh, 2006).

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

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

COMPOSITION DES SÈVES DE NICOTIANA GLAUCA EN MMOL.L-1.

	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K+	Na+	NO ₃ -	Fe	PO ₄ 3-	Saccharose	Acides aminés	рН
Sève brut	4,7	1,4	5,2	2,0	NA	0,01	2,2	ND	2,2	5,7
Sève élabor	ée 2,1	4,3	94,0	5,0	ND	0,17	14,0	460,0	83,0	7,9

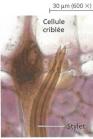
ND : non détectable ; NA : non disponible

b. La sève élaborée, solution riche en métabolites qui se déplace de manière multidirectionnelle des organes-sources vers les organes-puits

- La composition de la sève élaborée est connue par décortication partielle annulaire d'organes ou bien grâce des stylets de pucerons (figure 2).
- La sève élaborée est une solution également riche en eau (80 %) qui comprend de nombreux photoassimilats organiques (20 %), principalement du saccharose mais aussi des acides aminés (tableau I); on y trouve également des ions en proportion variable et des phytohormones.
- La sève élaborée circule depuis les organes-sources (organes qui produisent de la matière organique: feuilles en été) vers les organes-puits (organes qui utilisent ou stockent de la matière organique déjà synthétisée: racines, fleurs, fruits en été) (figure 3). Attention, les organes-sources et les organes-puits peuvent changer en fonction des saisons.
- Le pH y est légèrement basique (7.5 à 8.5).





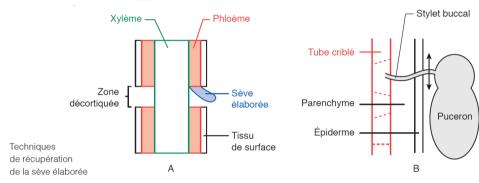


(b) Le stylet du Puceron pénètre dans une cellule



(c) Le stylet amputé du Puceron exsude la sève élaborée.

Ponction de sève élaborée à l'aide d'un Puceron. (a) Cette gouttelette de miellat qui sort de l'anus de ce Puceron est constituée de sève élaborée débarrassée de certains éléments nutritifs absorbés par l'insecte (b) Le Puceron insère une pièce buccale modifiée, appelée stylet, dans la plante et explore l'intérieur jusqu'à ce que l'appendice pénètre dans une cellule criblée (MP). La pression interne du tube criblé pousse la sève élaborée dans le stylet. Le Puceron gonfle alors jusqu'à atteindre plusieurs fois sa taille normale. (c) Le chercheur peut anesthésier le Puceron qui se nourrit et le séparer de son stylet, qu'il laisse dans la plante afin qu'il serve de minuscule robinet par lequel s'écoule la sève élaborée pendant des heures. Plus le stylet se trouve près d'un organe source, plus la sève élaborée coulera rapidement et plus sa concentration en glucides sera élevée. C'est ce que prédit l'hypothèse du courant de masse.



- 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 44. <u>Techniques de prélèvement de la sève élaborée</u>. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et SEGARRA *et al.* (2015).

2. Le système circulatoire des Angiospermes : des tissus conducteurs aux cellules tubulaires qui véhiculent les sèves intracellulairement

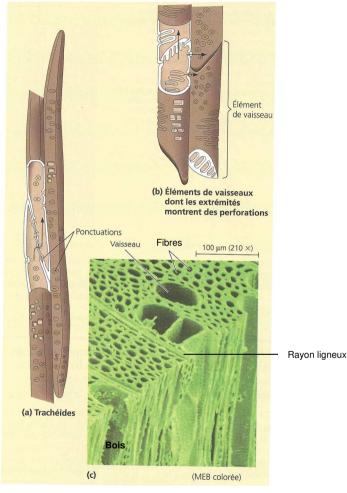
Voir TP 2.5 (Morpho-anatomie des Angiospermes) + revoir aussi le Complément BIO4 (tissus végétaux)

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

- Rappelons les deux grands types de *cellules qui ont un rôle conducteur dans le xylème* (éléments conducteurs) :
 - Les trachéides (figure 45): cellules mortes qu'on trouve essentiellement dans le protoxylème du xylème I, de petite taille et qui présentent uniquement des ponctuations (interruptions de la lignification pariétale) assurant le passage de la sève brute; elles sont beaucoup plus rares voire absentes dans le xylème II (= bois) chez les Angiospermes.
 - Les vaisseaux ou éléments de vaisseaux au sens strict (figure 45) : cellules mortes de plus gros calibre où se trouvent des zones sans lignine qu'on appelle ponctuations et dont les parois transverses sont pourvues d'importantes perforations. On les trouve dans le métaxylème et dans le xylème II (= bois). Dans ce dernier, les vaisseaux mis en place au printemps

(dans le **bois initial**) sont plus **gros** que les **vaisseaux mis en place en été** (dans le **bois final**), ce qui montre que le déplacement de sève brute se réduit en été jusqu'à se tarir en automne.

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



A FIGURE 44. Les éléments conducteurs du xylème. D'après CAMPBELL& REECE (2004).

Les éléments conducteurs sont accompagnés de cellules parenchymateuses, particulièrement importantes dans le xylème II où elles forment des rayons horizontaux et verticaux (figure 44). Ces cellules ont un rôle de réserve (accumulation d'amidon) voire de défense contre les xylophages (accumulation de tanins).

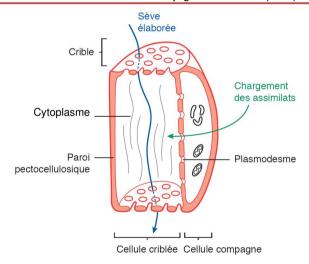
Enfin, des fibres abondantes dans le bois (50 à 80 %) permettent le soutien du tissu sans vraiment participer à la conduction de sève : ce sont des cellules mortes lignifiées de petite taille (figure 44).

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

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

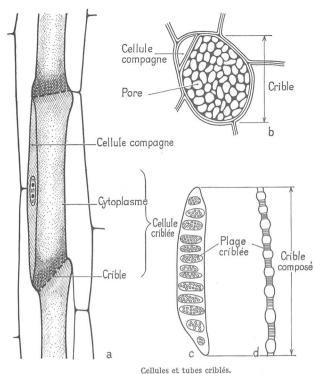
- Le phloème est constitué principalement de deux types de cellules à fine paroi pectocellulosique (figures 45-46) :
 - Des cellules criblées, cellules vivantes à paroi pectocellulosique mais sans noyau (le noyau est dans la cellule compagne adjacente) qui constituent les éléments conducteurs du tissu. Les parois transverses sont épaissies mais forment des plaques criblées où de nombreuses ponctuations assurent le passage de la sève élaborée. Les files de cellules criblées forment des tubes criblés.
 - Des cellules compagnes (qui se sont formées par séparation d'avec la cellule criblée adjacente) assurent le chargement ou le déchargement du phloème. Elles sont plus minces que les cellules criblées et présentent un **novau** ainsi qu'un réseau endomembranaire classique (mitochondries, RE...).

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



A FIGURE 45. Le complexe phloémien. D'après SEGARRA et al. (2015).

On trouve également, essentiellement dans le phloème II (= liber), des cellules parenchymateuses (organisées en rayons) à rôle de réserve et des fibres de soutien.



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

A FIGURE 46. Cellules criblées et cribles. D'après CAMEFORT (1977).

c. Des tissus proches, ce qui permet notamment les mouvements d'eau

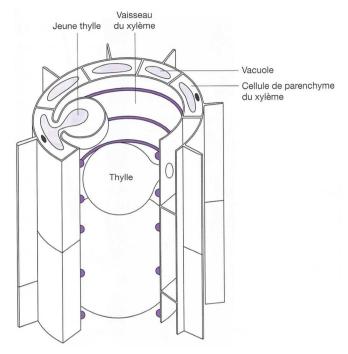
- Les tissus xylémiens et phloémiens sont regroupés en faisceaux cribrovasculaires dans les tiges primaires ou feuilles, et sont constitués en massifs alternes dans les racines primaires.
 - ⇒ Les flux entre sèves, notamment d'eau (mais aussi de solutés variés), sont ainsi facilités par cette proximité.
- · Au sein des tissus conducteurs secondaires, les flux entre sèves restent possibles ; il y a alors traversée du cambium par l'eau (et certains solutés).

d. Des tissus qui peuvent s'obturer à la mauvaise saison

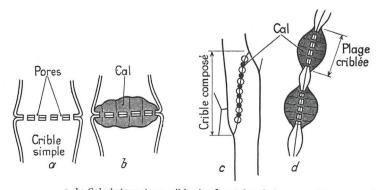
- À l'approche de la saison défavorable (l'hiver sous nos latitudes) qui se caractérisé par une cessation des flux de sèves chez les Angiospermes pérennes, on note que les éléments conducteurs s'obturent :
 - Dans le xvlème secondaire, des excroissances parenchymateuses (vivantes) adjacentes se forment dans les vaisseaux, leur vacuole se remplissant de substances variées (tanins, réserves, résines...): ce sont des thylles (figure 47) (genre féminin : une thylle). Les thylles sont aussi ce qui obstrue définitivement les vaisseaux du duramen (bois de cœur non

fonctionnel) [les **cellules parenchymateuses** qui le forment deviennent alors, dans le cas du **duramen**, **mortes**].

Dans le phloème, des cals (figure 48) peuvent se former au niveau des cribles à la mauvaise saison puis être dissous par le cytosol des cellules au retour de la saison favorable. Les cals sont des bouchons de callose (polymère de glucose en β1-3 ramifié en β1-3).



A FIGURE 47. Formation d'une thylle. D'après BREUIL (2007).



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

A FIGURE 48. Cals au niveau de plaques criblées. D'après CAMEFORT (1977).

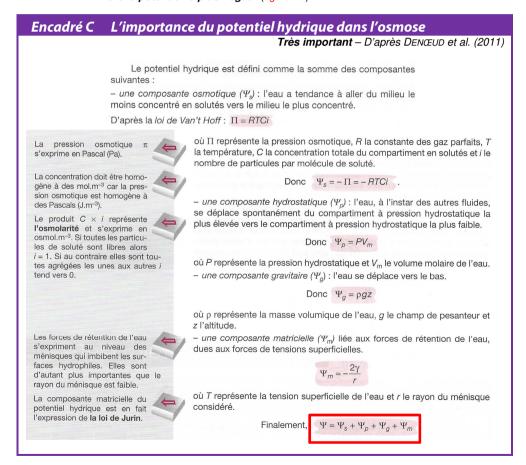
B. L'absorption racinaire et la formation de la sève brute

Il est impératif de maîtriser le cours sur les transports transmembranaires vus avec le chapitre 2 sur les membranes, y compris leur explication en termes de potentiel hydrique (encadré C) ou électrochimique (encadré C). Ces notions sont effet des mots-clefs du programme.

1. 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

 L'eau se déplace de manière passive selon des gradients de potentiels hydriques décroissants (encadré C), c'est-à-dire du potentiel le moins négatif vers le potentiel le plus négatif (figure 49).



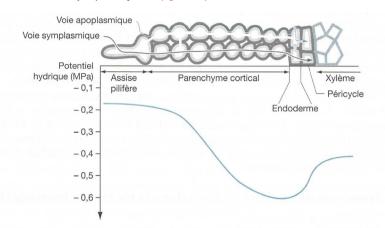
b. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers d'aquaporines

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

Revoir le chapitre 2 sur les **membranes**

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

 Au niveau racinaire, c'est avant tout et quasi-exclusivement la composante osmotique qui explique l'entrée d'eau dans la racine de même que son transfert radial jusqu'au xylème (figure 49).



Gradient du potentiel hydrique entre le sol et la racine

A FIGURE 49. Gradient radial de Ψ_{H20} dans la racine. D'après BREUIL (2009).

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

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

Encadré D Importance de la notion de potentiel électrochimique

D'après SEGARRA et al. (2014)

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

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

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

μ: potentiel électrochimique de A dans un compartiment.

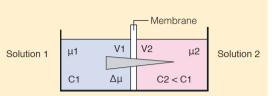


Figure encart 3.3a

Expression du potentiel électrochimique μ_Λ de A dans une solution aqueuse

$\mu_{\Lambda} = \mu_{\Lambda}^{\circ} + R.T.In C + z.F.V$

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

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

T: température de la solution (en K)

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

z: nombre de charges de A (ex: z = +2 pour Ca^{2+} et z = -1 pour Cl^{-})

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

R.T. In 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 $\Delta\mu$ de son potentiel électrochimique: $\Delta\mu = \mu_2 - \mu_1$

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

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

Spontanéité des transferts

Si $\Delta\mu < 0$ ($\mu_2 < \mu_1$), le transfert de A de la solution 1 vers la solution 2 libère de l'énergie, il est donc *spontané*. C'est un mécanisme *passif* appelé *diffusion*.

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

Si $\Delta\mu > 0$ ($\mu_2 > \mu_1$), le transfert de A de la solution 1 vers la solution 2 nécessite un apport *énergétique*, il n'est pas spontané. C'est un mécanisme *actif*.

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

▶ Etat à l'équilibre

L'état d'équilibre, c'est-à-dire lorsque le flux net est nul, est atteint lorsque $\Delta \mu = 0$, c'est-à-dire lorsque $\mu = 1$ = μ 2.

Cas d'un soluté non chargé

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

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

Cas d'un soluté chargé

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

(on doit tenir compte de la composante électrique)

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

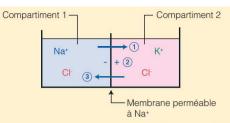


Figure encart 3.3b

- 1: la différence de concentration en Na+ induit un mouvement de ces ions vers le compartiment 2.
- 2 : mais ce déplacement provoque aussitôt une différence de potentiel électrique (ddp).
- 3 : la charge négative du compartiment 1 rappelle les ions Na+ vers ce compartiment.

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

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

$V_2 - V_1 = -(RT/zF).ln(C_2/C_1)$ 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 C₁ et C₂ 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 $\Delta\mu$.

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

En appliquant l'équation de NERNST (encadré D), on constate que les concentrations intracellulaires calculées dans un poil absorbant sont très différentes de celles mesurées (tableau VII). Les concentrations ioniques ne sont donc pas à l'équilibre, ce qui met en évidence des échanges transmembranaires (figures 50-51).

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

 Les anions, plus concentrés dans la cellule qu'en dehors, entrent de manière active secondaire au moyen d'un symport avec des protons (figures 13-14). On dit que ce transport emploi la force proton-motrice, c'est-à-dire le flux de protons généré par le gradient de concentration de protons entretenu de part et d'autre de la membrane.

c. Une entrée active des nitrates (possiblement un transport actif secondaire de type antiport, utilisant des ions hydroxydes)

 Les nitrates NO₃⁻ constituent le seul ion qui semble entrer par une voie un peu différente, quoiqu'il s'agisse toujours d'un transport actif secondaire. Il y aurait ici antiport avec des ions HO⁻ (figures 50-51).

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

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

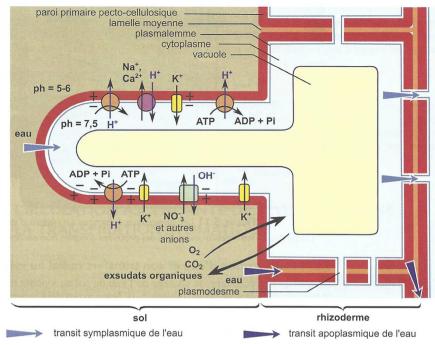
Ion	Concentration dans le milieu extérieur (mmol.L ⁻¹)	Concentration calculée dans le milieu intracellulaire (mmol.L ⁻¹)	Concentration observée dans le milieu intracellulaire (mmol.L ⁻¹)		
K+ 1		74	75		
Na+	1	74	8		
Mg ²⁺	0,25	0,25 1 340			
Ca ²⁺	1	5 360	2		
NO ₃	2	0,0272	28		
CI-	1 0,0136		7		
H ₂ PO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

Comparaison des concentrations ioniques observées et calculées dans une cellule racinaire

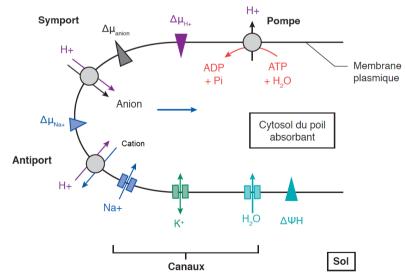
Seul le K⁺ est proche de l'équilibre. Les **anions** NO_3^- , Cl^- , $H_2PO_4^-$ et SO_4^{2-} atteignent des concentrations hyaloplasmiques supérieures à celles qui ont été calculées par l'équation de Nernst ; cela signifie que ces ions sont transportés activement dans la cellule et qu'ils se sont accumulés contre leurs gradients électrochimiques. En revanche, les **cations** Na^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+} présentent des concentrations cellulaires plus faibles que celles qui ont été prédites par l'équation de Nernst. Ils entrent donc par diffusion dans le sens du gradient électrochimique, mais sont éjectés de la cellule à mesure de leurs entrées.

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

- Les cations semblent rentrer par **diffusion simple** (*même si les ions diffusent mal au travers de la membrane plasmique, leur gradient suffit ici à les faire fuiter*) et **facilitée** par des **canaux** (**figures 50-51**).
- Toutefois, l'existence d'un reflux de cations par des antiports à protons permet d'éviter une entrée trop importante.



A FIGURE 50. Entrée des ions dans le poil absorbant. D'après PEYCRU et al. (2014).



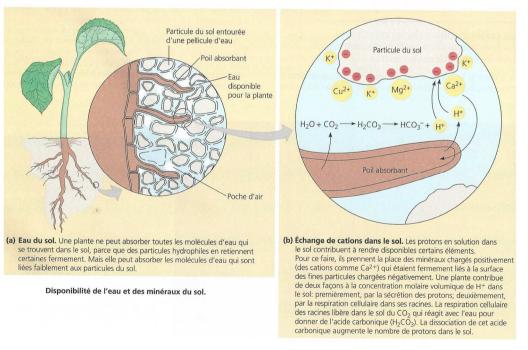
A FIGURE 51. Une autre présentation montrant les gradients. D'après SEGARRA et al. (2015).

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

 Les pompes à protons (figures 50-51) consomment une partie très importante de l'ATP produite par la cellule. Elles permettent d'entretenir localement le gradient de protons entre milieu extracellulaire et cytosol, ce qui permet le fonctionnement des transporteurs secondaires.

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

- Le rejet de protons au niveau des poils absorbants implique le remplacement progressif des cations présents dans la solution du sol (éventuellement associés au CAH) par des protons, ce qui induit localement à une acidification progressive du sol (figure 52).
- Les racines ne peuvent donc pas exploiter indéfiniment la même zone du sol et sont « condamnées » à croître.

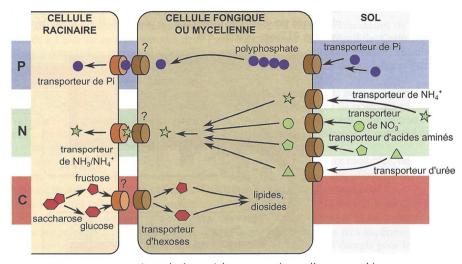


A FIGURE 52. L'acidification du sol, une conséquence de l'absorption racinaire.

D'après CAMPBELL & REECE (2004).

3. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes

- L'absorption mycorhizienne suppose évidemment des transporteurs qui ne sont pas forcément clairement identifiés (figure 53).
- De même, il apparaît que les échanges entre les deux protagonistes de l'association sont également permis par des transporteurs, là encore mal connus (figure 53).



Les principaux échanges au niveau d'une mycorhize.

Les points d'interrogation indiquent des protéines d'export non encore identifiées.

A FIGURE 53. <u>Transporteurs impliqués dans les mycorhizes [pour information]</u>. D'après PEYCRU et al. (2014).

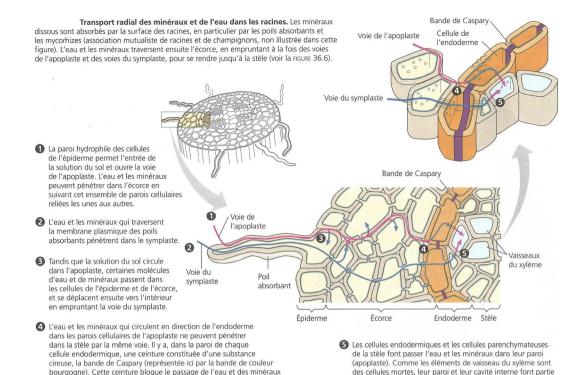
4. Le transfert radial de l'eau et des ions (= circulation radiale)

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

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

 L'eau et les ions se déplacent à la fois par l'apoplasme (continuum des parois cellulaires) et le symplasme (continuum des cytoplasmes, notamment grâce aux plasmodesmes) (figure 54).

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



A FIGURE 54. <u>Transfert radial: voies symplasmique et apoplasmique</u>. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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

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

de l'apoplaste. Les vaisseaux du xvlème transportent ainsi l'eau

et les minéraux jusque dans le système caulinaire.

Notons que chez les **Monocotylédones** dont on rappelle qu'elles présentent un **endoderme en U**, on note plutôt la **présence éparse** de *cellules endodermiques dépourvues de subérine qui permettent le passage des substances*; on les appelle cellules de passage ou points de passage (figure 55).

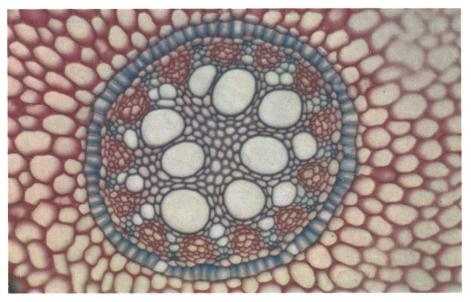
c. Bilan: formation de la sève brute et charge du xylème

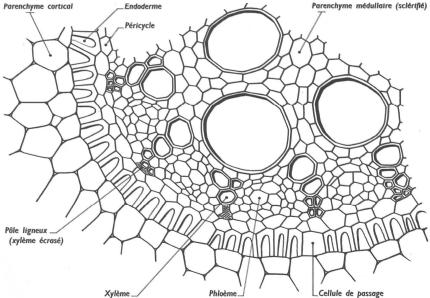
dissous. Seuls les minéraux dissous qui se trouvent déjà dans le symplaste

ou qui empruntent cette voie en traversant la membrane plasmique d'une

cellule endodermique peuvent éviter la bande de Caspary et aller dans la stèle.

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





A FIGURE 55. Localisation des cellules de passage chez les Monocotylédones.

D'après VINCENT (1964).

C. Les flux de matière entre sèves et autres tissus : les processus de charge et décharge des tissus conducteurs

1. Cas des flux de solutés au niveau xylémien (sève brute)

a. La charge du xylème : une circulation radiale d'eau et de solutés constituant l'absorption racinaire

- La charge en **eau** et en **ions** du xylème vient d'être traitée dans le point précédemment (cf. supra : B consacré à l'absorption racinaire).
- L'absorption racinaire aboutit à la formation de la sève brute.

b. La décharge du xylème en lien avec la circulation verticale ascendante de la sève brute

- Le xylème est déchargé :
 - En eau selon le gradient de potentiel hydrique allant du xylème vers les autres tissus (parois + cellules).
 - En solutés (ions principalement) selon le gradient électrochimique de la plupart des solutés, plus concentrés dans le xylème que dans l'apoplasme.
 (!) Leur entrée dans les cellules emprunte des transporteurs passifs ou actifs selon les cas puis la circulation s'effectue majoritairement par les plasmodesmes.

2. Cas des flux de solutés au niveau phloémien (sève élaborée)

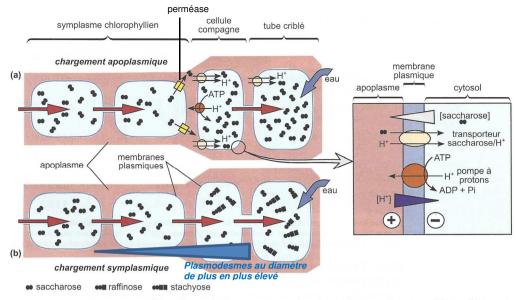
a. La charge du phloème en photoassimilats au niveau des organessources : un processus apoplasmique ou symplasmique

 Il existe deux possibilités principales de charge glucidique du phloème (figure 56).

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

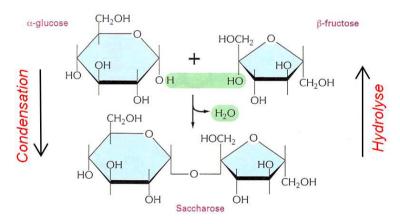
- Chez la plupart des espèces herbacées des zones tempérées, le cytoplasme des cellules du mésophylle chlorophyllien est isolé des cellules compagnes du phloème par <u>l'absence de plasmodesmes</u> (figure 56a).
- Le saccharose sort des cellules chlorophylliennes dans l'apoplasme, très probablement par une perméase (diffusion facilitée = dans le sens du gradient de concentration ; c'est donc un transport passif).
- Il est ensuite chargé dans la cellule compagne par un transport actif secondaire couplé à un flux entrant de protons.
- Le gradient de protons est quant à lui entretenu par une pompe à protons qui consomme de l'ATP.

On rappelle que le saccharose (figure 57) est un disaccharide composé d'un glucose α et d'un fructose β liés en α 1- β 2. Ce sucre, parce qu'il est non réducteur et donc peu réactif quand il n'est pas hydrolysé, est une forme privilégiée de transport glucidique par la sève élaborée. Il est en outre aisément stockable dans les vacuoles.



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

A FIGURE 56. Charge du phloème : deux modalités possibles. D'après PEYCRU et al. (2014).



A FIGURE 57. Le saccharose. D'après ALBERTS et al. (2004).

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

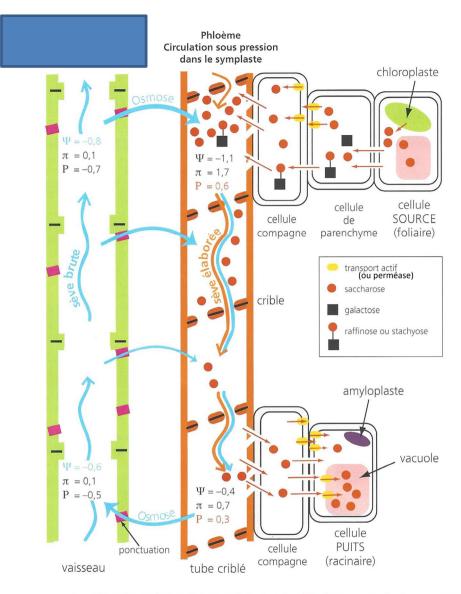
- Chez les espèces arborescentes, chez de nombreuses plantes tropicales mais aussi chez diverses herbacées de nos latitudes, il y a une totale continuité symplasmique entre mésophylle et phloème (figure 56b).
- <u>La taille</u> de ces plasmodesmes est alors souvent de plus en plus élevée à mesure que l'on s'approche du phloème. Le saccharose, disaccharide de petite taille produit par les cellules chlorophylliennes, peut transiter par tous les plasmodesmes (figure 56b).
- Dans les cellules compagnes et les tubes criblés, de nouveaux oses sont ajoutés aux molécules de saccharose formant des sucres à trois oses (par exemple le raffinose) ou à quatre oses (par exemple le stachyose) voire davantage: ceux-ci ne peuvent pas refluer dans les cellules chlorophylliennes car ils sont trop volumineux pour passer par les plasmodesmes du mésophylle. Ils sont donc « condamnés » à rester dans le phloème et à s'y déplacer.

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

- Le phloème est déchargé au niveau des organes-puits :
 - Soit par voie symplasmique: les glucides suivent alors leur gradient de concentration jusqu'aux cellules-puits (cette possibilité existe y compris pour le saccharose).
 - Soit par <u>voie apoplasmique</u>: dans ce cas, il peut y avoir <u>interruption du symplasme</u> entre <u>phloème et organe-puits</u>. Le saccharose est alors déchargé par des mécanismes identiques à la charge du phloème (perméase + symport saccharose/H*) (voir par exemple figure 58 ou 66).
- Dans les organes-puits, le saccharose peut :
 - Être stocké dans la vacuole
 - Être métabolisé: hydrolysé enzymatiquement en glucose et fructose (figure 57) par une invertase. Ces oses peuvent ensuite:
 - o Être utilisés dans le catabolisme (production d'ATP)
 - Être utilisés dans la production de nouvelles molécules (anabolisme), y compris de l'amidon qui peut être mis en réserve.

3. Cas des flux d'eau : un couplage osmotique entre les deux circulations, permis par leur proximité

- L'eau entre par l'absorption racinaire (revoir B) et compose alors l'essentiel de la sève brute.
- Il existe des <u>flux d'eau entre les deux sèves</u>, permis par leur <u>proximité</u> (disposition alterne dans les racines; disposition superposée dans les organes de l'appareil caulinaire).
- C'est la différence de potentiel hydrique, plus précisément dans sa composante osmotique, qui explique les flux d'eau entre sèves (figure 58):
 - En lien avec la charge en photoassimilats, l'osmolarité est plus élevée dans la sève élaborée que dans la sève brute au niveau des organes-sources: l'eau sort ainsi du xylème au niveau des organes-puits et entre donc dans le phloème.
 - En lien avec la décharge en photoassimilats du phloème et la charge en ions du xylème, l'osmolarité est plus élevée dans la sève brute que dans la sève élaborée : <u>l'eau sort</u> ainsi du phloème au niveau des racines et <u>retourne</u> donc dans le xylème.



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

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

A FIGURE 58. <u>Une vision synthétique de la circulation chez les Angiospermes.</u> D'après MEYER *et al.* (2008).

Attention, ce couplage des deux circulations ne doit pas laisser penser que l'eau circule uniquement en circuit fermé! L'essentiel de l'eau circulante entre au niveau racinaire et sort au niveau aérien, notamment foliaire; la circulation des Angiospermes comprend donc beaucoup d'entrées et de pertes! Le fait qu'elle soit mue par les conditions environnementales est ainsi souvent présentée comme un « système ouvert » (quoique ce terme, normalement applicable en zoologie, soit peu pertinent transposé aux 'plantes').

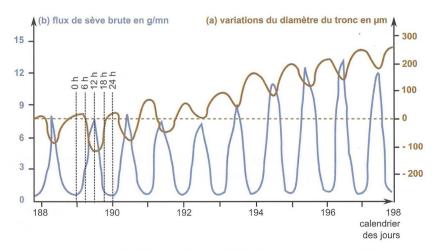
 La figure 58 montre un bilan tenant compte des phénomènes de charge et décharge du phloème et des grands mouvements de sèves entre organessources et organes-puits. Elle inclut des notions que nous allons développer maintenant dans la partie D.

D. La circulation des sèves : une mise en mouvement qui repose sur des différences de potentiel hydrique

Vous devez parfaitement maîtriser la notion de potentiel hydrique et ses différentes composantes (revoir encadré C).

1. La sève brute : une circulation ascendante permise par la transpiration foliaire et la poussée racinaire

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).

A FIGURE 59. <u>Variations journalières du flux de sève brute et du diamètre du tronc.</u> D'après PEYCRU *et al.* (2014).

La sève brute circule généralement assez rapidement dans les éléments conducteurs du xylème (de 1 à 6 m par heure en journée) mais le flux est très variable à une échelle de 24 heures (figure 59). On note en effet que le flux est très important le jour, atteignant un pic au zénith, et jusqu'à plus de 20 fois plus faible la nuit.

- Par ailleurs, chez les espèces ligneuses, on observe parallèlement une évolution inverse du diamètre du tronc qui grossit de quelque um la nuit et réduit de quelques um en journée.
- Cela traduit les **deux mécanismes** à l'œuvre dans le flux de sève brute :
 - La transpiration foliaire n'est active qu'en journée et est à son maximum au zénith.

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

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

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

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

- Lorsque les **stomates** sont **ouverts**, l'eau s'évapore dans l'atmosphère de manière importante, en lien avec l'énorme différentiel de potentiel hydrique (lié à la composante pression hydrostatique) qui existe entre le milieu extérieur et l'intérieur des cellules (figures 60 et 62). On note que le potentiel hydrique est de plus en plus décroissant depuis les racines jusqu'au milieu aérien. Cela explique l'important flux hydrique en journée; ce flux hydrique entraîne les substances dissoutes (ions notamment), ce qui permet le déplacement global de la sève brute.
- On constate qu'il existe une continuité du flux de sève brute entre sol, plante et atmosphère.

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

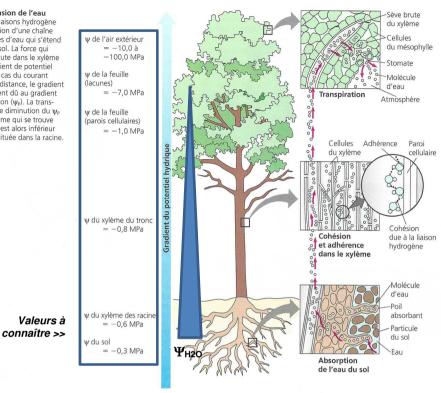
- On peut noter que cette élévation de l'eau est modélisable analogiquement par la montée de mercure aspiré par l'eau dans un fin tube en verre sous l'effet de l'évaporation (figure 61).
- Au **niveau tissulaire** au sein de la **feuille**, on peut noter que les **méats** et les lacunes constituent des interstices entre les cellules où l'eau forme des ménisques en lien avec les forces de tension superficielle (figure 62). L'évaporation et donc l'aspiration foliaire dépendent de la taille des ménisques d'eau qui peuvent se former dans les espaces intercellulaires, voire entre les fibrilles de cellulose (figure 62).

Pour aller plus loin:

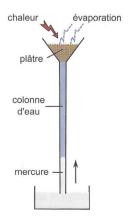
Petite vidéo sur la transpiration foliaire (Chantal PROULX, Collège de Bois-de-Boulogne, Québec, Canada): https://www.youtube.com/watch?v=-C5fT6XU23Y (consultation février 2016)

Ascension de l'eau

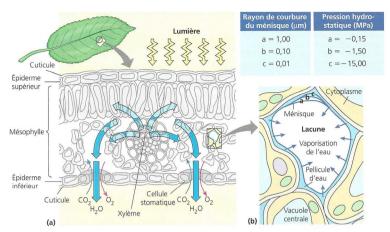
dans un arbre. Les liaisons hydrogène permettent la formation d'une chaîne continue de molécules d'eau qui s'étend des feuilles jusqu'au sol. La force qui fait monter la sève brute dans le xylème est créée par un gradient de potentiel hydrique (ψ). Dans le cas du courant de masse sur longue distance,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



A FIGURE 60. Colonne d'eau et déplacement de la sève brute liée à l'évapotranspiration foliaire (rôle du potentiel hydrique). D'après CAMPBELL & REECE (2004).



A FIGURE 61. Expérience historique de DIXON (1914). D'après PEYCRU et al. (2014).

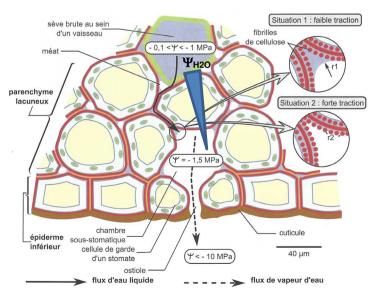


Tension créée dans une feuille par la transpiration et produisant une aspi-

ration. (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 bordant une lacune perdent de l'eau, les cellules broisines perdent à leur tour de l'éau au profit des premières, leur potentiel hydrique étant supérieur. Cette différence

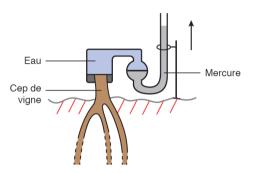
de pression et de potentiel hydrique se propage ainsi jusqu'au xylème situé à la base de la plante. La tension superficielle de l'eau qui tapisse les lacunes de la feuille constitue la manifestation physique de la transpiration qui tire l'eau du xylème comme le ferait une pompe. Le petit tableau intitulé 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 le scellules qui l'entourent.



A FIGURE 62. Mécanismes de l'évapotranspiration foliaire. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et PEYCRU et al. (2014).

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

- Si l'on coupe une plante herbacée à la base, on constate un écoulement de sève brute qui est donc « poussée » par la racine: c'est la poussée racinaire (figure 63). Cette poussée racinaire devrait théoriquement s'exercer en permanence mais est masquée par l'évapotranspiration foliaire en journée.
- Elle est due à l'accumulation d'ions dans le xylème dû à l'absorption racinaire: en s'accumulant, ces ions abaissent le potentiel hydrique, ce qui attire l'eau; il s'ensuit une augmentation de la pression hydrostatique de la sève brute dans les éléments conducteurs, ce qui génère finalement la poussée.



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

A FIGURE 63. Expérience historique de HAYES (1727) mettant en évidence la poussée racinaire.

D'après SEGARRA et al. (2015).

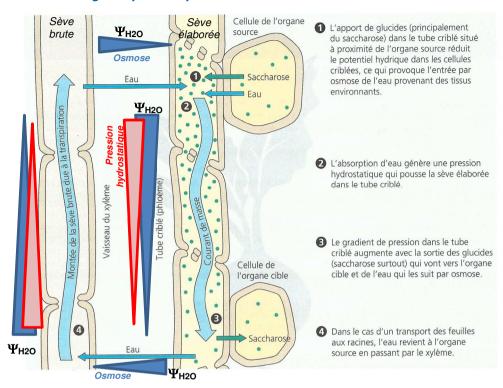
Pour information

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 64).



▲ FIGURE 64. Phénomène de guttation chez le Fraisier. D'après CAMPBELL & RECCE (2004).

2. La sève élaborée : une circulation multidirectionnelle des organes-sources aux organes-puits couplée à la circulation de sève brute



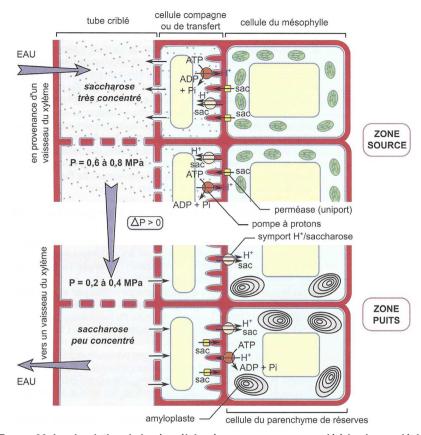
A FIGURE 65. Mise en mouvement de la sève élaborée : un courant de masse. Ici, l'organe-source est une feuille et l'organe-cible est une racine.

D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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

- La circulation de sève élaborée (environ 1 m · h⁻¹) s'effectue des organessources vers les organes-puits (figure 66).
- En été, les organes-sources sont typiquement les feuilles qui produisent les photoassimilats – et les organes-puits sont les racines mais aussi les bourgeons, les fleurs ou encore les fruits – qui utilisent les photoassimilats véhiculés, voire les mettent en réserve.
- À la reprise de la vie active chez les végétaux (= au début du printemps), les organes-sources sont au contraire les organes de réserve (graines, tubercules, écailles/tuniques de bulbes...) produits à la belle saison, les organes-puits sont les bourgeons et les jeunes pousses vertes (voir le chapitre 12).

La circulation de la sève élaborée est donc *multidirectionnelle* et participe aux *corrélations trophiques* que nous avons déjà évoquées.



A FIGURE 66. La circulation de la sève élaborée, un processus couplé à la charge-décharge du phloème et à la circulation de la sève élaborée. D'après PEYCRU et al. (2014).

NB Les figures 65-66 montrent à peu de choses près la même chose; elles sont en réalité complémentaires. Et idem pour la figure 58 (page 39).

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

La sève élaborée se déplace dans les tubes criblés grâce à un mouvement de masse d'eau depuis les organes-sources, au niveau desquels une quantité importante de photoassimilats (souvent du saccharose) est concentrée, vers les organes-puits où la concentration en photoassimilats (saccharose essentiellement) est faible puisqu'il s'y opère un prélèvement de matière organique (figures 65-66).

- Nous renvoyons à la figure 65 qui résume comment s'opère la circulation de la sève élaborée :
 - (1) La charge du phloème en saccharose abaisse le potentiel hydrique, ce qui provoque l'entrée d'eau dans les tubes criblés, cette eau provenant principalement du xylème.
 - (2) L'entrée d'eau dans le phloème engendre une importante pression hydrostatique qui crée un courant d'eau et de solutés, les poussant vers les organes-puits où la pression hydrostatique est plus faible (voir figure 66 pour des valeurs).
 - (3) Le gradient de pression hydrostatique est entretenu par la décharge en saccharose du phloème au niveau des organes-puits.
 - (4) Au niveau **racinaire**, **l'eau phloémienne** est **réabsorbée** par le **xylème**, sous l'effet d'une différence de **potentiels hydriques**.
- Une autre vision avec des valeurs de pression est proposée à la figure 58 (page 39).

Deux remarques :

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

c. Une circulation couplée à la circulation de la sève brute

Comme nous l'avons déjà noté plus haut, l'eau qui circule dans le phloème est issue du xylème au niveau des organes-sources, et est au contraire réabsorbée par le xylème au niveau des organes-puits (notamment les racines), le tout toujours sous l'effet de potentiels hydriques décroissants. Il existe donc un couplage très net entre la circulation de la sève brute et la circulation de la sève élaborée.

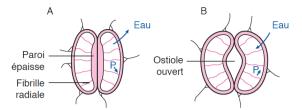
3. Une circulation et un équilibre hydrique contrôlés notamment par l'activité stomatique

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

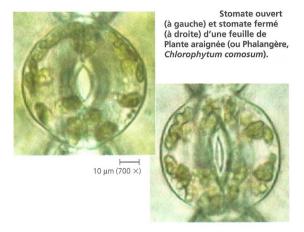
- On appelle équilibre hydrique le fait que globalement les entrées d'eau dans un organisme (ou dans une cellule) et les sorties d'eau ont tendance à s'équilibrer à assez court terme, ce qui assure une quantité d'eau stable dans l'organisme (ou la cellule).
- Chez les plantes, l'entrée d'eau se fait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

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

 On constate que les stomates s'ouvrent et se ferment par une variation de la pression de turgescence des cellules stomatiques (figure 67); on notera la disposition particulière des fibrilles de cellulose et l'épaississement central de la paroi.



- 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.



A FIGURE 67. <u>Ouverture et fermeture des stomates</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2015) et CAMPBELL & REECE (2004)

Les **microfibrilles de cellulose** des cellules de garde ont une **orientation majoritairement radiale**.

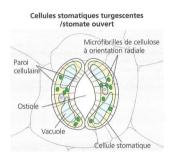
Ajouté à cela l'**épaississement des cellules de garde** au niveau de l'**ostiole**,

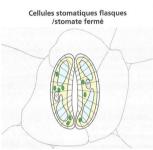
ces éléments conditionnent l'**orientation de la déformation des cellules**.

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

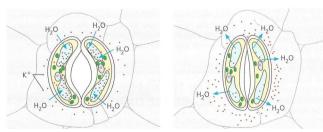
 Le degré d'ouverture des stomates dépend principalement de l'entrée ou la sortie dans les cellules – et surtout les vacuoles – d'ions potassium K⁺ et, dans une moindre mesure, d'ions chlorures Cl⁻ par le biais de protéines de transport transmembranaire activables par les paramètres du milieu (figure 68).

- L'entrée d'ions augmente l'osmolarité de la vacuole, abaisse son potentiel hydrique et conduit à l'entrée d'eau : il y a alors turgescence et ouverture des stomates.
- L'entrée de K+ est un processus passif : elle fait suite à l'acidification de l'apoplasme par des pompes à protons (qui excrètent des protons hors de la cellule).
- L'entrée de chlorures est un processus actif : elle se fait contre le gradient de concentration de l'ion, par un symporteur Cl-/H+ (dont le fonctionnement est couplé à la pompe à protons suscitée).
- La sortie d'ions diminue l'osmolarité de la vacuole, augmente son potentiel hydrique et conduit à la sortie d'eau : il y a plasmolyse et fermeture des stomates.
- La sortie de K+ est un processus passif : elle se fait suite à l'arrêt du fonctionnement des pompes à protons sus-citées).
- La sortie de chlorures est un processus passif: elle se fait par un canal ionique selon le gradient de concentration de l'ion.





(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 flasgues (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'étirement et la compression dans le même plan qu'elles. Ainsi, leur orientation radiale fait en sorte que les cellules se dilatent plus en longueur gu'en largeur guand il v a turgescence. Les cellules stomatiques étant reliées à leurs extrémités, la pression de turgescence rencontre là une résistance accrue et agit davantage sur le côté épidermique de la paroi, plus mince et nlus déformable. En exercant une noussée 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 des somatiques des somatiques des somatiques des la company.

A FIGURE 68. Rôle des flux ioniques (notamment de K*) dans le contrôle de la turgescence stomatique.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

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

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

- Le degré d'ouverture des stomates est contrôlé par les paramètres du milieu et les caractéristiques physiologiques de la plante (figure 69). Il dépend notamment :
 - De la quantité de lumière (effet positif): on assiste ainsi le plus souvent à une ouverture des stomates d'autant plus importante que l'on s'approche du zénith; le degré d'ouverture suit ainsi les cycles jour-nuit avec une fermeture la nuit.

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

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

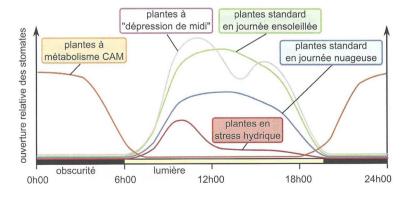
- Les plantes à « dépression de midi » qui vivent souvent en régions très chaudes présentent une légère fermeture au zénith ou peu après, c'est-à-dire pendant les heures les plus chaudes, ce qui évite une trop grande évaporation d'eau.
- Les plantes de types CAM (Crassulacean Acid Metabolism) présentent un métabolisme qui découple temporellement l'ouverture des stomates et le prélèvement de CO₂ d'une part (qui ont lieu la nuit), et l'activité photosynthétique d'assimilation d'autre part (qui a lieu le iour, avec les stomates fermés).

Revoir plus haut les adaptations aux milieux secs.

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

Pour nformatio Pour information

■ D'autres paramètres (pour information) : température (effet positif ou négatif selon les plantes et la valeur de la température : il existe souvent une température « optimale » où l'ouverture des stomates est maximale ; puis elle décroît audessus ou au-dessous), quantité de CO₂ présent...



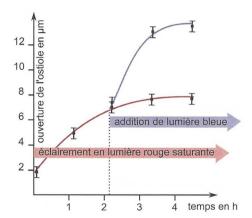
A FIGURE 69. Quelques paramètres contrôlant l'ouverture des stomates.

D'après PEYCRU et al. (2014).

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

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

- La figure 70 montre qu'il existe une double réponse des plantes à la lumière :
 - Tout d'abord, on constate que la soumission d'une plante à une lumière rouge saturante pour la photosynthèse augmente l'ouverture des stomates au fur et à mesure du temps (il faudrait toutefois ici un témoin négatif pour le confirmer).
 - On peut émettre l'hypothèse que l'activité photosynthétique stimule l'ouverture des stomates.
 - Ensuite, on constate que, si on ajoute à cet éclairement une lumière bleue supplémentaire, l'ouverture stomatique est augmentée par rapport à la lumière rouge (saturant pour la photosynthèse) seule.
 - On peut émettre l'hypothèse qu'il existe en outre un système spécifique de détection de la lumière bleue qui stimule l'ouverture des stomates.



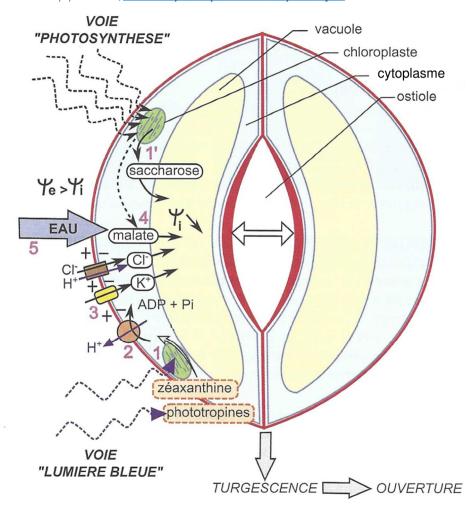
A FIGURE 70. Influence de la longueur d'ondes sur le contrôle de l'ouverture stomatique par la lumière : mise en évidence expérimentale. D'après PEYCRU et al. (2014).

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

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

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

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



A FIGURE 71. Modèle d'ouverture stomatique : rôle de la photosynthèse et de la lumière bleue.

D'après PEYCRU et al. (2014).

- La lumière bleue est détectée par des pigments particuliers: les zéaxanthines, des xanthophylles chloroplastiques, et un coenzyme* associé à des protéines photoréceptrices de la membrane plasmique nommées phototropines.
- Le mécanisme de transduction* du signal « lumière bleue » peut être résumé comme suit (figure 71) :
 - Un mécanisme encore inconnu permet la mise en activité de pompes à protons membranaires (ATP-dépendantes) qui expulsent des protons à l'extérieur de la cellule.
 - Le flux de protons modifie *l'équilibre ionique entre milieu intracellulaire et milieu extracellulaire et donc la valeur du potentiel électrochimique membranaire*: il y a dépolarisation. Cela induit l'ouverture de canaux potassiques (K⁺) voltage-dépendants, c'est-à-dire de canaux dont l'ouverture dépend est induite par cette variation de potentiel. Les K⁺ s'accumulent dans la cellule puis la vacuole, compensant les H⁺ sortis, ce qui abaisse le potentiel osmotique et augmentent donc la turgescence (donc l'ouverture stomatique).
 - Les protons accumulés au niveau extracellulaire permettent en outre le fonctionnement de symporteurs à protons et ions chlorures (symporteur H⁺/Cl⁻) qui font entrer les chlorures dans la cellule ; ces chlorures terminent dans la vacuole et là encore abaissent le potentiel osmotique et augmentent donc la turgescence (donc l'ouverture stomatique).

* Un coenzyme est une molécule organique non protéique (souvent des dérivés nucléotidiques, comme c'est le cas ici) qui s'associe à une enzyme et participe à son fonctionnement.

* Transduction: ensemble des mécanismes cellulaires permettant à un signal (d'origine intracellulaire ou extracellulaire) d'être converti en une modification de l'activité cellulaire.

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)

f. Mécanismes à l'origine de la fermeture stomatique

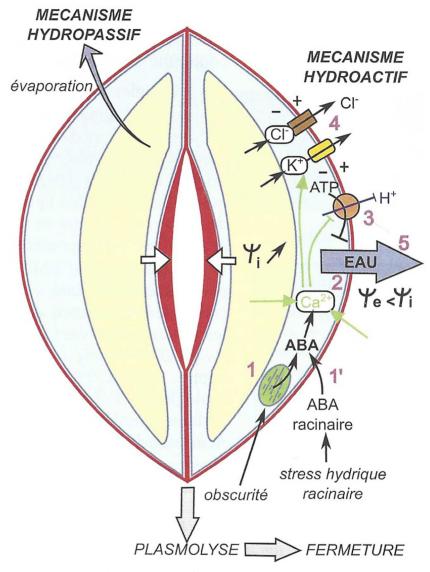
 En cas de manque d'eau (stress hydrique) ou de baisse de l'activité photosynthétique, on constate que les cellules de garde tendent à se plasmolyser, donc que les stomates se ferment (figure 72).

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

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

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

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



A FIGURE 72. Modèle de fermeture stomatique : rôle d'un stress hydrique (et de l'obscurité).

D'après PEYCRU et al. (2014).

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

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

- En cas de stress hydrique prolongé, on peut noter la libération d'une phytohormone, l'acide abscissique (ABA) (figure 73) à deux niveaux dont les mécanismes fins sont encore à l'étude (figure 72):
 - La racine produit de l'acide abscissique véhiculé par le xylème, ce qui permet à la racine d'agir « à distance » sur l'évapotranspiration foliaire.
 - Le chloroplaste libère également de l'acide abscissique qui serait ordinairement stocké dans le chloroplaste et libéré dans le cytosol en cas d'acidification du chloroplaste. Or on observe cette acidification dans deux cas :
 - o Soit en situation de stress hydrique
 - Soit à l'obscurité

▲ FIGURE 73. <u>L'acide abscissique, un dérivé terpénique</u>. https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr/pap-ebooks/marouf-tremblin/fiche_produit/acide-abscissique (consultation février 2016).

 Dans le cytosol des cellules de garde, l'acide abscissique agit très rapidement sur des canaux calciques du tonoplaste (= membrane de la vacuole) et du plasmalemme (= membrane plasmique) qui permettent l'arrivée de calcium en provenance de la vacuole et de l'apoplasme, ce qui aboutit à l'augmentation de la concentration en calcium Ca²⁺ dans le cytosol (figure 72).

Un petit point sur le calcium dans la cellule

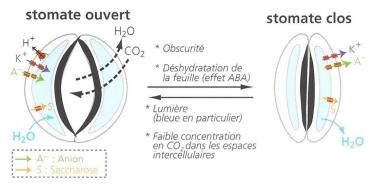
- Dans les **cellules végétales** comme animales, le **calcium** est présent en **très faible concentration cytosolique** (de l'ordre de 10⁻⁴ à 10⁻⁷ mmol·L⁻¹); il est toxique à haute dose et agit souvent comme second messager dans de nombreux processus de signalisation.
- Au niveau des cellules végétales,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

Pour aller plus loin:

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

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

• Voire figure 74.



facteurs d'ouverture et de fermeture des stomates

L'ouverture est permise par la lumière reçue par la chlorophylle (radiations bleues et rouges) et les récepteurs de lumière bleue qui activent une H*-ATPase de la membrane plasmique. L'extrusion de protons abaisse le potentiel électrique membranaire entraînant l'ouverture de canaux K* voltage dépendants et l'entrée des ions Cl- dans le cytosol. L'influx de K* cytosolique dans la vacuole est compensé électriquement par l'influx d'anions cytosoliques par des canaux qui s'ouvrent lors de l'ouverture des stomates (Cl- venant initialement de l'apoplasme, malate²- du cytosol). Du saccharose s'accumule aussi dans les vacuoles. Cette accumulation d'ions et de métabolites abaisse le potentiel hydrique de la cellule de garde par rapport aux cellules épidermiques, d'où un influx d'eau, une augmentation de la turgescence de la cellule de garde entraînant l'ouverture du stomate.

La fermeture est induite par les ions calcium qui entraînent, par une cascade de signalisation, l'arrêt des pompes à H*, la dépolarisation de la cellule et, au final, l'efflux d'anions, de K*, de saccharose et d'eau (cf. encadré).

A FIGURE 74. <u>Ouverture et fermeture des stomates : synthèse ultra simple.</u> D'après MEYER *et al.* (2008).

Encadré D Les plantes des milieux aquatiques : une introduction

Au-delà du programme : pour information

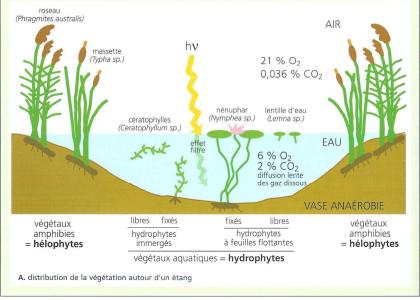
L'OXYGÉNATION DES VÉGÉTAUX AOUATIOUES

■ La distribution de la végétation d'un étang reflète un gradient d'adaptation des espèces à la vie aquatique, et en particulier à la carence en gaz Les végétaux se répartissent dans un étang en fonction de la profondeur d'eau (figure A). Ils forment des ceintures successives du bord vers le centre de l'étang. Sur les rives, les végétaux amphibies, ou hélophytes (du grec elos, lieu humide, marécage), dominent; ils vivent entre deux milieux (du grec amphi, entre) avec des tiges feuillées en milieu aérien et un rhizome et des racines enfouis dans la vase sous l'eau. Dans les eaux plus profondes, vivent les hydrophytes immeraés ou flottant, libres ou fixés. Tous ces végétaux possèdent un aérenchyme qui leur permet de pallier la carence en O2 du milieu aquatique. De la surface au fond de l'étang, les végétaux sont de plus en plus tolérants au manque d'O2.

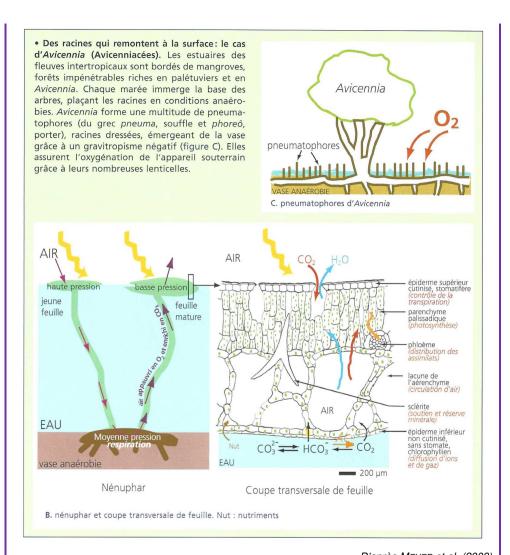
Sur la figure, les teneurs en gaz dissous indiquées pour l'eau sont des ordres de grandeur, la concentration en gaz variant avec la température de l'eau, et celle du CO₂ dépendant aussi du pH. Le tableau 4-1 donne une comparaison plus complète des milieux aériens et aquatiques.

■ Différents modes d'oxygénation des racines

• Des feuilles « ventilateurs » à O2: le cas du nénuphar. Le limbe des feuilles flottantes est connecté par un long pétiole au rhizome enfoui dans la vase (figure B). Les jeunes feuilles comportent encore peu de lacunes aérifères. À la lumière, l'augmentation de leur température stimule la transpiration qui produit beaucoup de vapeur d'eau dans les lacunes. La pression augmente donc dans les lacunes, pousse l'air vers le rhizome et, par conséquent, entretient l'entrée d'air par diffusion de l'atmosphère vers les jeunes feuilles. Les organes souterrains consomment l'O2 et rejettent du CO2 en respirant. Toujours sous l'effet de la pression imposée par les jeunes feuilles, l'air chargé de CO2 est poussé des lacunes du rhizome vers celles des feuilles âgées dont la pression est encore plus faible. Dans les feuilles matures, le CO2 est consommé par la photosynthèse et la vapeur d'eau transpirée s'échappe dans l'atmosphère par les nombreux stomates. Les jeunes feuilles du nénuphar agissent donc comme des ventilateurs à air, qui entretiennent un flux d'air sous pression à travers le nénuphar. Selon Dacev (1992). 22 litres d'air circulent ainsi en une journée, des jeunes feuilles aux feuilles matures, en passant par le rhizome.

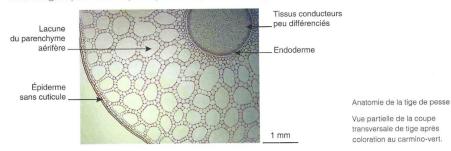


D'après MEYER et al. (2008)



D'après MEYER et al. (2008)

Des angiospermes aquatiques: la pesse et le jonc

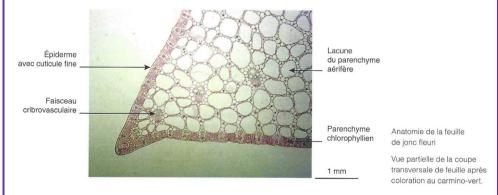


La pesse aquatique (Hippuris vulgaris) est une plantaginacée vivace aquatique.

de cuticule et de stomates, parenchyme cortical plus développé que le parenchyme médullaire, existence d'un cylindre central clairement délimité... De plus, le xylème primaire est très faiblement différencié (quasi absent). En fait, toutes ces caractéristiques sont liées à

l'immersion de la tige. Le parenchyme cortical présente de très grandes lacunes : il est dit aérifère. Les lacunes Sa tige présente des caractéristiques de racine : absence servent à la **flottaison** et représentent également une réserve gazeuse (la pesse vit souvent dans des eaux stagnantes pauvres en dioxygène, nécessaire à la respiration nocturne).

> Le jonc fleuri (Butomus umbellatus) est une butomacée vivace aquatique.



Les feuilles du jonc, triangulaires, aux nervures parallèles, montrent la même adaptation que la tige de pesse: de larges lacunes régulièrement disposées (figure TP4.5d). Elles constituent une adaptation au mode de vie de la plante, qui vit dans des zones où le niveau d'eau peut les immerger.

D'après SEGARRA et al. (2015)

Annexe. La réduction du nitrate et du diazote en acides aminés d'interconversion [hors programme !]

Les organismes végétaux sont capables de réduire l'azote minéral (nitrates NO₃⁻) en ammoniac NH₃ ou ammonium NH₄⁺ qui permet de produire de l'azote organique initialement sous forme de petits acides aminés. Ces processus permettent l'autotrophie à l'azote.

A. Une obtention d'azote par absorption racinaire ou symbiose avec des Bactéries permettant l'entrée d'azote dans l'organisme et les écosystèmes

- Les plantes obtiennent des nitrates (N oxydé) par :
 - Absorption racinaire directe au niveau de poils absorbants
 - Absorption racinaire en association avec des mycorhizes
- Les plantes peuvent obtenir de l'ammonium (N réduit) voire parfois directement de petits acides aminés (N réduit organique) par :
 - Symbiose avec des mycorhizes
 - Symbiose avec des bactéries fixatrices de diazote

Revoir chapitre d'écologie (chapitre 20)

Notons que l'ammonium peut aussi être produit par photorespiration.

 Ces processus permettent l'entrée d'azote, initialement oxydé, dans les organismes et plus généralement les écosystèmes (encadré D): l'azote passe alors à l'état réduit (diminution du degré d'oxydation : encadré D).

Encadré L Le cycle de l'azote (Pour anticiper sur le programme d'écologie) Importance du degré d'oxydation > Les réactions impliquées dans le cycle de l'azote sont majoritairement des réactions d'oxydoréduction (figure b) qui modifient le degré d'oxydation (= nombre d'oxydation) (tableau 1). Niveau d'oxydation Composé Composé N organique (R-NH₂) -3 Composé très réduit Ammoniac (NH₃) - 3 peu oxydé Azote gazeux (N2) 0 Oxyde nitreux (N2O) + 1 (movenne par N) Oxyde d'azote (NO) + 2 Nitrite (NO₂-) + 3 Dioxyde d'azote (NO₂) +4 Composé Composé peu réduit Nitrate (NO₃⁻) + 5 très oxydé

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

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).

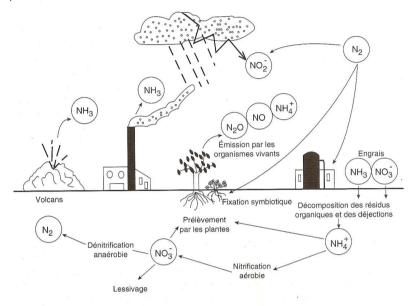
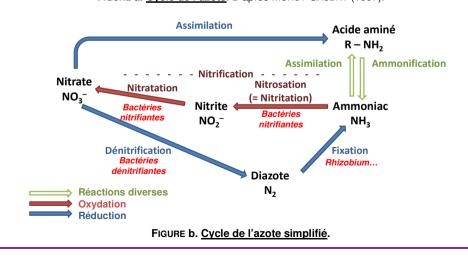


FIGURE a. Cycle de l'azote. D'après MOROT-GAUDRY (1997).



B. La réduction des nitrates par les Angiospermes : une voie permettant l'autotrophie à l'azote

- 1. Localisation des processus en jeu à l'échelle de la plante
 - L'assimilation des nitrates en ammonium puis petits AA peut avoir lieu :
 - Dans les cellules racinaires directement. C'est alors de l'ammonium NH₄⁺ ou plus souvent de petits acides aminés qui circuleront dans la sève brute vers les parties aériennes. Ce cas est plutôt répandu chez les espèces ligneuses.
 - Dans les cellules foliaires chlorophylliennes. Dans ce cas, les nitrates circulent dans la sève brute jusqu'aux feuilles et sont captées par le mésophylle au moyen d'un symport H⁺/NO₃⁻ (figure 75). Des acides aminés seront ensuite exportés et véhiculés par le phloème jusqu'aux organes-puits (figure 75). Ce cas est plutôt répandu chez les espèces herbacées.

Au passage : encore un exemple de corrélation trophique entre parties de la plante !

- 2. Mécanismes : implication de diverses enzymes (nitrate réductase, nitrite réductase, GS GOGAT...) et coopération entre compartiments cellulaires
 - Les nitrates absorbés par les cellules peuvent être mis en réserve dans la vacuole ou directement métabolisés.
- a. Réduction des nitrates en ammonium : couplage chimio-chimique entre l'usage de pouvoir réducteur et la réduction d'azote catalysé par la NAR et la NIR
 - La réduction du nitrate en ammonium (figure 75) comprend deux étapes :
 - Dans le cytosol : la nitrate réductase (NAR) catalyse la production de nitrites NO₂⁻ par réduction des nitrates au moyen de pouvoir réducteur ; il y a en effet nécessité d'un apport de 2 électrons (réduction). Ce pouvoir réducteur est généralement du NADH,H+ produit par respiration mitochondriale (ou parfois du NADPH, H+ produit dans le cytosol par la voie des pentoses phosphates : voir note¹).

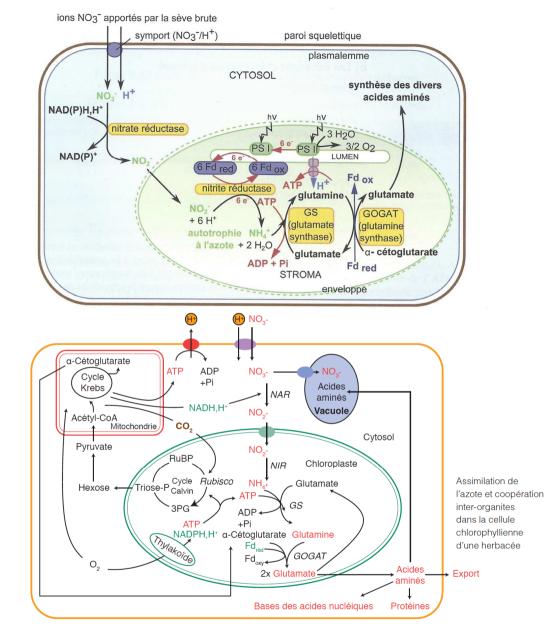
$$NO_3^- + NADH + H^+ \rightarrow NO_2^- + NAD^+ + H_2O$$

■ Dans le chloroplaste foliaire ou le proplaste (plaste indifférencié) racinaire : les nitrites formés migrent alors dans le plaste où une enzyme du stroma, la nitrite réductase (NIR), assure la réduction des nitrites NO₂⁻ en ammonium NH₄⁺. Les six électrons nécessaires à la réaction sont apportés par la ferrédoxine préalablement réduite par transfert acyclique d'électrons dans le cas des chloroplastes foliaires et par du pouvoir NADPH,H⁺ (produit dans le cytosol par la voie des pentoses phosphates : voir note¹ – puis importé dans le plaste) dans le cas des proplastes racinaires.

Feuille:
$$NO_2^- + 6 Fd_{red} + 8 H^+ \rightarrow NH_4^+ + 6 Fd_{ox} + 2 H_2O$$
[Racine: $NO_2^- + 3,5 NADPH,H^+ + H^+ \rightarrow NH_4^+ + 3,5 NAPD^+ + 2 H_2O$]

- La réduction du nitrate en ammonium repose fondamentalement sur un couplage chimiochimique entre l'usage de pouvoir réducteur et la réduction de l'azote.
- On peut noter que la deuxième étape fait appel à de la ferrédoxine réduite au moyen d'énergie lumineuse dans le cas des feuilles : il y alors sur ce point un couplage photochimique.

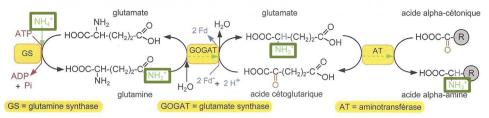
¹ <u>Pour information:</u> la **voie des pentoses phosphates** (hors programme) est une **voie cytosolique** différente de la glycolyse qui permet également la **dégradation du glucose produisant des composés variés** (dont des pentoses phosphates) et qui permet la production de **NADPH,H**+ (pouvoir réducteur) à partir de NADPH+.



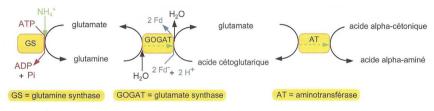
A FIGURE 75. Deux visions de l'assimilation réductrice des nitrates : cas d'une cellule foliaire.

D'après PEYCRU et al. (2013) en haut et SEGARRA et al. (2014) en bas

b. Assimilation de l'ammonium en acides aminés par le couple enzymatique GS-GOGAT au moyen d'acides aminés d'interconversion



(a) Avec les formules



(b) Version simplifiée

A FIGURE 76. <u>Détail de la formation d'acides aminés à partir d'ammonium NH₄</u>±. Repérez bien les transferts du groupement amine.

D'après PEYCRU et al. (2013) [modifié en bas]

- Étant toxique pour la cellule, le NH₄+ produit dans le plaste est rapidement assimilé sous forme d'acides aminés. Cette assimilation (figures 56-57) est réalisée par deux enzymes qu'on retrouve aussi bien dans le plaste que dans le cytosol : la glutamine synthétase GS et la glutamate synthétase GOGAT (pour Glutamine oxoglutarate aminotransferase).
- L'ammonium est incorporé à du glutamate, générant une glutamine et consommant de l'ATP: cette réaction est catalysée par la glutamine synthétase GS (figure 76).

 Le groupement amine de la glutamine est ensuite transféré à l'α-cétoglutarate, donnant alors deux glutamates: cette réaction est catalysée par la glutamate synthétase GOGAT et requiert des électrons fournis soit par la ferrédoxine réduite (feuilles) (figure 76), soit par le NADPH,H+ (racines).

Glutamine + α-cétoglutarate + Fd_{red} → 2 Glutamates + Fd_{ox}

Un des deux glutamates produits sert à nouveau de substrat à la GS (réaction précédente) et l'autre participe à la réaction suivante.

Le glutamate subit enfin une transamination, c'est-à-dire un transfert de son groupement amine d'une molécule à une autre; une telle réaction est catalysée par une aminotransférase. D'autres voies permettent, à partir de photoassimilats, de produire des acides cétoniques qui, en accueillant le groupement amine lors de la transamination, deviennent des acides aminés.

On peut parler d'acides aminés « d'interconversion » pour désigner la glutamine et le glutamate puisque ces acides sont consommés et régénérés dans le processus de production.

C. La réduction des nitrates en association avec des Bactéries : l'exemple de la symbiose Fabacées-Rhizobium

Revoir chapitre d'écologie + Biotechnologies

- Nous ne reprendrons pas ici le chapitre sur la symbiose mais nous y renvoyons et les informations qui s'y trouvent doivent être incorporées au présent chapitre.
- On rappelle la présence, dans les bactéroïdes Rhizobium, de la nitrogénase, complexe enzymatique qui permet la fixation du diazote atmosphérique et sa conversion en NH.⁺.

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 réutiliser 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) maieurs :

Liste indicative.

- Vie fixée, réalité structurale et fonctionnelle
- Morphologie d'une Angiosperme
- ° Zonation de l'appareil racinaire
- ° Phytomère = module
- [° Organisation d'une fleur : rappels]
- o De la fleur au fruit : rappels
- [° Types de **graines** : rappels]
- Tableaux des fonctions de nutrition / relation / reproduction
- Autotrophie
- Corrélations trophiques
- ° Chloroplaste (organisation)
- ° Résumé de la photosynthèse en C3

[à étoffer avec le chapitre 5]

- ° Flux de matière dans la cellule chlorophyllienne
- ° Impact des rythmes jour-nuit sur le métabolisme d'une cellule chlorophyllienne
- [° Synthèse des principales molécules organiques dans une cellule végétale]
- Sols, surfaces d'échanges et adaptations
- ° Loi de FICK
- ° CT de feuille / stomate [y compris échanges gazeux]
- [° Diagramme de PEDRO : rappels de géologie]
- [° Découpage du sol en horizons : rappels de géologie/écologie]
- ° CAH
- ° Eau dans le sol
- ° Poils absorbants [zone subéreuse ?]
- [° Expérience de Rosène]
- Endomycorhize / Ectomycorhizes
- Mycorhization
- ° Échanges trophiques dans une mycorhize
- ° Anémomorphose
- ° Feuilles d'ombre et de lumière
- Diversité des xérophytes
- ° Oyat (sclérophyte)
- ° Joubarbe / Aloès (malacophyte)
- [° Métabolisme CAM... limite programme mais bon]
- Déplacements de matière
- ° Xylème (au moins élément de vaisseau)

- ° Complexe phloémien
- [° Thylle / Plaques criblées calosées : anticipation sur le chapitre 12]
- Potentiel hydrique et ses composantes
- ° Gradient radial de potentiel hydrique racinaire
- ° Équation de NERNST
- ° Entrée des ions dans le poil absorbant
- ° Transfert radial de l'eau et des ions (symplasme vs. apoplasme)
- ° Charge du phloème
- ° Synthèse sur les flux de matière / circulation de la sève élaborée / couplage des deux sèves
- ° Fonctionnement stomatique de l'évapotranspiration
- Mécanismes d'ouverture et de fermeture des stomates, et leur contrôle

Vous devez en outre savoir / pouvoir :

- ° Réaliser des calculs de potentiel hydrique ou d'équilibre ionique
- ° Reconnaître les tissus cités dans ce cours en microscopie optique

Références

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

 Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1º édition française).
- BERTHET, J. (2006). Dictionnaire de Biologie. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES. 2º édition (1º édition 2012), Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). Biologie 1re année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). Biologie 2e année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- CALLEN, J.-C. (2005). Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes. Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).
- CAMEFORT, H. (1977). Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations. Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). Biologie. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).
- Dautel, O. (dir.), A. Proust, M. Algrain, C. Bordi, A. Helme-Guizon, F. Saintpierre, M. Vabre & C. Boggio (2017). Biologie Géologie BCPST 1^{re} année. Vuibert, Paris.
- DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). Biologie-Géologie BCPST-véto 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1º 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 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- GODINOT, Č., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- KLEIMAN, C. (2001). La reproduction des Angiospermes. Belin, Paris.
- 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.
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2^e édition (1^e 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 colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^e 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^e année. Dunod. Paris, 2^e édition (1^e édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^e 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 2º année. Dunod, Paris, 3º édition (1º 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, 2º édition (1º édition 2010).
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST* 1^{re} et 2^e années. Vuibert, Paris.
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). Biologie BCPST 1^{re} année. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.
- VIGNAIS, P. (2001). La Biologie des origines à nos jours. Une Histoire des idées et des hommes. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.
- VIGNAIS, P. (2006). Science expérimentale et connaissance du Vivant. La Méthode et les concepts. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.
- VINCENT, P. (1962). Sciences naturelles. Classe de 1^{re}M'. Vuibert, Paris.
- VINCENT, P. (1964). Sciences naturelles. Classe de 2ºM'. Vuibert, Paris. [Labo]
- VINCENT, P. (1968). Sciences naturelles. Classe de 1eD. Vuibert, Paris.
- VINCENT, P. (1974). Sciences naturelles. Classe de Terminale D. Vuibert, Paris.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme Introduction
I. La vie fixée des Angiospermes, une réalité structurale et fonctionnelle A. Les implications de la vie fixée dans l'organisation des Angiospermes 1. Un organisme ancré dans le substrat par un appareil souterrain assurant aussi l'prélèvement de la solution du sol : l'appareil racinaire a. Notion d'appareil racinaire et de racines b. Appareil fasciculé vs. pivotant c. La zonation fondamentale de l'appareil racinaire 2. Un organisme dont une partie se trouve en dehors du sol et où se déroule notamment l'photosynthèse et la reproduction : l'appareil aérien a. Notions d'appareil aérien et d'appareil caulinaire b. La présence d'organes végétatifs : tige, feuilles et bourgeons c. Une organisation fondamentale en unités répétitives : les phytomères ou modules d. La présence d'organes reproducteurs : fleurs puis fruits 3. La possibilité d'un stockage de substances organiques (voire d'eau) dans certains organes a. Les organes végétatifs de réserve souterrains chez les géophytes : tubercules (caulinaire racinaires, hypocotylaires, mixtes), bulbes, rhizomes b. Les graines, organes de dissémination et de résistance c. Les parenchymes aquifères des malacophytes B. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes 1. Un organisme fixé qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement : le fonctions de nutrition (au sens large) 2. Un organisme fixé qui interagit avec son environnement et le perçoit : les fonctions de relation (au sens large) 3. Un organisme fixé qui produit de nouveaux individus et se développe : les fonctions de reproduction (au sens large) C. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé les besoins inorganiques des plantes 1. Le au, constituant majeur des cellules et moteur de la circulation des sèves 2. Les ions minéraux (dont les nitrates, principale substance azotée assimilable), composant des cellules et de molécules variées 3. Le dioxygène, composant inécessaire à la respiration cellulaire 4. Le diox
 4. Le dioxyde de carbone, composant incorpore par pnotosyntnese à la matiere organique 1 II. Les Angiospermes, organismes fixes dont l'autotrophie est permise par la photosynthès 11 A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppos des corrélations trophiques entre cellules 1 B. La réduction du CO₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein de chloroplastes : la photosynthèse en C3 1 1. La photosynthèse, une réduction du CO₂ en matière organique au moyen de l'énergi lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes 1 2. Une réaction qui suppose un couplage entre deux phases 1 a. La phase photochimique : une conversion d'énergie lumineuse en pouvoir réductet (NAPH, H+) et en ATP 1 b. La phase chimique : une utilisation de l'ATP et une oxydation du pouvoir réductet permettant l'incorporation de carbone inorganique 1 C. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière 1

D. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et de petits acides aminés	
III. Les Angiospermes, organismes fixes dont les échanges supposent des surfaces	
spécialisées et une disponibilité des ressources	
A. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisées	
14	b. Ladaptation des vegetaux à la sectionesse, un exemple de servergeness evolutives.
1. Des surfaces importantes, fines, aux gradients importants et limitant la déshydratation 14	IV. Les Angiospermes, organismes fixes traversées par des flux de matière permettant les
a. Une optimisation des paramètres de la loi de FICK	
b. Le milieu aérien, un environnement desséchant	
2. La captation de la lumière : un processus optimisé au niveau du limbe foliaire	
	1 1
a. À l'échelle de l'organe : le limbe foliaire, organe aplati et fin favorisant la captation de	The state of the s
lumière 15	
b. À l'échelle du tissu : le limbe foliaire, un organe riche en parenchyme chlorophyllien 16	
c. A l'échelle de la cellule, de l'organite et des molécules : des cellules dont les chloroplastes	
présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs	
3. Le prélèvement de la solution hydrominérale du sol : un processus permis par le système	
racinaire 16	
a. Le sol, revêtement superficiel de la planète	
α. Une interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère	
β. Une pellicule découpée en niveaux, les horizons	
b. La solution du sol, un réservoir de ressources hydriques et minérales pour la plante 17	
 α. Une fraction minérale et une fraction organique qui forment un complexe argilo-humique 	
(CAH) retenant les cations 17	
β. Une composante hydrique plus ou moins disponible 17	 L'absorption et le transfert d'eau jusqu'au xylème, un phénomène d'osmose qui suit un
c. Les zones de prélèvement de la solution hydrominérale : l'assise pilifère du rhizoderme et	t gradient décroissant de potentiels hydriques 32
les mycorhizes 18	a. Le potentiel hydrique, base physique de l'osmose 32
α. Le rhizoderme, tissu de revêtement présentant des poils absorbants	b. Des déplacements passifs d'eau par diffusion simple et diffusion facilitée au travers
i. Un tissu présentant une importante surface d'absorption 18	d'aquaporines 33
ii. Mise en évidence de l'importance du rhizoderme dans l'absorption : expérience	c. Le potentiel osmotique, composante du potentiel hydrique expliquant l'entrée et le transfert
historique de Rosène 18	
 β. Les mycorhizes, associations symbiotiques entre racines de plantes et champignons qu 	
augmentent grandement l'absorption	
i. Une symbiose fréquente et plus ou moins spécifique	
ii. Deux grands types de modalités d'associations : les mycorhizes ectotrophes et les	
mycorhizes endotrophes [utile ?]	
iii. Des organismes qui peuvent souvent vivre à l'état libre quoique 20	
iv. Une mise en place (mycorhization) associée à un dialogue moléculaire 20	the state of the first first free free free free free free free fre
v. Une association caractérisée par des échanges trophiques mutuellement profitables et	
une protection réciproque	
vi. Une association qui augmente grandement le volume de sol où la plante peut effectuel	
des prélèvements (rhizosphère vs. mycorhizosphère)	
4. Les échanges gazeux respiratoires (EGR) et photosynthétiques (EGP) : des échanges ayan	and the control of th
lieu au niveau des stomates ou des lenticelles	
a. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme : des EGR empruntant surtout les	
lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome	
· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	
b. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion intratissulaire	
limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates	
B. Des échanges et une morphologie conditionnés par l'environnement et la disponibilité	
des ressources environnementales 23	3
La possibilité de variations morphologiques au sein d'une espèce en lien avec les contraintes	
du milieu : l'accommodation	
a. L'accommodation, une modulation de l'expression génétique par l'environnement 23	
b. Un exemple d'accommodation en conditions de vent importantes : l'anémomorphose 24	racinaire 37

 b. La décharge du xylème en lien avec la circulation verticale ascendante de la sève b 2. Cas des flux de solutés au niveau phloémien (sève élaborée) 	orute 37 37
 a. La charge du phloème en photoassimilats au niveau des organes-sources : un pro apoplasmique ou symplasmique 	ocessus 37
 α. Un complexe phloémien « fermé » : la charge apoplasmique de saccharose symport saccharose/H⁺ 	par un 37
β. Un complexe phloémien « ouvert » : la charge symplasmique passive de très oligosaccharides (stachyose, raffinose)	_
 b. La décharge symplasmique ou apoplasmique du phloème en photoassimilats au des organes-puits 	
3. Cas des flux d'eau : un couplage osmotique entre les deux circulations, permis proximité	
D. La circulation des sèves : une mise en mouvement qui repose sur des différer	
potentiel hydrique	39
1. La sève brute : une circulation ascendante permise par la transpiration foliaire et la racinaire	poussé 39
a. Mise en évidence des deux moteurs de la circulation	39
 b. La transpiration foliaire, un mécanisme de traction des molécules d'eau sous cohésion qui a lieu en journée lorsque les stomates sont ouverts 	40
 c. La poussée racinaire, phénomène dû à la charge ionique du xylème surtout impo nuit 	ortant la 41
2. La sève élaborée : une circulation multidirectionnelle des organes-sources aux organ couplée à la circulation de sève brute	es-puits 42
a. Une circulation multidirectionnelle des organes-sources vers les organes-puits selon les saisons et permettant les corrélations trophiques entre organes	variant 42
 b. Un courant de masse dû à un gradient de pression hydrostatique mis en place charge du phloème (et entretenu par la décharge) 	e par la 42
c. Une circulation couplée à la circulation de la sève brute	43
3. Une circulation et un équilibre hydrique contrôlés notamment par l'activité stomatique	43
a. L'équilibre hydrique des Angiospermes : une égalité entre entrées (par ab	
racinaire) et sorties (par transpiration) d'eau dans l'organisme	43
b. Des sorties d'eau qui dépendent du degré d'ouverture des stomates	43
 c. Modulation de la turgescence des cellules de garde : rôle des solutés vacuolaires d. Contrôle de l'activité stomatique par le milieu : importance de la lumière e 	
disponibilité en eau (+ type métabolique, température)	44
 e. Mécanismes d'action de l'activité photosynthétique et de la lumière sur l'ouvert stomates 	ure des 45
α. Mise en évidence d'une double action de la lumière et du rôle de la longueur d'onc	
β. Une corrélation entre activité photosynthétique et ouverture des stomates l'accumulation de photoassimilats dans la vacuole	due à 45
 γ. Une détection de la lumière bleue par des photorécepteurs spécifiques qui inc transduction à l'origine de l'entrée d'ions (K⁺ et Cl⁻) 	duit une 45
f. Mécanismes à l'origine de la fermeture stomatique	46
 une baisse de l'activité photosynthétique qui induit une baisse de l'accur vacuolaire de photosynthétats (mécanisme hydroactif) 	mulation 46
β. En cas de stress hydrique : une évaporation d'eau non compensée par	l'arrivée
xylémienne (mécanisme hydropassif)	46
y. En cas de stress hydrique prolongé (ou à l'obscurité): un mécanisme hy	
impliquant l'acide abscissique (ABA) et la sortie d'ions	47
g. Bilan sur l'ouverture des stomates : une autre vision simplifiée et synthétique	47

Annexe. La réduction du nitrate et du diazote en acides aminés d'interconversion [ho programme !]	ors 50
B. La réduction des nitrates par les Angiospermes : une voie permettant l'autotrophie	50 e à
 Localisation des processus en jeu à l'échelle de la plante Mécanismes : implication de diverses enzymes (nitrate réductase, nitrite réductase, (51 51 GS 51
b. Assimilation de l'ammonium en acides aminés par le couple enzymatique GS-GOGAT	51
C. La réduction des nitrates en association avec des Bactéries : l'exemple de la symbio	se 52
Références Plan du chapitre Plan simplifié (trois niveaux de plan)	53 54 54 57
Plan très simplifié (deux niveaux de plan)	58

Plan simplifié (trois niveaux de plan)

des ressources environnementales

	1 2
A. Les implications de la vie fixée dans l'organisation des Angiospermes	2
 Un organisme ancré dans le substrat par un appareil souterrain assurant aussi l prélèvement de la solution du sol : l'appareil racinaire Un organisme dont une partie se trouve en dehors du sol et où se déroule notamment l 	3
	3
 B. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes 1. Un organisme fixé qui échange de la matière et de l'énergie avec son environnement : le 	6 S
2. Un organisme fixé qui interagit avec son environnement et le perçoit : les fonctions d	6 le 7
3. Un organisme fixé qui produit de nouveaux individus et se développe : les fonctions d	•
C. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé	:
and an arrangement and presents	9
 L'eau, constituant majeur des cellules et moteur de la circulation des sèves Les ions minéraux (dont les nitrates, principale substance azotée assimilable), composant 	9
\mathcal{L}	0
	0
	0
B. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein de	е 1
1. La photosynthèse, une réduction du CO ₂ en matière organique au moyen de l'énergi	
	1
 C. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière D. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et d 	3
II. Les Angiospermes, organismes fixes dont les échanges supposent des surface spécialisées et une disponibilité des ressources 1 A. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisée 14	4
 Des surfaces importantes, fines, aux gradients importants et limitant la déshydratation La captation de la lumière : un processus optimisé au niveau du limbe foliaire Le prélèvement de la solution hydrominérale du sol : un processus permis par le systèm 	4 5 e 6
 4. Les échanges gazeux respiratoires (EGR) et photosynthétiques (EGP) : des échanges ayar lieu au niveau des stomates ou des lenticelles 2 B. Des échanges et une morphologie conditionnés par l'environnement et la disponibilit 	2

La possibilité de variations morphologiques au sein d'une espece en lien avec les contrait du milieu : l'accommodation	ntes 23
 Une influence sur la répartition des espèces dans les milieux en lien avec leurs adaptati 	
évolutives : l'exemple des xérophytes	25
IV. Les Angiospermes, organismes fixes traversées par des flux de matière permettant	les
corrélations trophiques entre organes	29
A. Les sèves des Angiospermes, compartiments intracellulaires mobiles qui permettent	
corrélations trophiques entre organes	29
 Nature et composition des sèves Le système circulatoire des Angiospermes : des tissus conducteurs aux cellules tubula 	
qui véhiculent les sèves intracellulairement	30
B. L'absorption racinaire et la formation de la sève brute	32
 L'absorption et le transfert d'eau jusqu'au xylème, un phénomène d'osmose qui suit gradient décroissant de potentiels hydriques 	ur 32
2. L'absorption des ions, un phénomène actif ou passif selon les ions concernés	33
3. L'existence de transporteurs dans les associations mycorhiziennes	36
4. Le transfert radial de l'eau et des ions (= circulation radiale)	36
C. Les flux de matière entre sèves et autres tissus : les processus de charge et décha des tissus conducteurs	ırg∈ 37
Cas des flux de solutés au niveau xylémien (sève brute)	37
Cas des flux de solutés au niveau phloémien (sève élaborée)	37
3. Cas des flux d'eau : un couplage osmotique entre les deux circulations, permis par	leu
proximité	38
D. La circulation des sèves : une mise en mouvement qui repose sur des différences	
potentiel hydrique	39
 La sève brute : une circulation ascendante permise par la transpiration foliaire et la pouracinaire 	39
2. La sève élaborée : une circulation multidirectionnelle des organes-sources aux organes-p	
couplée à la circulation de sève brute	42
3. Une circulation et un équilibre hydrique contrôlés notamment par l'activité stomatique	43
Annexe. La réduction du nitrate et du diazote en acides aminés d'interconversion [h	
programme !] A. Une obtention d'azote par absorption racinaire ou symbiose avec des Bacté	50 rio
permettant l'entrée d'azote dans l'organisme et les écosystèmes	ries 50
B. La réduction des nitrates par les Angiospermes : une voie permettant l'autotrophi	
l'azote	51
1. Localisation des processus en jeu à l'échelle de la plante	51
2. Mécanismes : implication de diverses enzymes (nitrate réductase, nitrite réductase,	
GOGAT) et coopération entre compartiments cellulaires	51
C. La réduction des nitrates en association avec des Bactéries : l'exemple de la symbi	
Fabacées- <i>Rhizobium</i>	52
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	53
Références	54
Plan du chapitre	54
Plan simplifié (trois niveaux de plan)	57
Plan très simplifié (deux niveaux de plan)	58

Plan très simplifié (deux niveaux de plan)

- 1,	1 2
 A. Les implications de la vie fixée dans l'organisation des Angiospermes B. Les implications de la vie fixée dans le fonctionnement des Angiospermes C. Un fonctionnement qui implique un approvisionnement en matière minérale à l'état fixé 	2 6 : 9
B. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière au sein de chloroplastes : la photosynthèse en C3 1 C. La cellule chlorophyllienne, une cellule traversée par des flux de matière 1 D. La synthèse de l'ensemble des molécules organiques à partir des photoassimilats et d	e 1 s 1 3
 A. La réalisation des échanges de matière et d'énergie au niveau de surfaces spécialisée 14 B. Des échanges et une morphologie conditionnés par l'environnement et la disponibilit 	4 es
A. Les sèves des Angiospermes, compartiments intracellulaires mobiles qui permettent le corrélations trophiques entre organes 2 B. L'absorption racinaire et la formation de la sève brute 3 C. Les flux de matière entre sèves et autres tissus : les processus de charge et décharg des tissus conducteurs 3 D. La circulation des sèves : une mise en mouvement qui repose sur des différences des	9 9 9 19 7
A. Une obtention d'azote par absorption racinaire ou symbiose avec des Bactérie permettant l'entrée d'azote dans l'organisme et les écosystèmes 5 B. La réduction des nitrates par les Angiospermes : une voie permettant l'autotrophie l'azote 5 C. La réduction des nitrates en association avec des Bactéries : l'exemple de la symbios	0 s 0 à
Références 5 Plan du chapitre 5 Plan simplifié (trois niveaux de plan) 5	3 4 4 7 8

© 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 septembre 2018 • Dernière actualisation : mars 2020.

Contact : Tanguy_Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/



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