

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche

Centre Universitaire
Abdelhafid Boussouf Mila



المركز الجامعي
عبد الحفيظ بوالصوف ميللة

Institut des sciences et de la technologie
Département des Sciences et de Nature

معهد العلوم و التكنولوجيا
قسم علوم الطبيعة والحياة



<https://www.actionfirst.fr>

COURS DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

DR. TORCHE YACINE

2021/2022

Fiche-contact

- Dr. Y. Torche, Responsable du module
- Matière de Physiologie Végétale / 2eme année Licence, Filière Écologie et environnement.
- Volume horaire semestriel : 13h
- Évaluation : Continue, Examen final
- Pour toute information vous pouvez joindre le responsable de la matière :
 - ✚ Par email : torche.yacine@yahoo.fr
 - ✚ Ou au département SNV les Mardis de 11h00 à 12h00.

Les objectifs

A la fin de ce cours l'apprenant sera capable de :

- a. Faire la différence entre les cellules végétales et d'autres cellules d'êtres vivants.
- b. Les spécificités physiologiques des végétaux.
- c. L'intérêt de la physiologie végétale pour l'amélioration des rendements.

Les prérequis

Pour que l'apprenant soit en mesure de suivre ce cours il doit préalablement avoir des connaissances sur la botanique générale, pour ce faire ont met à votre disposition un pré-test, en cas d'échec vous pouvez consulter le site web pour plus d'amples connaissances.

Liens

Vous pouvez accéder au lien du cours sur la plateforme e-learning de l'université sur le lien :

<http://elearning.centre-univ-mila.dz/course/view.php?id=956>

Table des matières

Chapitre 1 : Introduction Générale

1. Introduction : C'est quoi la physiologie végétale ?	1
1.1 La cellule végétale : une cellule eucaryote particulière	1
1.2 Organisation d'un végétal	6

Chapitre 2 : Nutrition végétale

1. Généralités	10
2. La nutrition hydrique	11
2.1 L'absorption et l'écoulement de l'eau à travers les plantes	12
2.2 Le potentiel hydrique	12
2.3 L'eau du sol	14
2.4 Le mécanisme d'absorption et le transit de l'eau	18
2.5 La transpiration et l'eau des feuilles	23
2.6 Le déficit hydrique et ses effets sur la croissance des plantes	28
2.7 Aspects pratiques de la mesure de l'état hydrique des végétaux	28
3. La nutrition minérale	31
3.1 Le sol, source de nutriments	31
3.2 Notions d'éléments essentiels	34
3.3 Les mécanismes d'absorption	35
3.4 Les besoins quantitatifs de l'analyse des nutriments et des tissus	38
4. La nutrition azotée	42
4.1 L'azote	42
4.2 L'absorption de l'azote	42
4.3 L'assimilation de l'azote	43
4.4 Cycle de l'azote	47
5. La nutrition carbonée	49
5.1 Les pigments photosynthétiques absorbent la lumière qui alimente la photosynthèse	49
5.2 Centres réactionnels et pigments	51
5.3 Les chloroplastes siège de la photosynthèse	51
5.4 Le cycle Calvin-Benson	54
5.5 La photorespiration	56
5.6 Les différents types de photosynthèse : plantes en C3, en C4 et CAM	58

Chapitre 3 : Croissance, différenciation et développement des végétaux.

1. De l'ovule fécondé à la plante mature	63
2. Les angiospermes (plantes à fleurs)	63
2.1 L'embryogénèse	63
2.2 La double fécondation chez les angiospermes	63
2.3 La formation de la graine	64
2.4 La fructification	65
3. Les gymnospermes	67
3.1 Le cône mâle	67
3.2 Le cône femelle	67

3.3 L'embryogénèse et la formation de la graine	67
4. La germination	68
4.1 La dormance	68
4.2 Les conditions de germination	70
5. La croissance	71
5.1 Les méristèmes	72
5.2 La méristèse	72
5.3 L'auxèse	72
5.4 Les hormones de croissances	72
6. La floraison	73
6.1 Processus de la floraison	75
6.2 La fleur dans le cycle de la plante	75
6.3 Annexes (Chapitre 3)	77

Références bibliographiques

Chapitre 1
Introduction générale

1. Introduction : C'est quoi la physiologie végétale ?

Les plantes ont de nombreuses utilisations différentes. Mais comment les plantes poussent-elles à partir des graines et comment se développent-elles ?

C'est là que la physiologie des plantes entre en jeu. La physiologie végétale est l'étude des différentes parties des plantes. Elle comprend de nombreux aspects de la vie des plantes, y compris la nutrition, le mouvement et la croissance ainsi que de nombreux processus fondamentaux tels que la photosynthèse, la respiration et les fonctions hormonales.

1.1 La cellule végétale : une cellule eucaryote particulière

La cellule est l'unité de base des êtres vivants. Il existe deux grands groupes de cellules : les cellules procaryotes qui ne possèdent pas de noyau et les cellules eucaryotes qui en possèdent un (**fig.1**).

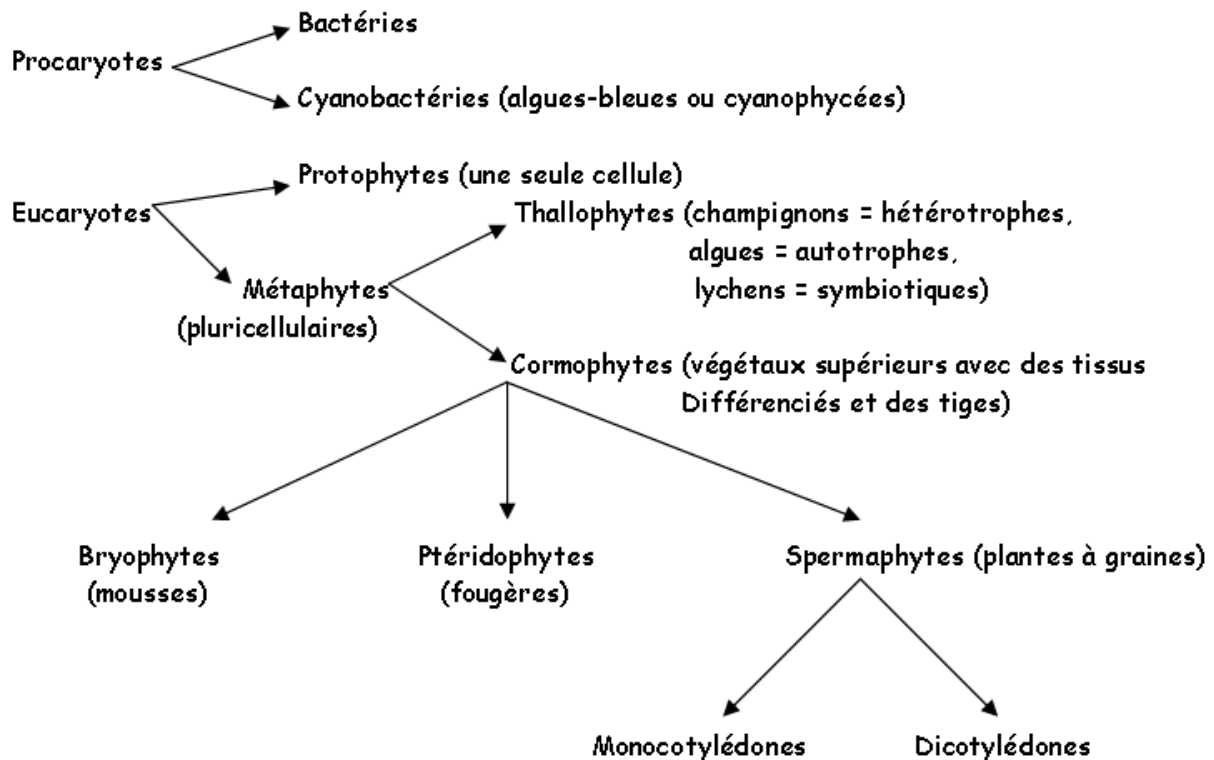


Figure 1 : Classification cellulaire.

La cellule est le siège de nombreux processus biochimiques mettant en jeu un très grand nombre de molécules organiques (jusqu'à 10 000 chez certaines cellules) et d'ions inorganiques qui agissent de façon coordonnée dans des structures cellulaires précises. Les cellules contiennent 90 % d'eau et sur le 10 % de matière sèche restants, il y a pratiquement 40 % de protéines, 14 % de glucides et de lipides. La cellule est

compartimentée (fig.1.2) et ce sont des membranes qui délimitent les différents compartiments.

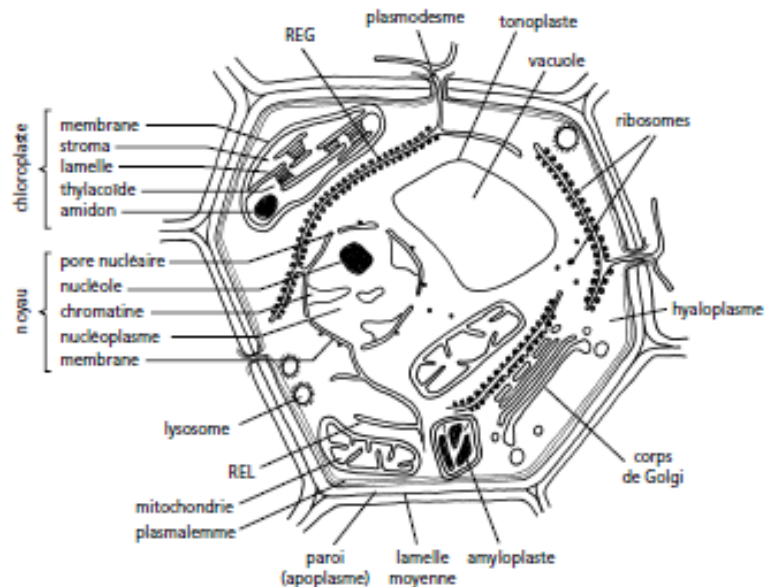


Figure 1.2 : Organisation d'une cellule végétale

Toutes les cellules eucaryotes vont être sensiblement identiques. L'exemple type de cellule végétale est observé dans le parenchyme palissadique des feuilles.

Chez les végétaux supérieurs, une cellule adulte se distingue par la présence :

- ✚ La présence d'une paroi squelettique rigide mais vivante (composée de polysaccharides, de protéines, d'enzymes) qui est un squelette péri-cellulaire impliqué dans de nombreuses fonctions d'échanges (de cellule à cellule ou avec le milieu), de reconnaissance, et de défense.
- ✚ La présence d'une grande vacuole (résultant de la fusion de plusieurs petites) qui est un réservoir d'eau indispensable à la turgescence de la cellule et au port de la plante. C'est aussi un lieu de stockage de composés minéraux ou organiques qu'ils soient des réserves ou des déchets. Cette vacuole permet la détoxification de la cellule par la séquestration de composés toxiques en son intérieur.
- ✚ La présence de plastes (surtout dans les parties aériennes) qui permet la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Ces plastes proviennent de l'évolution de protoplastes
- ✚ Les cellules sont théoriquement toutes totipotentes car elles contiennent la totalité de l'information génétique qui leur permet de se différencier en un nouvel individu. Cette capacité est utilisée dans les cultures in-vitro et dans les biotechnologies. Pour réaliser des cultures de végétaux à partir de cellules isolées, on se sert généralement de protoplastes car ce sont des cellules sans paroi.
- ✚ A la différence des cellules animales, les cellules végétales ne possèdent pas de centrosomes.

1.1.1 La paroi pectocellulosique :

La paroi est l'enveloppe la plus externe de la cellule végétale. Elle est essentiellement composée de polymères glucidiques, cellulose et pectine, de protéines et éventuellement d'autres composés de nature phénolique (lignine et subérine). La paroi est composée de trois parties essentielles : la lamelle moyenne, la paroi primaire et la paroi secondaire.

- A) **La lamelle moyenne** est la partie la plus externe de la paroi et elle est commune à deux cellules contigües. C'est elle qui se forme la première et elle est constituée de matières pectiques.
- B) **La paroi primaire**, de nature pectocellulosique, n'existe seule que dans les cellules juvéniles. Elle est extensible, ce qui permet la croissance cellulaire (élongation),
- C) **La paroi secondaire** apparaît lors de la différenciation de la cellule. Elle est constituée de cellulose et d'hémicellulose et est enrichie en composés phénoliques : lignine (pour renforcer la rigidité), cutine et subérine (pour l'imperméabilité). Cette différenciation s'observe pour les cellules conductrices de sève du xylème (le bois) et pour différents tissus de soutien (sclérenchyme) ou de protection (liège).

1.1.2 Les membranes plasmiques :

Deux membranes sont particulièrement importantes :

La membrane plasmique, appelé aussi plasmalemme, délimite le cytoplasme de la périphérie de la cellule. Ce plasmalemme n'isole pas complètement la cellule car il existe entre les cellules, un continuum symplasmique. Cette continuité du plasmalemme d'une cellule à l'autre s'effectue par l'intermédiaire de ponts cytoplasmiques passant dans les lumières des plasmodesmes.

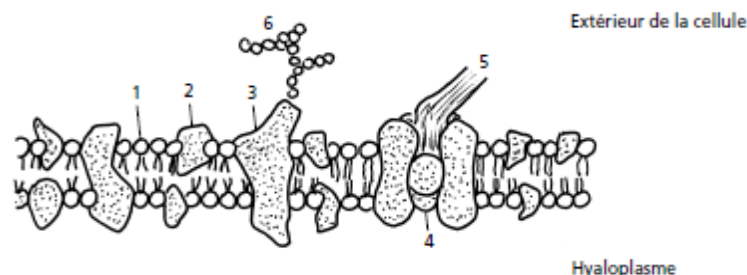


Figure 1.3 - Modèle moléculaire du plasmalemme.

1, pôles des phospholipides ; 2, protéines périphériques ; 3, protéines intégrées ; 4, molécule de cellulose-synthase ; 5, fibre de cellulose ; 6, résidu glucidique.

Le tonoplaste qui isole la vacuole du cytoplasme.

Les constituants les plus importants des membranes sont des lipides et des protéines. D'après le modèle de Singer et Nicholson, les membranes présentent une structure tridimensionnelle plane de protéines et de lipides (fig. 1.3).

Une membrane est formée d'une bicouche de phosphoglycérolipides et de cholestérol, dont les pôles hydrophiles sont orientés vers l'extérieur et où se trouvent des particules protéiques éparses. Certaines sont simplement accolées, d'autres sont littéralement enchâssées.

La composition des membranes en lipides et en protéines leur confère des propriétés quant aux passages des éléments. Diffusion passive simple et transports facilités et actifs s'effectuent au niveau des membranes (fig. 1.4).

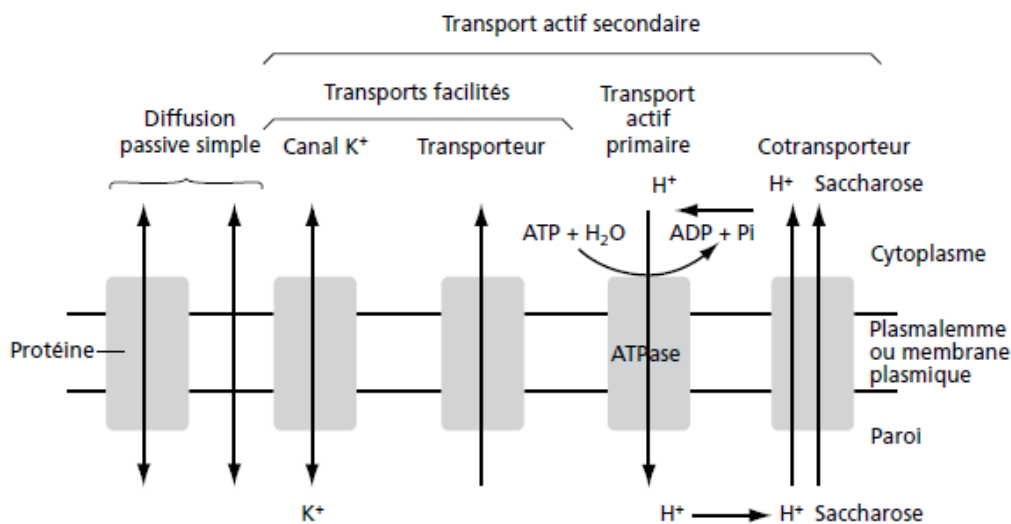


Figure 1.4 - Processus de transports à travers les membranes.

1.1.3 Les Plastes :

On trouve ces organites dans les cellules des plantes et chez quelques Protistes. Ils sont de plusieurs types et ont des fonctions métaboliques particulières. Certains plastes synthétisent de nouvelles molécules, alors que d'autres les emmagasinent. Tous les plastes sont des organites cellulaires ovoïdes ou sphériques de quelques microns de long. Ils sont limités par une double membrane.

Le plaste le plus commun est le chloroplaste qui contient la chlorophylle nécessaire à la photosynthèse. Mais dans la cellule végétale on trouve aussi les amyloplast (ils stockent l'amidon), des chromoplastes (ils accumulent des pigments) ainsi que des proplast qui comme leur nom l'indique sont à l'origine des autres plastes.

1.1.3.1 Les chloroplastes :

Le chloroplaste est limité par une double membrane. L'externe est continue, tandis que l'interne présente parfois des invaginations dans le stroma. En coupe longitudinale on observe d'abord une organisation avec des grana comprenant chacun des disques granaires qu'on appelle aussi saccules, ou thylacoïdes. Ces grana, qui peuvent être constitués de 2 à 100 disques. Le stroma contient aussi des ribosomes ainsi que de l'ADN circulaire.

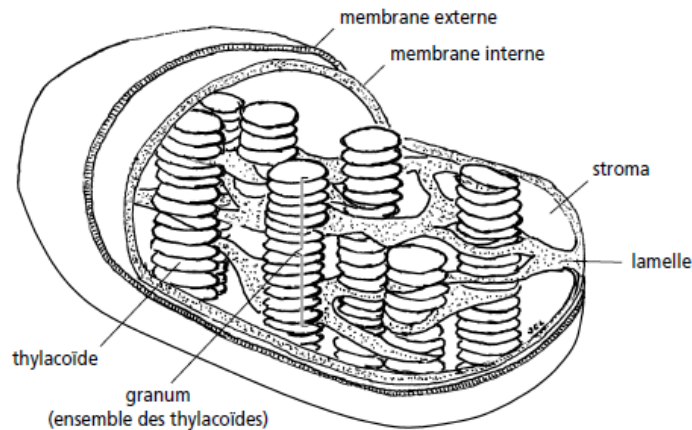


Figure 1.5 : Représentation schématique d'un chloroplaste

La structure des membranes granaires est particulièrement complexe. Ils contiennent les molécules de chlorophylle (A et B). Le principal constituant protéique du stroma est une enzyme, la ribulose-diphosphate-carboxylase (la Rubisco). Dans le stroma sont disposés des globules lipidiques et au centre du chloroplaste des grains d'amidon (amyloplastes) qui assurent un stockage temporaire de sucres. On peut représenter schématiquement cette organisation du chloroplaste (fig. 1.5).

1.1.4 Les vacuoles :

Les cellules végétales différenciées sont caractérisées par de grandes **vacuoles** centrales. Elles occupent généralement plus de 40 % du volume cellulaire total et finissent par repousser tout le contenu cellulaire contre la paroi. Chaque vacuole est entourée d'une membrane vacuolaire, le **tonoplaste**, produite par le cytoplasme et semblable à la membrane plasmique (plasmalemma).

➤ *Constituants des vacuoles*

Chaque vacuole contient un grand nombre de substances en solution s'accumulent de nombreux métabolites : des anthocyanes responsables de la coloration des roses, du sucre dans les cellules de la racine de betterave sucrière, de l'acide malique chez les *Crassulaceae* (comme la joubarbe), des métabolites secondaires dont les alcaloïdes chez les *Solanaceae* (comme le tabac). Cette accumulation correspond

souvent à une détoxification du cytoplasme ; l'excrétion vers le milieu extérieur étant plus souvent impossible.

Elle contient aussi de nombreuses enzymes hydrolytiques, dont les hydrolases, qui décomposent les macromolécules. Les vacuoles assurent un rôle important dans la régulation du métabolisme cellulaire mais c'est leur action dans la turgescence des cellules qui est le plus connue. De par ses substances dissoutes, la solution vacuolaire crée une **pression osmotique** permettant les mouvements d'eau. L'eau entre dans la vacuole rendant la cellule turgescence. Ceci contribue grandement à assurer la tenue de la plante.

➤ *Rôle principale*

Le rôle capital des solutés vacuolaires chez les végétaux résulte avant tout de leurs propriétés osmotiques. Quand dans un système (fig. 1.6) deux compartiments contenant l'un un soluté (**A**) et l'autre, de l'eau pure (**B**) sont séparés par une membrane semi-perméable laissant passer l'eau, mais pas les molécules du soluté, il se produit un transfert d'eau de (B) vers (A), provoquant une augmentation de pression hydrostatique en (A). Elle correspond à l'attraction qu'exerce (A) vis-à-vis de (B). Elle est aussi appelée pression osmotique.

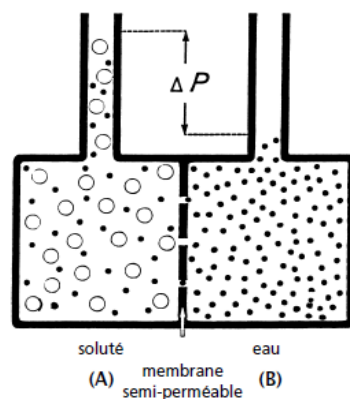


Figure 1.6 : La pression osmotique au travers d'une membrane semi-perméable.

En général, les membranes biologiques ne sont pas rigoureusement semi-perméables. Elles possèdent, pour les solutés, une certaine perméabilité qui diffère selon leur nature. Le saccharose ne passe pas au travers des membranes biologiques, on dit alors qu'il est « réfléchi », l'effet sur la pression osmotique est maximum. Il n'en est pas de même pour tous les solutés qui induisent une pression osmotique moins forte.

1.2 Organisation d'un végétal :

1.2.1 Les tissus et les organes des végétaux :

Les cellules d'un végétal vont se différencier, se spécialiser pour former différents tissus. Le regroupement de ces tissus en vue d'assurer les différentes fonctions donneront naissance aux organes : racines, tiges, feuilles et fleurs.

La formation des organes et des tissus résulte de l'activité des méristèmes et a lieu tout au long de la vie d'une plante. Ceci est une des caractéristiques des organismes végétaux puisque chez les animaux, la formation des organes et des tissus a surtout lieu durant l'embryogenèse.

Chez les végétaux supérieurs, les cellules sont groupées en tissu. Un tissu végétal est constitué d'un groupe de cellules semblables ayant même aspect et qui sont plus au moins différenciées selon la fonction spécialisée qu'elles effectuent dans la plante. On distingue les tissus suivants :

- Les parenchymes (tissu de remplissage),
- Les tissus protecteurs,
- Les tissus conducteurs,
- Les tissus de soutien.

Les tissus végétaux adultes proviennent des tissus indifférenciés appelés « méristèmes ». Les transformations morphologiques et physiologiques des cellules méristématiques (embryonnaires) en tissu adulte constituent le processus de différenciation cellulaire.

Les organes des plantes ne sont véritablement différenciés que chez les plantes à graines. Ce sont les feuilles, les tiges et les racines. Les fleurs sont les organes reproducteurs des plantes supérieures angiospermes et les cônes chez les gymnospermes.

Les organes végétaux sont constitués de différents types de tissus : le phloème et le xylème (tissus conducteurs) pour les tiges et les racines, les parenchymes palissadiques et lacuneux pour les feuilles (tissus de remplissage), etc.

1.2.2 La plante dans son milieu :

- ✚ Les plantes ont une vie fixée, elles ont développé au cours de l'évolution fleurs et fruits pour les angiospermes et cônes pour les gymnospermes (contenant les graines) pour assurer leur reproduction et surtout la dissémination (dispersion) des graines, pérennisant ainsi leur espèce et la colonisation des milieux.
- ✚ La plupart de ces plantes sont terrestres ; elles ont privilégié, au cours de l'évolution, le développement d'un système racinaire (souterrain ou aérien) et d'un système caulinaire (aérien) qui comprend tiges, feuilles et fleurs. Ces deux systèmes sont interdépendants grâce aux tissus conducteurs qui les traversent.
- ✚ Du point de vue radiatif (lumière solaire), les plantes seront soumises à des variations cycliques dans le temps : alternance jour/nuit, succession des saisons, etc.

- ✚ Le milieu aérien se définit par sa nature gazeuse et sa composition chimique varie peu au cours du temps.
- ✚ Le sol est un milieu a priori plus complexe où les substrats (cations, eau) prélevés en un point ne seront pas forcément renouvelés.
- ✚ Les processus de croissance et de différenciation sont sous le contrôle de divers facteurs tant externes (lumière, gravité, etc.) qu'internes (hormones végétales), et dont l'action est d'ailleurs souvent corrélée.
- ✚ La lumière, tout particulièrement, joue un rôle considérable dans la vie d'un végétal. L'alternance régulière des jours et des nuits et ses variations au cours des saisons, qui constitue la photopériode, déclenche chez les végétaux (ainsi que chez certains animaux comme les insectes) des réactions dont l'ensemble constitue le photopériodisme. Ce phénomène est impliqué, entre autres, dans le déclenchement de la floraison.
- ✚ Tous les végétaux ne réagissent cependant pas de la même façon à la lumière. À côté de végétaux indifférents à la longueur du jour, comme la tomate et le maïs, il en existe qui ne fleurissent que lorsque la durée du jour est longue et supérieure à une certaine valeur, la période critique. Ce sont des espèces qui, comme le blé ou l'iris, fleurissent au printemps. Certains ne fleurissent qu'en jours courts, donc en automne, comme le chrysanthème. Mais d'autres facteurs externes, telle la température, sont également impliqués dans le déclenchement de la floraison.

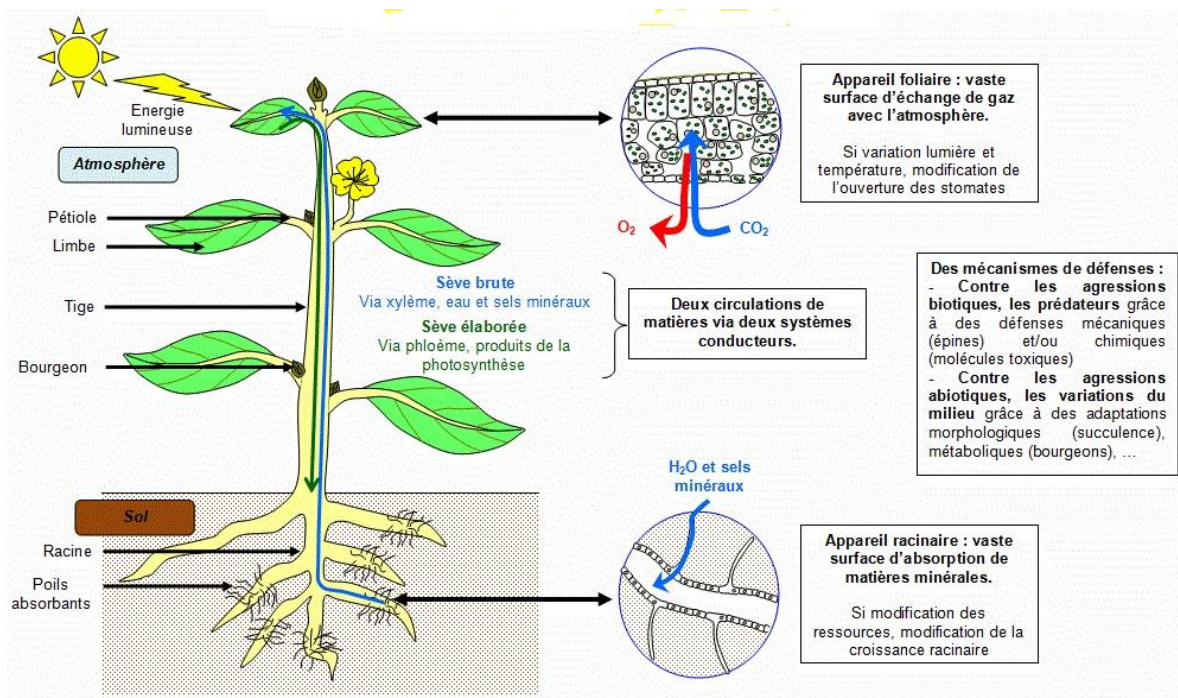


Figure 1.7 : Organisation des plantes à fleurs et vie fixée.

Chapitre 2 :
Nutrition Végétale

1. Généralités :

La nutrition végétale est l'ensemble des processus qui permettent aux végétaux d'absorber dans le milieu et d'assimiler les éléments nutritifs nécessaires à leurs différentes fonctions physiologiques : croissance, développement, reproduction... De plus c'est l'étude des éléments chimiques et des composés nécessaires à la croissance des plantes, à leur métabolisme et à leur apport externe. Ces éléments chimiques diffèrent de leur rôle et/ou importance :

- a) en leurs absence, la plante est incapable de terminer un cycle de vie normal.
- b) ou que l'élément fait partie d'un constituant végétal essentiel ou d'un métabolite.

Ceci est conforme à la loi du minimum de Justus von Liebig. Les éléments nutritifs essentiels aux plantes comprennent le carbone, l'oxygène et l'hydrogène, qui sont absorbés par l'air, et d'autres éléments nutritifs sont souvent obtenus à partir du sol (à l'exception de certaines plantes parasites ou carnivores).

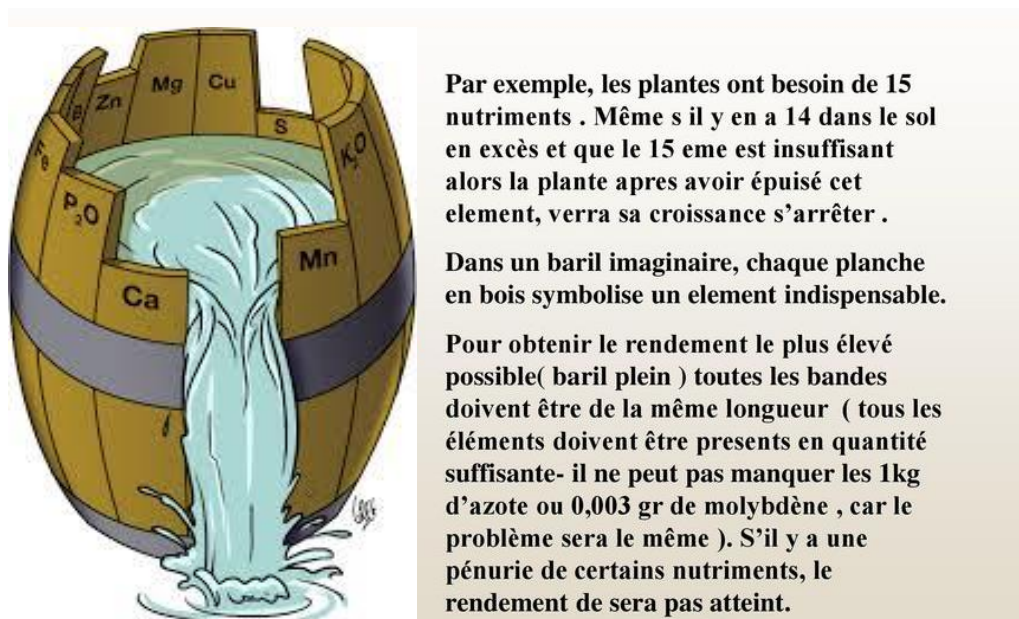


Figure 2.1 : Loi du minimum – « Baril Liebig »

Il existe dix-sept nutriments les plus importants pour les plantes. Les plantes doivent obtenir les nutriments minéraux depuis leur milieu de croissance :

- Les macro-nutriments : azote (N), phosphore (P), potassium (K), calcium (Ca), soufre (S), magnésium (Mg), carbone (C), oxygène (O), hydrogène (H).
- Les micro-nutriments : (ou oligo-éléments): fer (Fe), bore (B), chlore (Cl), manganèse (Mn), zinc (Zn), cuivre (Cu), molybdène (Mo), nickel (Ni)

Ces éléments restent dans le sol, de sorte que les plantes les consomment sous forme d'ions. Les macronutriments sont consommés en plus grande quantité ;

L'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le carbone contribuent à plus de 95% de la biomasse totale d'une plante sur la base du poids de la matière sèche. Les micronutriments sont présents dans les tissus végétaux en quantités infimes mesurées en partie par million (1 ppm = 1 mg/kg), comprises entre 0,1 et 200 ppm, soit moins de 0,02% en poids sec.

La plupart des conditions du sol permettent un cycle de vie complet, sans apport d'éléments nutritifs sous forme d'engrais. Cependant, si le sol est cultivé, il est nécessaire de modifier artificiellement sa fertilité en ajoutant de l'engrais pour favoriser une croissance vigoureuse et augmenter ou maintenir le rendement. En effet, avec une quantité suffisante d'eau et de lumière, une carence en éléments nutritifs peut limiter la croissance et le rendement des cultures.

2. La nutrition hydrique :

Bien que l'eau soit abondante sur Terre - couvrant 71% de la surface totale - sa distribution n'est pas uniforme et peut facilement entraîner des restrictions de disponibilité pour la production végétale. À l'échelle globale, ces restrictions s'observent facilement sous les climats secs et peuvent apparaître dans d'autres régions qui ne connaissent pas actuellement de sécheresse, comme prévu par les futurs changements climatiques.

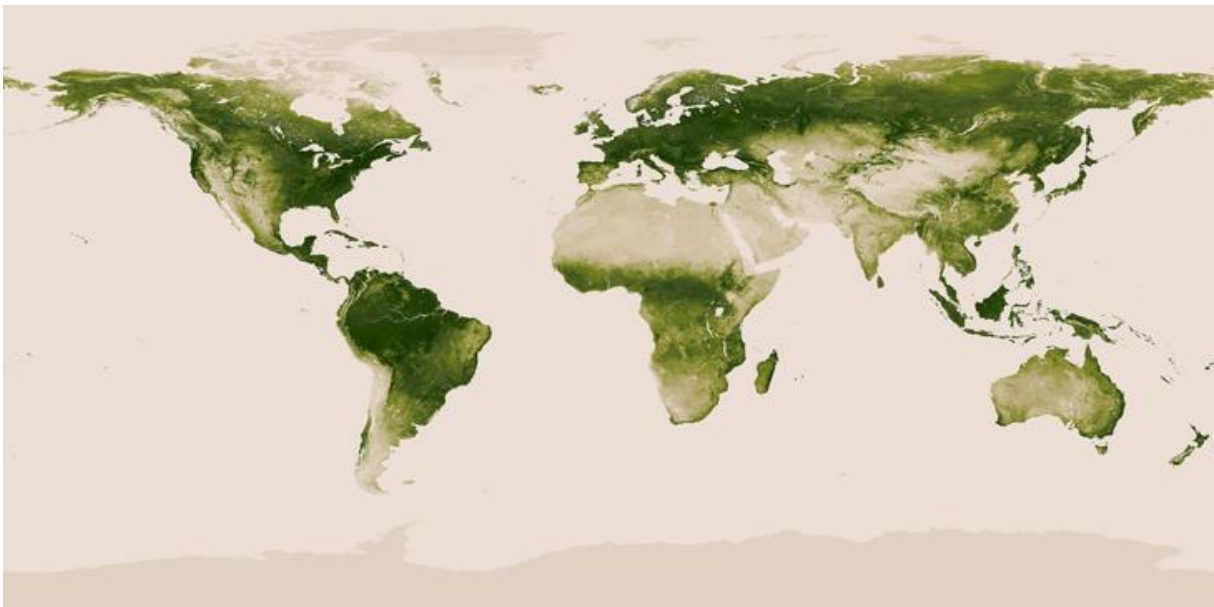


Figure 2.2 : carte satellite de la NASA et de la NOAA montrant toute la végétation du monde.

L'influence de la restriction hydrique sur les pertes de production et de répartition de la végétation sur la surface terrestre sont nettement plus grandes que toutes les autres pertes combinées qui sont causés par des facteurs biotiques et abiotiques. Cet effet saisissant de l'eau sur les plantes émerge de son importance physiologique, facteur essentiel pour la réussite de la croissance, impliquant la

photosynthèse et plusieurs autres processus biochimiques tels que la synthèse de composés énergétiques et de nouveaux tissus. Par conséquent, afin de caractériser la croissance et le comportement productif des espèces végétales, il est essentiel de comprendre les relations entre l'eau et les plantes, ainsi que les conséquences d'un approvisionnement en eau insuffisant.

2.1 L'absorption et l'écoulement de l'eau à travers les plantes :

Indépendamment de l'espèce, les plantes ont besoin d'un volume d'eau du sol qui suffit à leurs nécessités métaboliques. À travers le processus de **transpiration**, les plantes transmettent dans l'atmosphère la majorité de l'eau absorbée par le sol (environ 90%). De cette perspective, il est à noter que les besoins en eau de la plante sont définis principalement par la demande de l'atmosphère évapotranspirative, qui est un processus essentiellement passif.

La transpiration est le processus de perte de vapeur d'eau par les feuilles, elle est causée par le gradient de pression de la vapeur entre les tissus des feuilles saturés en eau d'un côté et l'air, l'atmosphère "sèche" d'un autre côté. Les variations de ce gradient de pression de la vapeur vont définir la demande évaporative de l'environnement où se trouve la plante, il est à noter que le débit d'eau à travers la plante dépend de l'énergie formée par le gradient de la teneur en eau qui s'établit entre le sol et l'atmosphère.

Les plantes, peuvent et doivent moduler ce gradient afin de survivre aux grandes variations de la disponibilité de l'eau entre types de sols, conditions météorologiques et alternance des saisons.

2.2 Le potentiel hydrique :

En physiologie végétale *le potentiel hydrique (Ψ_w)* permet donc de déterminer le sens des échanges hydriques entre :

- 1) différentes parties de la plante (organes, cellules...).
- 2) le sol et la plante.
- 3) la plante et l'atmosphère.

En effet l'eau circule toujours des potentiels hydriques (Ψ_w) les plus élevés vers les potentiels hydriques (Ψ_w) les plus bas (convention de signes).

La teneur en eau (dans le sol, les plantes et l'atmosphère) est généralement décrite comme un potentiel hydrique (Ψ_w). Ceci est basé sur la relation entre la teneur en eau dans la partie d'un système et l'eau pure à la même température et à la même pression atmosphérique, mesurée en unités de pression (mégapascal-MPa ou bars-Bar).

Par définition, le potentiel d'eau pure libre à la pression atmosphérique à une température de 25°C correspond à 0 (zéro) MPa. Le contraste dans le potentiel hydrique entre deux points détermine invariablement la direction du transport de l'eau dans un système. Plus précisément, le potentiel en eau représente toute la pression de l'eau dans un système et c'est la somme du **potentiel osmotique ($\Psi\pi$)**, du **potentiel matriciel (Ψm)**, du **potentiel hydrostatique, la pression** ou **le potentiel de turgescence ($\Psi\rho$)** et **le potentiel gravitationnel (Ψg)**.

Le potentiel osmotique ($\Psi\pi$) est le potentiel chimique de l'eau dans une solution en raison de la présence de substances dissoutes (solutés). Celui-ci est toujours négatif car l'eau se déplace d'un point avec une concentration inférieure en solutés (par exemple, de l'eau pure) à un point avec une concentration plus élevée. Ainsi, la concentration plus élevée des solutés en un point donné du système rend le potentiel osmotique à cet endroit plus négatif.

Le potentiel de l'eau peut également être influencé par une surface chargée (principalement par les composants du sol et les parois des cellules) qui composent l'influence du **potentiel de la matrice (Ψm)**. Dans le sol, cette influence de la matrice est si grande que le potentiel en eau est supposé négligeable et donc équivalent au potentiel matriciel.

En ce qui concerne **le potentiel de pression hydrostatique ($\Psi\rho$)**, on note que cette composante du potentiel hydrique peut être positive ou négative et elle fait référence à la pression physique que l'eau exerce sur un système donné. Par exemple, si nous observons une cellule turgescence d'un cortex radulaire ou d'un mésophylle foliaire, la pression hydrostatique est positive. Cependant, dans un vaisseau du xylème soumis à une condition stressante - dans une plante transpirante - cette composante de la pression hydrostatique est négative.

Enfin, il faut souligner que **le potentiel gravitationnel (Ψg)** - ignoré dans la plupart des cas - est très important dans les études sur le potentiel hydrique des espèces d'arbres, où la hauteur des plantes exerce une grande influence sur le débit d'eau. Étant donné que cette composante gravitationnelle fluctue à un taux de 0,1 MPa pour chaque 10 mètres de déplacement vertical, il est suggéré de le considérer si la hauteur de la plante est de 10 m ou plus.

2.2.1 Les composantes :

Le potentiel hydrique (Ψ_w) des plantes représente l'énergie résultante des forces osmotiques, de turgescence, capillaires...

$$\text{Formule : } \Psi = P + \pi + m + g$$

- **P (Ψ_p) le potentiel hydrostatique**, (pression de turgescence). P est égal à 0 à la pression atmosphérique. P est dû à la présence de la paroi (cellules végétales) et à la pression du contenu intracellulaire (donc P supérieur à la pression atmosphérique). Le potentiel hydrostatique a une valeur comprise généralement entre 3 et 8 bars.
- **π (Ψ_π) le potentiel osmotique**, π est égal à 0 dans l'eau pure, il sera toujours de valeur négative dans les cellules végétales. π traduit la présence de substances dissoutes. On peut définir la pression osmotique comme étant égale à la valeur absolue du potentiel osmotique que divise le volume du compartiment (le potentiel est une grandeur énergétique qui s'exprime en joules. Il est alors possible de mesurer (avec un osmomètre) la concentration des solutés dans une cellule. Si elle augmente, la pression osmotique va augmenter et le potentiel osmotique diminuer.
- **m (Ψ_m) le potentiel matriciel**, ce potentiel correspond aux forces de rétention exercées par la matrice (forces d'imbibition et de capillarité). τ est inférieur à 0.
- **g (Ψ_g) le potentiel gravitationnel**, ρ est ≥ 0 si la hauteur de la plante dépasse les 10 mètres (arbres).

Exemples de valeurs du potentiel hydrique :

- ✚ 7 bars : bulbes d'oignons, racines de carottes, feuilles d'épinard.
- ✚ 30 bars : mésophytes (plantes nécessitant un biotope modérément humide).
- ✚ 50 à 100 bars : cactées, crassulacées (peu de pertes d'eau en milieu aride).

2.3 L'eau du sol :

Le potentiel hydrique du sol affecte le réservoir d'eau et sa disponibilité pour les plantes, ce qui a un impact important sur la croissance et la production des plantes. En outre, la teneur en eau du sol exerce une grande influence sur certaines propriétés physiques et chimiques du sol, telle que la teneur en oxygène, qui interfère avec la respiration des racines, l'activité microbienne et l'état chimique du sol.

Le potentiel en eau dépend directement des caractéristiques physiques du sol et varie avec le temps et l'espace, selon le bilan hydrique du sol. Cet équilibre est déterminé par l'apport (pluie, irrigation) et le rendement du sol (drainage, évaporation et absorption racinaire).

Il convient de noter que la quantité de pluie qui affecte le réservoir d'eau du sol n'est que les précipitations effectives. Il s'agit de la quantité de précipitations qui est effectivement ajoutée et stockée dans le sol. Par exemple, pendant les périodes plus sèches, moins de 5 mm de pluie par jour ne seraient pas considérés comme efficaces, car cette quantité de précipitations s'évaporerait probablement de la surface avant de s'infiltrer dans le sol.

- *Il est important de souligner que l'eau du sol interagit avec la matrice et les solutés, et elle est sous pression ou sous tension, ce qui entraîne divers états énergétiques par rapport à l'eau libre. En ce qui concerne l'aspect physiologique, il est important de souligner que la teneur en eau du sol est associée à trois termes : la capacité du champ, le point de flétrissement permanent, et la teneur en eau disponible.*

2.3.1 La capacité du champ :

C'est la teneur maximale en eau qu'un sol donné peut retenir par capillarité, après saturation et drainage par gravité, et elle est conventionnellement estimée comme la teneur en eau lorsque le potentiel matriciel est de $-0,03 \text{ MPa}$ ($-0,3 \text{ Bar}$).

Malgré la grande applicabilité de ce terme à la gestion de l'irrigation, la capacité du champ a été reconnue comme un terme animé en raison des progrès théoriques et des techniques d'irrigation précises. C'est parce que l'eau capillaire du sol diminue constamment (même lentement, à cause de l'évaporation du sol) et ne se stabilise jamais (fig 2.3, a), le potentiel hydrique du sol diminue alors que celui de la matrice augmente.

Dans les sols de texture moyenne et fine (par exemple, **les sols riches en argile et en matière organique**), qui maintiennent un taux de drainage important sur une longue période. Il n'y a donc pas de valeur réelle et unique pour caractériser avec précision la capacité du champ d'un sol donné. De plus, le drainage continu peut induire une surestimation de la consommation d'eau. Malgré ces incertitudes, le terme capacité de champ est encore utile pour **une compréhension qualitative** - plutôt que quantitative - du comportement de l'eau d'un sol particulier, fournissant une estimation de la limite maximale de l'accumulation d'eau.

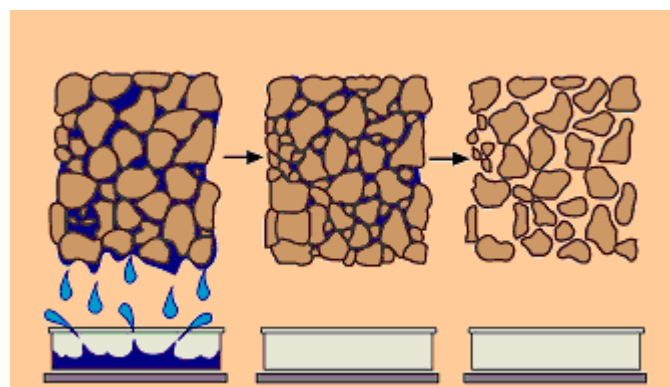


Figure 2.3 : État de l'eau dans le sol.

a) Saturation

Tous les pores sont pleins. Eau gravitationnelle perdue.

b) Capacité du champ

Eau disponible pour la croissance végétale.

c) Point de flétrissement permanent

En général, les sols argileux ou ceux à plus forte teneur en matière organique (supérieure à 5% de matière organique) présentent une plus grande capacité de rétention d'eau du sol (capacité moyenne de 35 à 40% en volume). En revanche, les sols sablonneux ont une capacité de rétention d'eau plus faible et la capacité du champ varie généralement de 10 à 15 % du volume.

Il est important de noter que la capacité du champ ne peut être considérée comme une limite maximale de l'eau disponible pour les plantes, car les plantes utilisent également de l'eau libre qui est en contact avec les racines au moment du drainage du sol.

2.3.2 Le point de flétrissement :

Le point de flétrissement est un autre paramètre important dans la dynamique de l'eau du sol, car il affecte considérablement la physiologie des plantes. Ce terme est aussi connu sous le nom de point de flétrissement permanent et peut être défini comme la quantité d'eau par unité de poids (ou volume) de sol qui est si étroitement retenue par la matrice du sol que les racines sont incapables d'absorber, ce qui cause le flétrissement de la plante (fig 2.3 c).

En d'autres termes, elle correspond au potentiel hydrique du sol sous lequel les plantes ne peuvent maintenir la pression de la turgescence, même si une série de mécanismes de défense ont été déclenchés (ex. augmentation de la synthèse de l'ABA, fermeture stomatique, ajustement osmotique, chute des feuilles, etc.)

De même avec la capacité du champ, la valeur de la teneur en eau d'un sol au point de flétrissement permanent n'est pas une valeur unique et précise bien qu'elle soit conventionnellement mesurée à -1,5 MPa (-15 Bar). Le point de flétrissement permanent est influencé par les caractéristiques physiques et chimiques du sol, mais aussi par les espèces végétales considérées. Cela s'explique par le fait que les différentes espèces végétales diffèrent dans leur capacité à faire face à une faible teneur en eau du sol en raison des différences dans l'anatomie et la profondeur des racines, la capacité d'ajustement osmotique et autres mécanismes de défense contre la sécheresse.

Par convention, le point de flétrissement est estimé comme la teneur en eau lorsque le potentiel matriciel du sol est de -1,5 MPa (-15 bar). Néanmoins, certaines espèces de plantes peuvent absorber l'eau du sol à un potentiel beaucoup plus faible que cette limite. Par exemple, *les oliviers* peuvent établir un gradient de potentiel hydrique entre le sol sec (-3 MPa) et les feuilles (-7 MPa). De même, *Larrea divaricata* peut absorber de l'eau à un potentiel hydrique du sol de -6,0 MPa. Une autre espèce du même genre de plante du désert (*Larrea tridentata*) peut survivre avec un

potentiel hydrique du sol allant jusqu'à -11,5 MPa, maintenant l'activité photosynthétique des feuilles entre -5 et -8 MPa.

Ces exemples servent à expliquer que le point de flétrissement permanent ne dépend pas exclusivement du sol mais aussi des espèces végétales. Au point de flétrissement permanent, le potentiel hydrique du sol tend à être inférieur ou égal au potentiel osmotique de l'écosystème qui est extrêmement faible dans les plantes adaptées aux milieux secs.

2.3.3 La teneur en eau disponible :

L'utilisation systématique d'une valeur fixe pour estimer la capacité du champ et le point de flétrissement permanent peut générer de fausses interprétations. Cependant, cette référence à la teneur en eau du sol est essentielle pour le calcul de la teneur en eau disponible pour les plantes.

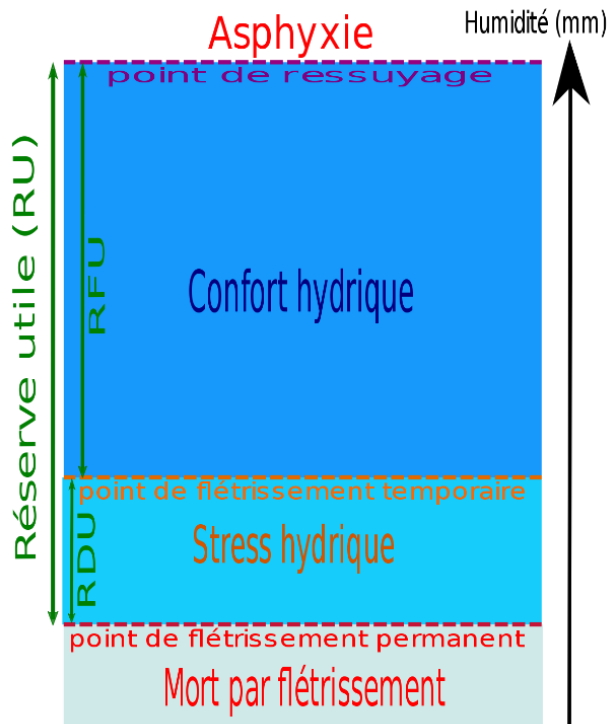


Figure 2.4 : La réserve utile en eau d'un sol (RU) est la quantité d'eau que le sol peut absorber et restituer à la plante. La RU est autrement dit la différence entre l'humidité à la capacité au champ et l'humidité au point de flétrissement permanent.

La RU est composée de RFU (Réserve Facilement Utilisable ou confort hydrique) et de RDU (Réserve Difficilement Utilisable ou réserve de survie) qui engendre du stress hydrique. Elle varie selon les types de sol de 1/3 (en sol sableux) à 2/3 (en sol argileux) de la capacité de rétention

➤ Explications

- ↪ La teneur en eau disponible est calculée en tenant compte du volume du sol exploré par les racines et du % de teneur en eau déterminé comme étant la différence entre le CC et le PF.
- ↪ En raison de cet intervalle de disponibilité de l'eau, on peut supposer que l'eau pourrait être absorbée par les racines avec la même facilité dans l'intervalle entre CC et PF.
- ↪ Pour certaines plantes, cela peut être vrai, étant donné que l'énergie nécessaire pour extraire l'eau du sol est faible par rapport à l'énergie nécessaire pour transporter l'eau du système racinaire dans l'atmosphère.

- ↪ Cependant, avec la réduction du potentiel hydrique du sol, il y a aussi une réduction de sa conductivité hydraulique (c-à-d. que l'eau se déplace lentement dans le sol), ce qui limite la capacité d'absorption de l'eau des racines.
- ↪ Dans cette scène - et pour la majorité des cultures - les rendements sont réduits si la teneur en eau du sol approche le point de flétrissement (fig 2.4).
- ↪ Ainsi, la teneur en eau disponible doit être considérée comme une valeur relative et, pour un même potentiel hydrique du sol, elle peut avoir des proportions d'accessibilité différentes, en fonction de l'état d'avancement du projet la capacité de chaque espèce d'exploiter ou de capturer l'eau disponible.

2.4 Le mécanisme d'absorption et le transit de l'eau :

➤ Principe

Le débit d'eau d'une plante est principalement contrôlé par le taux de transpiration. Dans ce système d'écoulement, il est en effet essentiel qu'il n'y ait aucune limite à l'absorption d'eau par le système racinaire. Comme les racines absorbent l'eau, il y a une réduction du potentiel hydrique dans le sol qui est en contact avec les racines (rhizosphère). Ce processus établit un gradient de potentiel hydrique entre la rhizosphère et une région voisine du sol qui présente un potentiel hydrique plus élevé et qui coordonne le mouvement de l'eau vers les racines d'une plante transpirante (figure 2.5). L'eau s'écoule du sol à la racine à un débit qui dépend du gradient potentiel de l'eau entre le sol et la plante qui est affecté par les besoins en eau de la plante, la conductivité hydraulique du sol, le type de sol et la teneur en eau du sol. Les sols sablonneux ont une conductivité plus élevée en raison d'une plus grande porosité, mais ils retiennent aussi moins d'eau par rapport aux sols argileux ou des sols riches en matière organique.

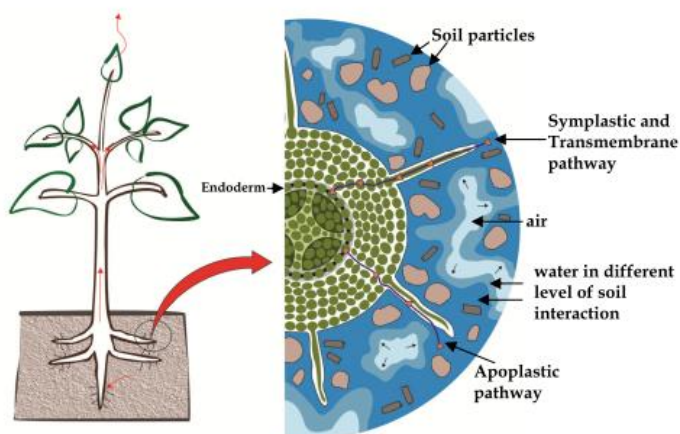


Figure 2.5 : Détail de la rhizosphère. Notez l'eau adsorbée dans les particules du sol. Lorsque l'eau est absorbée par les racines, les espaces ouverts remplis d'air augmentent (petites flèches). Pendant l'absorption, l'eau peut s'écouler par les voies symplasmiques, apoplasmiques et transmembranaires vers les cellules endodermiques, où se trouve le cadre de **Casparay** (représentée par des points noirs entre les cellules endodermiques).

L'absorption d'eau par les racines est liée à sa surface directement en contact avec le sol. Ainsi, des racines plus longues et plus jeunes (moins subérisées) avec plus de poils racinaires sont essentielles pour augmenter la surface de contact et améliorer

la capacité d'absorption d'eau du sol (**Fig. 2.5**). De plus, la distribution et la proportion des racines est très importante pour répondre à la demande en eau d'une plante on parle alors de rapport (racine : pousse).

2.4.1 Mode d'absorption :

Lorsque l'eau atteint les racines, le processus d'absorption dépend directement du gradient de potentiel de l'eau entre la rhizosphère et le xylème racinaire. Il y a deux façons d'établir ce gradient, caractérisé par deux processus d'absorption : 1) l'absorption osmotique, fréquente chez les plantes à faible activité de transpiration ; et 2) l'absorption passive, qui domine chez les plantes à forte activité de transpiration.

L'absorption osmotique se produit chez les plantes sous des conditions de chaleur et de disponibilité d'eau non limitative dans le sol, mais avec une capacité de transpiration limitée (par exemple, sans feuilles ou avec un déficit limité de pression de vapeur). Dans ces cas, il y a accumulation de solutés dans les vaisseaux du xylème (par exemple, le saccharose par dégradation des réserves d'amidon dans les racines), réduit le potentiel en eau du xylème par rapport au potentiel en eau du sol. Cette condition entraîne une absorption d'eau et une augmentation de la pression des racines (la poussée racinaire), qui est elle-même responsable de **la guttation**, c'est-à-dire de la sortie d'eau des feuilles à travers des pores situés au bord des feuilles (hydathodes) (Fig. 2.6). De plus, l'augmentation de la pression racinaire favorise également l'exsudation de l'eau dans les lésions des branches, facilement observables chez certaines espèces (exsudation sur les branches des plants de raisin et de kiwi après taille au début du printemps par exemple).



Figure 2.6 : La guttation d'un fraisier.

En *absorption passive* et avec un taux de transpiration croissant, la tension dans les vaisseaux du xylème augmente, indiquant une prédominance de l'influence du potentiel de pression sur le potentiel osmotique par l'établissement du gradient de potentiel hydrique entre le xylème racinaire et la rhizosphère. Dans ces conditions, les racines deviennent un organe d'absorption passive, où l'eau est aspirée dans un flux

massique favorisé par l'activité de transpiration des parties aériennes de la plante. Une vigne, par exemple, qui, au cours de son cycle annuel de croissance et de production, transpire entre 650 et 900 mm d'eau, en relation avec le milieu où la vigne croît, et ce volume correspond à environ 85 % des émissions de toute l'eau absorbée.

2.4.2 Mécanismes d'absorption :

L'apport d'eau dans les racines peut suivre trois voies dans le tissu racinaire par rapport à la voie de l'épiderme à l'endoderme de la racine, appelée transport radial de l'eau (Fig. 2.5) :

- + **Apoplastique**, où l'eau se déplace à travers les espaces intercellulaires et ne traverse aucune membrane, occupant exclusivement le réseau continu des parois cellulaires ;
- + **Symplastique**, où l'eau se déplace exclusivement d'une cellule à l'autre par des connexions plasmodésmiques ;
- + **Transmembranaire**, qui correspond à un chemin mixte entre les deux premières, où l'eau passe dans une direction par le tissu racinaire, entrant (symplastique) et sortant (apoplastique) cellules.

L'importance relative de ces voies d'exposition fait encore l'objet de nombreuses discussions, mais certaines données semblent indiquer que les plantes à faible activité de transpiration sont surtout témoins d'un **transport symplastique**, tandis que celles à forte activité de transpiration sont témoins d'une plus grande proportion de **transport apoplastique**.

Un autre détail important en relation avec ces différentes voies n'est pertinent que dans les couches externes du tissu racinaire, car dans l'endoderme, l'écoulement apoplastique de l'eau est limité par la bande de Caspary (**Fig. 2.5**). Dans cette barrière hydrophobe, les parois cellulaires endodermiques radiales et transversales sont imprégnées de lignine, de subérine, de protéines de paroi structurale et de cire. Notez que chez de nombreuses plantes, cette barrière se produit également dans les cellules épidermiques, formant une barrière hydrophobe à double couche dans les racines.

2.4.2.1 Les aquaporines :

En ce qui concerne le contrôle de l'absorption de l'eau dans les racines, les plantes présentent également une famille de protéines porteuses d'eau membranaire (protéines canalaire de l'eau), appelées aquaporines (**fig 2.7**). Ces protéines jouent un rôle essentiel dans l'absorption de l'eau, en réduisant la résistance à l'écoulement de l'eau le long du trajet transcellulaire. Le nombre de ces protéines disponibles pour la surface radiculaire est variable tout au long de la journée, étant plus élevé pendant la

photopériode en raison de l'augmentation des exigences en eau de la phototranspiration.

Les aquaporines sont contrôlées par de nombreux facteurs endogènes et exogènes des racines, tels que les pathogènes, la phosphorylation, le pH, le gradient de soluté, la température et tous les facteurs environnementaux qui interfèrent dans la conductivité hydraulique le long de l'écoulement d'eau à travers la plante.

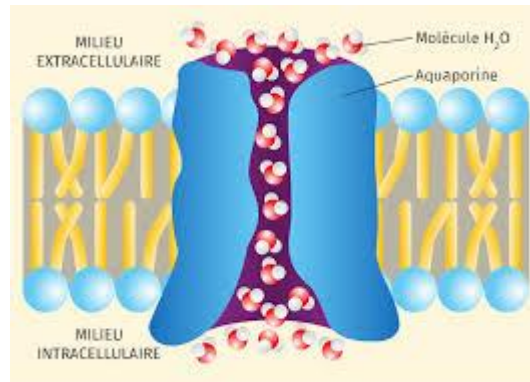


Figure 2.7 : Structure d'une aquaporine.

2.4.3 Ascension de l'eau à travers la plante : Système vasculaire

L'alimentation en eau à travers les cellules par diffusion (différence de gradient chimique) n'est pas en mesure à elle seule de maintenir l'hydratation d'une plante. Le besoin d'un système vasculaire est plus évident lorsqu'on observe la dynamique hydraulique d'un arbre lors d'une journée chaude, ce qui nécessite un grand débit d'eau (par exemple, 200 à 400 litres par jour) pour s'adapter à une surface transpirante qui est située le long de positions élevées, chez certaines espèces elle est supérieure à 100 mètres (ex. *Sequoiadendron gigantea*).

2.4.3.1 Mécanisme : théorie de la "tension-cohésion"

L'eau s'écoule de la racine aux feuilles à travers le xylème. Le mécanisme général pour expliquer ce mouvement ascendant de l'eau est la **théorie de la tension de cohésion**, qui a été proposée à la fin du XIXe siècle.

Fondamentalement, cette théorie soutient que l'eau évaporée dans les feuilles établit une résistance à la traction dans le xylème, où les liaisons hydrogène assurent une attraction intermoléculaire continue (cohésion) entre les molécules d'eau de la feuille à la racine. Ainsi, la colonne d'eau dans la lumière du xylème est expulsée d'une région ayant un potentiel hydrique plus élevé, c'est-à-dire de la racine et de la tige, vers une région ayant un potentiel hydrique inférieur, comme les feuilles, et enfin vers l'air qui peut atteindre un potentiel hydrique très faible (p. ex. -100 MPa, à 50 % d'humidité relative de l'air).

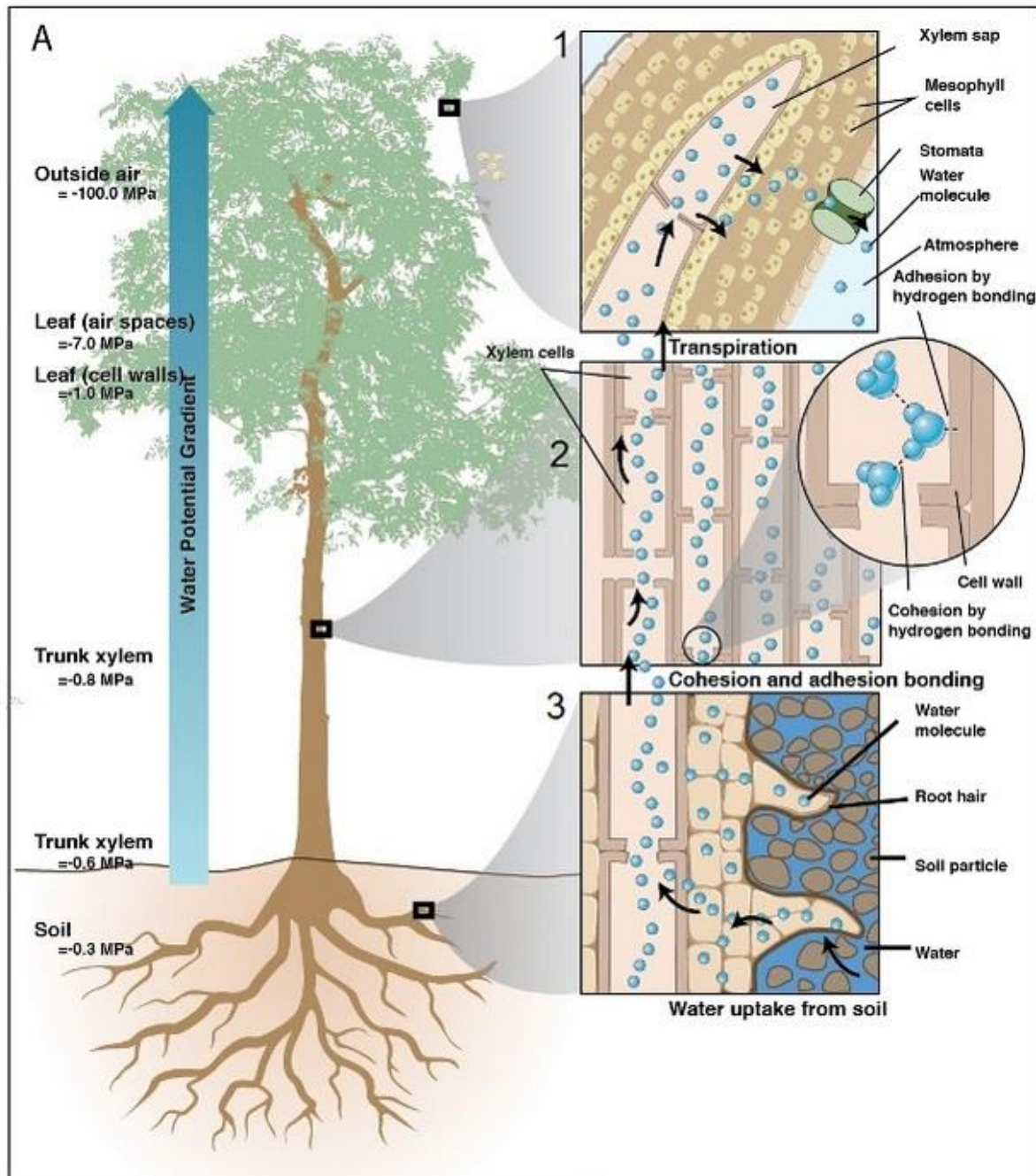


Figure 2.8 : Transport de l'eau de la rhizosphère à l'atmosphère.

Avec la montée de l'eau dans le coffre, en plus de la force de pression, il y a aussi une force de capillarité dans les vaisseaux. Dans une plante en transpiration, l'eau se déplace continuellement des faisceaux du xylème vers les espaces intercellulaires des feuilles, où le potentiel hydrique est plus faible. En raison *de la force de capillarité*, l'eau qui s'évapore par les stomates des feuilles est remplacée par l'eau contenue dans la lumière des faisceaux vasculaires. A des températures physiologiques (25°C), les forces de cohésion entre les molécules d'eau sont suffisantes pour empêcher l'apparition de perturbation de la colonne d'eau. Cette tension en plus des

forces de capillarité dans les faisceaux vasculaires présentent également une résistance à l'écoulement de l'eau le long de la plante par deux voies principales : 1) les propriétés inhérentes au flux du xylème et 2) les aspects géométriques des conduits du xylème (vaisseaux ligneux et trachéïdes). Ainsi, le diamètre du xylème a une grande influence sur la conductivité hydraulique ou le débit d'eau.

2.5 La transpiration et l'eau des feuilles :

Dans le mésophylle des feuilles, il existe un vaste système d'espaces intercellulaires qui correspondent à la surface interne de l'eau en contact avec l'air.

Par cette interface entre les parois cellulaires et les espaces intercellulaires est établi un gradient de potentiel hydrique, mobilisant l'eau par les parois cellulaires depuis les extrémités finales des faisceaux du xylème. Cet écoulement d'eau par les parois cellulaires se produit d'une manière analogue aux principes du mouvement de l'eau à travers la matrice du sol, et l'eau interagit avec les microfibrilles de cellulose et autres composants hydrophiles de la paroi cellulaire (**Fig. 2.9**). Comme la cuticule de la feuille représente une barrière à la sortie d'eau - ne permettant en moyenne que 5% de perméabilité à l'eau - la vapeur d'eau se déplace des espaces intercellulaires des feuilles vers l'atmosphère principalement par diffusion stomatique.

Ce processus de perte de vapeur d'eau par les feuilles s'appelle la transpiration et correspond à la majorité (90%) des volumes d'eau absorbé par les plantes.

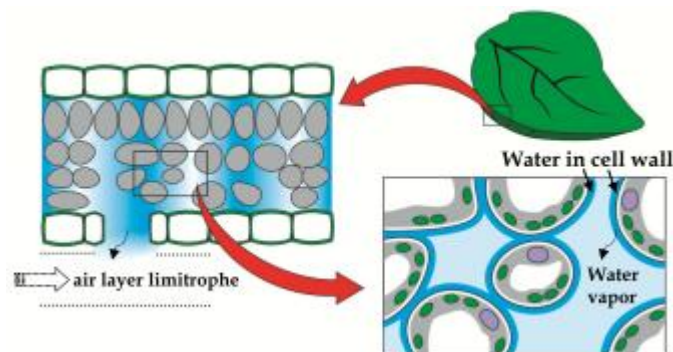


Figure 2.9 : L'eau dans les feuilles.

La transpiration a un certain nombre d'effets positifs (par exemple, aide au transport des minéraux et au refroidissement des feuilles), mais elle peut aussi contribuer à induire un stress hydrique lorsque le sol est sec. Dans le continuum sol-plante-atmosphère du débit d'eau, deux facteurs principaux déterminent le potentiel en eau d'une plante :

- 1) **le potentiel hydrique du sol**, qui caractérise l'approvisionnement en eau ; et
- 2) **la transpiration**, qui définit la perte en eau.

La plante, qui est un intermédiaire dans ce processus, peut réguler le gradient potentiel de l'eau entre le sol et l'atmosphère principalement par la régulation de la conductance stomatique.

2.5.1 La conductance stomatique :

Les stomates ont un contrôle rapide et précis des relations hydriques d'une plante, en coordonnant le contrôle du gradient de potentiel hydrique entre la feuille et l'air. Dans cette interface de la feuille avec l'environnement, il est important de noter que de petits changements dans l'humidité relative de l'air se traduisent par des changements majeurs dans le gradient potentiel de l'eau, ce qui nécessite un contrôle stomatique afin de maintenir la stabilité hydrique de la plante.

Une simple variation de 100% à 99% de l'humidité relative correspond déjà à une diminution de -1,36 MPa du potentiel en eau de l'air. Cette diminution devient plus évidente dans le potentiel hydrique de l'air en moyenne (80 %) et en conditions extrêmes (50 %) d'humidité relative, qui fournissent respectivement des valeurs de -14 et -93,6 MPa à 20 °C. Si l'on compare les potentiels hydriques de l'air avec le potentiel hydrique moyen d'une plante mésophyte (-0,5 MPa), le gradient élevé détermine toujours que l'eau est diffusée des feuilles dans l'air. Tout au long de cette voie d'eau entre la feuille et l'air, il y a deux composants qui peuvent exercer une résistance au processus de diffusion :

- 1) **la résistance stomatique**, qui est coordonnée par l'ouverture stomatique ; et
- 2) **la résistance de la couche limite de l'air**, qui est située le plus près de la surface de la feuille (**Fig. 2.9**) et elle est directement influencée par la vitesse du vent.

➤ *Exemple*

Pendant la journée, de grands changements se produisent dans le potentiel hydrique le long du système sol-plante-atmosphère. Considérons d'abord une plante mésophyte dans des conditions atmosphériques constantes de 75% d'humidité relative à 20°C (-39 MPa de potentiel air-eau) et un sol sans restriction hydrique (à capacité de champ maximale). Pendant la période nocturne, la transpiration est pratiquement nulle, par fermeture stomatique, favorisant un équilibre entre le potentiel hydrique du sol, des racines et des feuilles, ce qui conduit à un gradient potentiel proche de zéro. Avec les premiers rayons du soleil, à l'aube, les stomates s'ouvrent, permettant la diffusion de l'eau de la feuille (transpiration) induisant une réduction du potentiel hydrique des feuilles.

Lorsque le potentiel en eau des feuilles ne s'équilibre pas avec Ψ su sol en fin de journée (cas B), le point de flétrissement permanent ($\Psi^{\text{leaf wilting}}$) est atteint.

Par conséquent - et avec un retard qui dépend des forces de tension de cohésion de l'eau et de la taille de la colonne d'eau entre la feuille et la racine - il commence la réduction du potentiel hydrique de la racine. Cette réduction est faible (en moyenne - 0,3 MPa), en raison de la forte disponibilité en eau du sol. La réduction du potentiel hydrique de la plante atteint les limites minimales aux heures les plus chaudes de la journée, obligeant les stomates à se refermer à de petits intervalles pour les cas extrêmes de transpiration (**Fig. 2.10 A**). Au crépuscule, ces variations du potentiel hydrique de la feuille et la racine sont inversées.

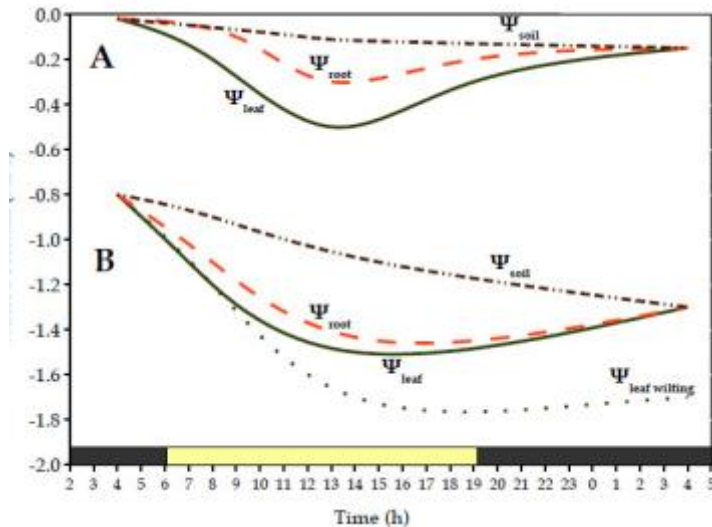


Figure 2.10 : Schéma de la variation quotidienne du potentiel en eau du sol (Ψ_{soil}), des racines (Ψ_{root}) et des feuilles (Ψ_{leaf}) d'une plante bien hydratée (A) et sous restriction en eau (B).

En considérant une plante dans les mêmes conditions atmosphériques, mais avec une restriction d'eau sévère (un potentiel hydrique du sol proche du point de flétrissement permanent), les potentiels hydriques de la feuille et de la racine atteignent nécessairement des valeurs qui sont plus négatives pour la durabilité du débit d'eau par la plante. Aux limites élevées du potentiel négatif, les différences entre le potentiel hydrique de la feuille et de la racine sont plus faibles, mais avec une grande différence par rapport au potentiel hydrique du sol (**Fig. 2.10 B**). Si cette condition persiste, il y aura une diminution de la pression turgescente des feuilles, provoquant un flétrissement temporaire des feuilles, qui se recompose pendant la période nocturne.

Les plantes mésophytes peuvent tolérer cette réduction de l'humidité du sol jusqu'à la limite de -1,5 MPa, tandis que certaines plantes xérophytes peuvent atteindre des limites de -5,5 MPa.

2.5.2 Le métabolisme stomatique :

Les complexes stomatiques sont présents dans les tiges vertes, les fleurs et les fruits, avec une moyenne de 30 à 400 par millimètre carré. Ils sont formés par une ouverture, appelée pore (ostiole) ; deux cellules de garde qui sont responsables de l'ouverture et de la fermeture du pore ; et dans certaines situations, des cellules

voisines appelées cellules subsidiaires (compagnes), dont la fonction est de soutenir les cellules de garde. Les stomates libèrent dans l'atmosphère environ 95% de l'eau qui sort des feuilles et provoque 90% des échanges gazeux (dans ce cas également du dioxyde de carbone), alors que seulement 5% de l'eau est s'évapore par la cuticule. Il existe deux types de morphologie des stomates : en forme de rein et en forme d'herbe, de 5 à 15 μm de largeur et 20 μm de longueur (Fig. 2.10).

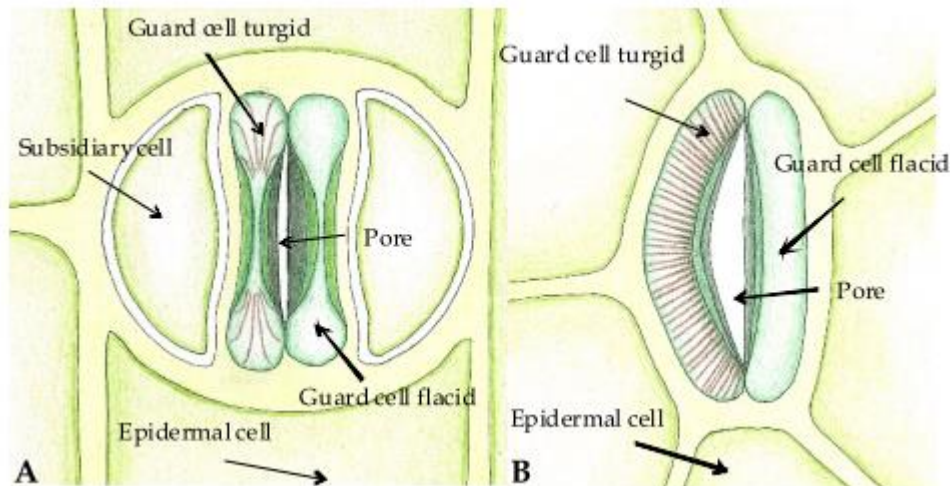


Figure 2.11 : Complexes stomatiques : en forme d'herbe (A) et en forme de rein (B), avec les cellules de garde gauche turgescentes (pores ouverts) et les cellules de garde droite flasques (pores fermés).

Les stomates fonctionnent comme une valve hydraulique régulée par l'eau. En cas de turgescence, le pore stomatique s'ouvre, et en cas de flaccidité due à une perte d'eau, il se referme (Fig. 2.11). Au petit matin, la lumière dans la bande bleue (440-490nm) indique l'arrivée du rayonnement solaire et la possibilité d'une activité photosynthétique. Ainsi, la plante ouvre les pores stomatiques pour permettre l'afflux de dioxyde de carbone. Actuellement, trois modes couvrant les processus d'osmorégulation des cellules de garde sont acceptés :

- 1) L'afflux de potassium et de chlorure par l'activation de la pompe à protons et la synthèse du malate à partir de la dégradation de l'amidon ;
- 2) La synthèse du saccharose par hydrolyse de l'amidon ; et
- 3) La synthèse du saccharose par fixation du dioxyde de carbone due à l'activité photosynthétique.

Le processus de signalisation de la lumière bleue se fait par l'intermédiaire de pigments récepteurs (phototropines). Par la suite, le processus d'ouverture se produit par la réduction du potentiel osmotique des cellules de garde par l'apport de potassium, en consommant de l'ATP par ATPase située dans la membrane plasmatique. Cette ATPase libère des protons (H^+) à l'intérieur des cellules de garde,

provoquant une variation de pH autour de 0,5 à 1, ce qui permet une hyperpolarisation de la membrane et, par conséquent, l'ouverture des canaux qui favorise l'absorption du potassium. Le gradient osmotique qui en résulte provoque un mouvement de l'eau vers ces cellules. Par conséquent, les cellules de protection deviennent turgescentes et le pore stomatique s'ouvre, sous l'action des microfibrilles de cellulose (Fig. 2.12). Cependant, il est important de souligner que le chlorure et le malate contribuent également à l'établissement du gradient osmotique dans les cellules de garde exposées à la lumière bleue.

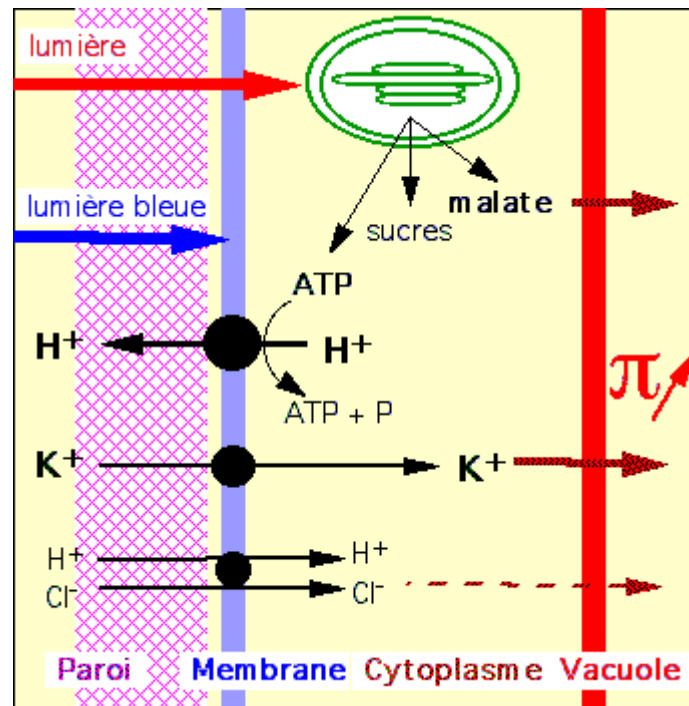


Figure 2.12 : Mécanismes d'ouverture.

La lumière bleue présente un effet spécifique sur la membrane plasmique des stomates et enclenche une série de phénomènes. Des ATPases membranaires hydrolysent l'ATP et provoquent l'excrétion de protons (ions H⁺). L'équilibre électrique est conservé grâce à l'entrée d'ions potassium (K⁺). L'équilibre de pH est maintenu par la rentrée conjointe d'ions H⁺ et Cl⁻. Le K⁺ est concentré dans la vacuole avec deux anions d'accompagnement, le malate et le Cl⁻ ce qui entraîne une forte augmentation de la pression osmotique vacuolaire.

La fermeture stomatique est initiée par la dépolarisation de la membrane plasmique. L'activation de canaux spécialisés induit un efflux d'anion responsable d'une dépolarisation de la membrane plasmique. Cette dépolarisation de la membrane plasmique active alors des canaux potassiques sortants responsables d'un efflux massif de potassium dans l'apoplasme. Ces efflux d'ions s'accompagnent d'une sortie d'eau qui conduit à la plasmolyse des cellules de garde et à la fermeture du pore stomatique.

Lorsque le rayonnement solaire commence à diminuer, cela affecte la phase photochimique et réduit les niveaux d'ATP et de NADPH⁺, entraînant des pertes pour la phase biochimique. À l'intérieur, la teneur en dioxyde de carbone commence à

augmenter car ils ne sont pas utilisés dans le processus de carboxylation dans le cycle Calvin-Benson (C_3). En même temps, les ions calcium jouent un rôle important lorsqu'ils pénètrent dans les cellules de garde, provoquant la sortie de soluté et diminuant le potentiel osmotique de ces cellules, ce qui rapproche les stomates. Une atmosphère enrichie en dioxyde de carbone peut favoriser l'activité photosynthétique des plantes avec le mécanisme C_3 . Cependant, une disponibilité excessive de carbone entraînera une fermeture stomatique chez certaines espèces, même avec un mécanisme C_3 .

2.6 Le déficit hydrique et ses effets sur la croissance des plantes :

Lorsqu'une plante est en déficit hydrique, des réponses à l'échelle physiologique, biochimique et moléculaire sont déclenchées. Les réponses physiologiques sont liées à une condition de reconnaissance du stress par le système racinaire, des changements de turgescence et du potentiel hydrique et, par conséquent, la conductance stomatique, la concentration interne de CO_2 et l'activité photosynthétique diminue. En termes biochimiques, il y aura une diminution de l'activité photochimique de la photosynthèse, de l'activité enzymatique du rubisco et de l'accumulation des métabolites secondaires liés au stress (comme le glutathion et les polyamines). D'un point de vue moléculaire, plusieurs gènes exprimés dans des conditions de stress sont activés, tels que les gènes liés à l'élément la biosynthèse de l'acide abscissique (ABA) et la synthèse de protéines spécifiques.

Au fur et à mesure que l'hydratation des cellules est réduite et que la plante se trouve dans un état de déficit en eau, l'acide abscissique et les solutés augmentent dans la plante, en particulier dans le système racinaire (l'augmentation des solutés se produit de manière relative, due à la réduction de l'eau). Ces facteurs réduiront la conductance stomatique et, par conséquent, l'activité photosynthétique, ce qui entraînera une réduction de la synthèse des protéines et des parois cellulaires, ainsi qu'une diminution du taux d'expansion cellulaire. La somme de ces réponses au déficit en eau contribue à expliquer la réduction de la croissance des plantes.

2.7 Aspects pratiques de la mesure de l'état hydrique des végétaux :

2.7.1 La chambre de pression :

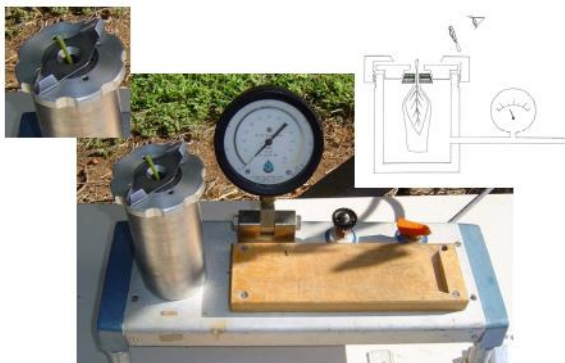


Figure 2.13 : Chambre de pression pour mesurer le potentiel hydrique des végétaux.

L'outil le plus utilisé pour déterminer le potentiel en eau est la chambre de pression. La mesure est effectuée sur la section entre une tige ou une branche et une partie végétative, qui est placée dans une chambre de pression remplie d'un gaz inerte (Fig. 2.13).

↪ *Mode d'utilisation*

Après la préparation et l'ensachage des feuilles, on s'assure de l'étanchéité de la chambre, la pression de la chambre est augmentée progressivement, ce qui entraîne une force inverse à l'entrée d'eau, afin d'expulser l'eau à travers la section observée du xylème. Généralement, l'évaluation du potentiel nécessite l'utilisation d'une loupe. La pression exercée pour expulser l'eau est considérée comme la pression qui est retenue dans les cellules. Cette technique est utilisée dans la recherche pour la caractérisation de l'état de l'eau, mais elle peut être utile dans certaines cultures comme outil pour déterminer le moment approprié pour l'irrigation. De plus, certains travaux indiquent également une forte corrélation entre la température mesurée avec un thermomètre infrarouge et le potentiel d'eau dans les feuilles mesurée avec une chambre de pression.

2.7.2 Le poromètre :

Une autre technique largement utilisée pour mesurer la disponibilité de l'eau dans les plantes est celle de la résistance diffusive stomatique, à l'aide d'un dispositif appelé poromètre, puisque la principale voie d'échange gazeux entre la plante et l'atmosphère passe par les stomates. La résistance à la diffusion de l'eau par les stomates est mesurée des deux côtés de la feuille. L'équipement peut évaluer quatre processus différents : 1) débit massique (air forcé à travers la feuille) ; 2) diffusion de vapeur (air sec pompé dans la chambre, qui est équipée d'un dispositif sensible pour détecter les variations d'humidité à l'intérieur de la chambre) ; 3) débit de maintenance (air sec pompé dans la chambre et régulièrement retenu, où les variations de débit sont utilisées pour calculer la résistance à la diffusion stomatique) ; et 4) état d'équilibre (pour contrôler le temps nécessaire à la réalisation de l'équilibre en appliquant un débit sec dans la chambre reliée à la feuille) (fig. 2.14).

Figure 2.14 : Le poromètre.



2.7.3 Le potomètre :

Un potomètre, ou transpiromètre, est un instrument, un appareil, un dispositif, qui permet de mesurer le taux d'absorption (la consommation) de l'eau par une plante feuillue par unité de temps. Les causes de l'absorption d'eau sont la photosynthèse et l'évapotranspiration.

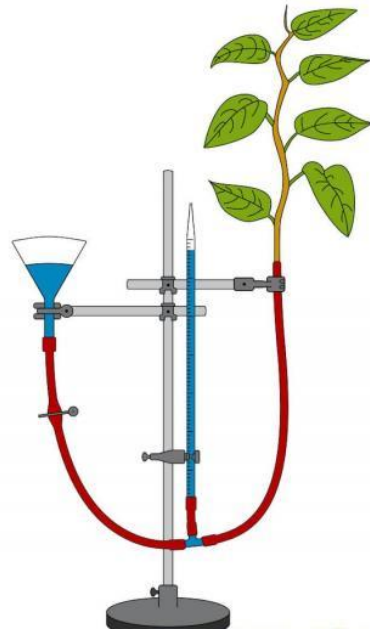


Figure 2.15 : Le potomètre.

À cette fin, un système rempli d'eau externe et scellé est produit dans lequel la tige de la plante est étanche à l'air. Le seul accès à l'air est un mince tube de verre horizontal à travers lequel l'air est aspiré pour compenser la consommation d'eau de l'installation. Au niveau de l'eau dans le tube, vous pouvez voir combien d'eau a été consommée. Le dispositif est adapté pour déterminer la transpiration des germes de plantes sur une courte période de quelques minutes à quelques heures, par exemple dans différentes conditions extérieures.

3. La nutrition minérale :

3.1 Le sol, source de nutriments :

Le sol est complexe physiquement, chimiquement et biologiquement. C'est une substance hétérogène contenant des phases solides, liquides et gazeuses. Toutes ces phases interagissent avec les éléments minéraux. Les particules inorganiques de la phase solide fournissent un réservoir de potassium, de calcium, de magnésium et de fer. Cette phase solide est également associée à des composés organiques contenant de l'azote, du phosphore et du soufre, entre autres éléments.

La phase liquide du sol constitue la solution du sol, qui contient les ions minéraux dissous et sert de milieu pour le mouvement des ions vers la surface des racines. Les gaz tels que l'oxygène, le dioxyde de carbone et l'azote sont dissous dans la solution du sol, mais les racines échangent les gaz avec le sol principalement par les espaces d'air entre les particules du sol.

Du point de vue biologique, le sol constitue un écosystème diversifié dans lequel les racines des plantes et les micro-organismes sont en forte compétition pour les nutriments minéraux. Malgré cette concurrence, les racines et les micro-organismes peuvent s'associer pour leur bénéfice mutuel (bactéries fixatrices d'azote, mycorhizes arbusculaires). D'après la biodisponibilité des éléments nutritifs inorganiques pour les racines des plantes, le sol peut être considéré comme fertile ou non fertile.

Le terme fertilité fait référence à la capacité inhérente du sol à fournir des éléments nutritifs aux plantes en quantités adéquates et dans des proportions appropriées. Dans les sols non fertiles, afin d'augmenter la disponibilité des éléments nutritifs dans une proportion équilibrée, des éléments inorganiques sous forme d'engrais sont ajoutés à l'extérieur. La plupart des engrais sont formulés pour pallier les carences en éléments minéraux du sol.

3.1.1 Les Propriétés du sol et leur influence sur la disponibilité des éléments nutritifs :

Les particules de sol, qu'elles soient inorganiques ou organiques, ont des charges principalement négatives sur leur surface.

De nombreuses particules inorganiques du sol sont des réseaux cristallins qui sont des arrangements tétraédriques des formes cationiques de l'aluminium (Al^{+3}) et du silicium (Si^{+4}) liés aux atomes d'oxygène, formant ainsi aluminates et silicates. Lorsque des cations de moindre charge remplacent Al^{+3} et Si^{+4} dans le réseau cristallin, ces particules inorganiques du sol deviennent négativement chargées. Les charges superficielles négatives des particules organiques résultent de la dissociation des ions hydrogène de l'ion acide carboxylique et les groupes phénoliques présents dans ce composant du sol.

La plupart des particules de sol du monde, sont cependant inorganiques, en effet La décomposition microbienne des plantes, des animaux et des micro-organismes morts entraîne la formation de particules organiques du sol. La dissociation des ions hydrogène de l'acide carboxylique et des groupes phénoliques présents dans les particules organiques du sol entraîne des charges superficielles négatives.

La charge à la surface des particules du sol joue un rôle important dans la nutrition des plantes. Les cations minéraux tels que l'ammonium (NH_4^+) et le potassium (K^+) s'adsorbent sur la surface négativement chargée des particules organiques et inorganiques du sol. Cette adsorption est un facteur important dans la régulation de la fertilité des sols.

Le principal avantage de l'adsorption est que les cations ne se perdent pas facilement à la surface des particules du sol lorsque le sol est drainé par l'eau (perte par lessivage). Cependant, ces nutriments adsorbés peuvent être remplacés par d'autres cations dans un processus connu sous le nom d'échange cationique.

➤ ***La capacité d'échange cationique***

La capacité d'un sol à adsorber les ions et à les échanger avec d'autres ions est appelée « ***capacité d'échange cationique*** » (CEC) et qui est fortement dépendante du type de sol. Les sols avec de petites particules comme les sols argileux ont un rapport surface/volume élevé, ce qui donne un CEC plus élevé. Un sol avec un CEC plus élevé a généralement de plus grandes réserves de nutriments minéraux. D'autre part, les minéraux tels que le nitrate (NO_3^-), le chlorure (Cl^-) et le phosphates (PO_4^{3-}) ne sont pas adsorbés à cause de répulsion due à la charge négative sur la surface de particules de sol et restent ainsi dissoutes dans solution du sol. Ces anions sont très enclins aux pertes par lessivage.

3.1.2 Le pH du sol affecte la disponibilité des nutriments :

Une autre propriété chimique importante qui influe sur la disponibilité des éléments nutritifs est le pH ou la concentration en ions hydrogène de la solution du sol. La réaction de la solution du sol, qu'elle soit neutre, alcaline ou acide, a un effet distinct sur la disponibilité des éléments minéraux pour les racines des plantes. Pour la plupart des cultures, le pH se situe approximativement entre 5,5 et 6,5 à partir duquel les niveaux moyens les plus élevés de tous les nutriments essentiels deviennent disponibles (fig 3.1). Cette plage de pH favorise également la croissance des racines. Des fluctuations extrêmes du pH du sol de part et d'autre peuvent entraîner des déséquilibres en éléments nutritifs chez les plantes entraînant une carence ou des symptômes de toxicité.

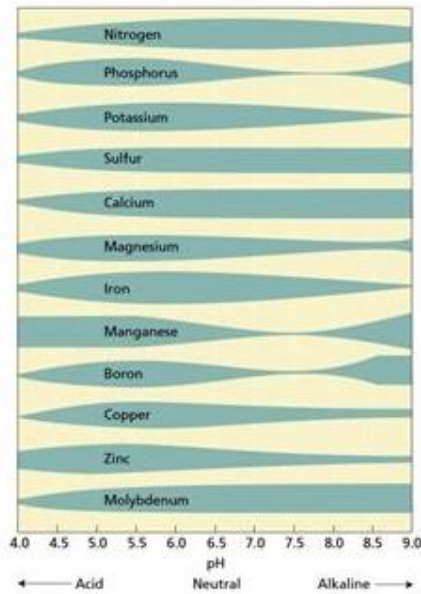


Figure 3.1 : Influence du pH du sol sur la disponibilité des éléments nutritifs dans les sols organiques.

3.1.3 Les propriétés physiques du sol influent sur la disponibilité des nutriments :

La propriété physique du sol comprend différentes tailles de particules de sol. La proportion relative des divers types de particules du sol est appelée texture du sol. La disposition des particules du sol, c'est-à-dire du sable, du limon et de l'argile dans le sol, est connue sous le nom de structure du sol. Les particules de sol sont appelées gravier, sable grossier, sable fin, limon et argile à base de sable grossier, sable fin, limon et argile. Pratiquement, tous les sols sont des mélanges de sable, de limon et d'argile. Les sols avec 10-25 % d'argile et le reste à parts à peu près égales de sable et de limon s'appellent des loams. La texture du sol régit la fertilité des sols.

L'aération du sol est une autre propriété physique importante qui influe sur la disponibilité de certains éléments nutritifs. Les sols riches en argile et en humus peuvent retenir plus d'air expulsant l'eau de l'espace entre les particules. Un tel sol manque d'oxygène et n'est pas idéal pour la croissance des plantes. Dans ces sols gorgés d'eau, la disponibilité d'éléments réduits comme le Fe^{+3} augmente.

Le microorganisme présent dans le sol gorgé d'eau utilise le Fe^{+2} comme accepteur d'électrons et donc le Fe est réduit. Cette forme réduite de Fe est absorbée en excès par certaines plantes adaptées aux milieux humides comme le riz et souffre de toxicité ferreuse (bronzage).

Le meilleur sol agricole du point de vue d'une bonne croissance des plantes et Les éléments nutritifs disponibles sont les loams sableux et les loams argileux, (moins de 52 % de sable, 28 à 50 % de limon et de 7 à 27 % d'argile).

3.2 Notions d'éléments essentiels :

Les éléments nutritifs essentiels à la croissance saine des plantes sont appelés éléments nutritifs essentiels ou éléments minéraux essentiels. Jusqu'à ce jour, seuls 17 éléments (le nickel étant le nickel récemment enrôlé) sont considérés comme essentiels. Arnon et Stout en 1939 ont proposé l'expression " élément minéral essentiel ". Ils ont établi que les trois critères suivants doivent être remplis pour qu'un élément soit considéré comme essentiel.

1. *Une plante doit être incapable de compléter son cycle de vie en l'absence de l'élément minéral.*
2. *La fonction de l'élément ne doit pas être remplaçable par un autre élément minéral.*
3. *L'élément doit être directement impliqué dans le métabolisme de la plante, par exemple en tant que composant d'un constituant essentiel de la plante, comme une enzyme, où il doit être requis pour une étape métabolique distincte, comme une réaction enzymatique.*

Le deuxième critère comporte quelques exceptions ; il ne peut pas être suivi en tant que tel car certains éléments peuvent être remplacés par d'autres sans causer d'effet négatif sur la centrale. Par exemple, le cation monovalent K^+ peut être remplacé par Na^+ ; ces deux ions jouent un rôle important dans l'osmorégulation. D'autre part, cette définition stricte de l'essentialité exclut les éléments minéraux qui compensent les effets toxiques d'autres éléments ou remplacent les nutriments minéraux impliqués dans une fonction spécifique. Ces éléments ne sont pas essentiels mais remplissent certaines fonctions importantes et sont classés comme éléments bénéfiques.

Par définition, les éléments bénéfiques sont ceux qui stimulent la croissance mais qui ne sont pas essentiels ou pourraient l'être pour certaines espèces végétales dans des conditions spécifiques. Le potentiel génétique optimal des plantes cultivées ne peut être atteint si les éléments bénéfiques sont exclus du système de production agricole.

Selon les critères d'essentialité, les éléments minéraux ont des fonctions spécifiques et essentielles dans le métabolisme des plantes. Par conséquent, selon le besoin d'un élément nutritif pour produire une croissance optimale de la plante, l'élément nutritif est appelé soit macronutriment, soit micronutriment. Les macronutriments sont nécessaires en plus grande quantité et sont présents dans les tissus végétaux en quantités comprises entre 0,2 et 4,0 % (sur la base du poids sec), tandis que la concentration des micronutriments dans les tissus végétaux varie de 5 à 200 ppm ou moins de 0,02 %.

Les macronutriments sont en outre divisés selon leurs besoins en macronutriments primaires constitués d'azote (N), de phosphore (P) et de potassium (K) et en macronutriments secondaires dont le calcium (Ca), le soufre (S) et le magnésium (Mg) (tableau 3.2). Une autre classification basée sur les propriétés physico-chimiques divise les nutriments en métaux (K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, Ni) et non-métalliques (N, S, P, B, Cl). Cependant, la classification la plus répandue est basée sur la quantité d'élément minéral nécessaire plutôt que les propriétés physico-chimiques.

Classification	Element	Higher plants
Macronutrient	N, P, S, K, Mg, Ca	+
Micronutrient	Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl, Ni	+
Beneficial elements	Na, Si, Co, Al	±

Tableau 3.2 : Essentialité des éléments minéraux pour les plantes supérieures.

3.3 Les mécanismes d'absorption :

Les nutriments minéraux absorbés par la racine sont transportés jusqu'à la pousse par le flux de transpiration qui traverse le xylème. L'absorption initiale des nutriments et de l'eau et le mouvement subséquent de ces substances de la surface des racines à travers le cortex et dans le xylème sont des processus très spécifiques et bien réglementés. Le transport ionique à travers la racine obéit aux mêmes lois biophysiques qui régissent le transport cellulaire.

Un ion qui pénètre dans une racine peut pénétrer immédiatement dans le symplaste en traversant la membrane plasmique d'une cellule épidermique, ou il peut pénétrer dans l'apoplaste et diffuser entre les cellules épidermiques par les parois cellulaires. A partir de l'apoplaste du cortex, un ion (ou autre soluté) peut soit être transporté à travers la membrane plasmique d'une cellule corticale, pénétrant ainsi dans le symplaste, soit diffuser radialement jusqu'à l'endoderme via l'apoplaste. L'apoplaste forme une phase continue à partir de la surface de la racine jusqu'au cortex.

Cependant, dans tous les cas, les ions doivent entrer dans le symplaste avant de pouvoir entrer dans la stèle, en raison de la présence de la bande de Caspary.

Une fois qu'un ion est entré dans la stèle par les connexions symplasmiques à travers l'endoderme, il continue à se diffuser de cellule en cellule dans le xylème. Enfin, l'ion est libéré dans l'apoplaste et se diffuse dans un élément trachéide ou vasculaire du xylème. La présence de la bande de Caspary permet à la plante de maintenir une concentration d'ions plus élevée dans le xylème que dans l'eau du sol entourant les racines.

3.3.1 Le transport actif et passif :

Le mouvement moléculaire et ionique d'un endroit à un autre est connu sous le nom de transport. Le transport local des solutés dans ou à l'intérieur des cellules est régulé principalement par des membranes. Le transport à plus grande échelle entre les organes végétaux, ou entre la plante et l'environnement, est également contrôlé par le transport membranaire au niveau cellulaire.

Le mouvement des molécules par diffusion se fait toujours spontanément, en descendant un gradient d'énergie libre ou de **potentiel chimique**, jusqu'à atteindre l'équilibre. Le mouvement "descendant" spontané des molécules est appelé transport passif. A l'équilibre, aucun autre mouvement net de solutés ne peut se produire sans l'application d'une force motrice. Le mouvement de substances contre un gradient de potentiel chimique, ou "ascension", est appelé transport actif. Le transport actif n'est pas spontané, et cela exige que le transport de soluté soit fait par l'application de l'énergie cellulaire. Un moyen courant (mais pas le seul) d'accomplir cette tâche consiste à coupler le transport à l'hydrolyse de l'ATP.

3.3.1.1 Exemple de transport actif : La pompe à protons

Dans une cellule végétale plasmolysée (solution hypertonique, concentrée en saccharose), on remarque qu'au bout d'un certain temps, la cellule redevient turgescente : la cellule rétablit son hypertonie en absorbant des ions (ou des petites molécules) contre le gradient de concentration. Ces déplacements nécessitent de l'énergie (ATP). Les protéines membranaires responsables de ce genre de transport actif les plus représentées sont des pompes à protons.

Cette émission de protons crée la force motrice protonique, qui permet à son tour d'énergiser le déplacement d'autres espèces ioniques. On parle de transports actifs secondaires qui contrairement au transport actif primaire, n'utilise pas l'énergie qui lui est directement fournie comme lors de l'hydrolyse de l'ATP, à la place, c'est la différence de potentiel électrochimique qui est utilisée. Les deux principales formes sont le symport et antiport.

3.3.2 Le potentiel chimique :

Le potentiel chimique (μ) de tout soluté est défini comme la somme des potentiels de concentration, électrique et hydrostatique (potentiel chimique dans des conditions normales). L'importance du concept de potentiel chimique est qu'il additionne toutes les forces qui peuvent agir sur une molécule pour entraîner le transport net. En général, la diffusion (transport passif) déplace toujours énergiquement les molécules des zones à fort potentiel chimique vers les zones à faible

potentiel chimique. Le mouvement contre à un gradient chimico-potentiel est indicatif d'un transport actif.

Si le soluté porte une charge électrique (K^+), la composante électrique du potentiel chimique doit également être prise en compte. Supposons que la membrane soit perméable au K^+ et au Cl^- plutôt qu'au saccharose. Les ions K^+ diffusent en fonction de leur gradient de concentration et de toute différence de potentiel électrique entre les deux compartiments. Les ions peuvent être pilotés passivement contre leurs gradients de concentration si une tension appropriée (champ électrique) est appliquée entre les deux compartiments. En raison de l'importance des champs électriques dans le transport biologique de toute molécule chargée, il existe un potentiel électrochimique et une différence de **potentiel électrochimique** entre les deux compartiments.

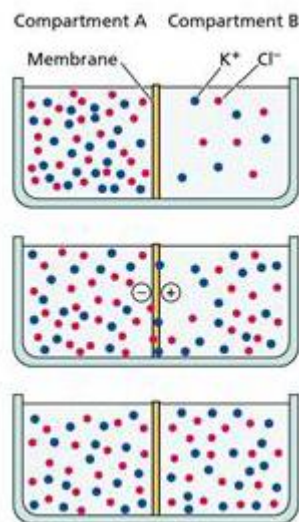


Figure 3.3 : Développement d'un potentiel de diffusion et d'une séparation de charge entre deux compartiments séparés par une membrane.

➤ **Concrètement**

Si deux solutions de KCl sont séparées par une membrane biologique, la diffusion est compliquée par le fait que les ions doivent se déplacer à travers la membrane ainsi que dans les solutions ouvertes. La mesure dans laquelle une membrane permet le mouvement d'une substance est appelée **perméabilité membranaire**.

➤ **La perméabilité membranaire et potentiel de diffusion**

La perméabilité membranaire dépend de la composition de la membrane ainsi que de la nature chimique du soluté. Lorsque les sels diffusent à travers une membrane, un potentiel électrique de la membrane (tension) peut se développer. Les ions K^+ et Cl^- pénètrent indépendamment dans la membrane en diffusant leurs gradients respectifs de potentiel électrochimique, et à moins que la membrane ne soit très poreuse, sa perméabilité aux deux ions sera différente. En raison de ces différentes perméabilités, le K^+ et le Cl^- diffuseront initialement à travers la membrane à des vitesses différentes (**figure 3.3**).

Il en résulte une légère séparation de charge qui crée instantanément un potentiel électrique à travers la membrane. Dans les systèmes biologiques, les membranes sont généralement plus perméables au K^+ qu'au Cl^- . Par conséquent, K^+ se diffusera hors de la cellule plus rapidement que Cl^- , provoquant le développement d'une charge électrique négative de la cellule par rapport au milieu extracellulaire. Un potentiel qui se développe à la suite de la diffusion est appelé **potentiel de diffusion**.

3.4 Les besoins quantitatifs de l'analyse des nutriments et des tissus :

Les concentrations d'éléments essentiels dont les plantes ont besoin pour maintenir une croissance optimale et prévenir tout symptôme de carence sont données dans le tableau 3.4. Ces valeurs servent de guide utile aux physiologistes des plantes et aux agriculteurs, car la concentration des éléments dans les tissus végétaux est plus fiable que dans le sol, ce qui indique si la plante poussera plus rapidement si une plus grande quantité d'un nutriment donné est appliquée. Cependant, pour déterminer la croissance optimale d'une plante, l'agriculteur doit prendre en considération l'analyse du sol de son champ. L'analyse du sol est la détermination chimique de la teneur en éléments nutritifs et leur quantification dans un échantillon de sol.

Element	Abbreviation	Form taken by plants	Concentration in dry tissue		Relative no. of atoms
			(ppm)	(%)	
Molybdenum	Mo	MoO_4^-	0.1	0.00001	1
Nickel	Ni	Ni^{2+}	~0.1	0.00001	1
Copper	Cu	Cu^+ , Cu^{2+}	6	0.0006	100
Zinc	Zn	Zn^{2+}	20	0.002	300
Manganese	Mn	Mn^{2+}	50	0.005	1,000
Iron	Fe	Fe^{3+} , Fe^{2+}	100	0.01	2,000
Boron	B	H_3BO_3	20	0.002	2,000
Chlorine	Cl	Cl^-	100	0.01	3,000
Sulphur	S	SO_4^{2-}	1,000	0.1	30,000
Phosphorus	P	$H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}	2,000	0.2	60,000
Magnesium	Mg	Mg^{2+}	2,000	0.2	80,000
Calcium	Ca	Ca^{2+}	5,000	0.5	125,000
Potassium	K	K^+	10,000	1.0	250,000
Nitrogen	N	NO_3^- , NH_4^+	15,000	1.5	1,000,000
Oxygen	O	O_2 , H_2O	450,000	45.0	30,000,000
Carbon	C	CO_2	450,000	45.0	35,000,000
Hydrogen	H	H_2O	60,000	6.0	60,000,000

Tableau 3.4 : La forme de l'élément nutritif absorbé par la plante et sa concentration moyenne dans la matière sèche des pousses nécessaire à une croissance adéquate.

L'analyse du sol reflète les niveaux globaux d'éléments nutritifs potentiellement disponibles pour les racines des plantes. Cependant, il ne permet pas d'évaluer les conditions d'absorption et la quantité de nutriments effectivement absorbés par les

plantes. Ces informations supplémentaires peuvent être obtenues par analyse des tissus végétaux.

3.4.1 Déficiences et toxicités minérales :

L'utilisation appropriée de l'analyse des tissus végétaux exige une compréhension de la relation entre la croissance des plantes et la teneur en minéraux des tissus végétaux. **La figure 3.5** montre un graphique idéalisé de taux de croissance en fonction de la concentration de tout élément nutritif de la plante.

Quand la teneur en éléments nutritifs de l'échantillon de tissu est faible, la croissance est réduite c'est la zone déficitaire. Dans cette zone, une augmentation de la teneur en minéraux des tissus est directement liée à une augmentation du rendement. Comme la teneur en éléments nutritifs de l'échantillon de tissu augmente encore, on atteint un point où des augmentations supplémentaires de la teneur en minéraux des tissus n'affectent pas sensiblement la croissance ou le rendement.

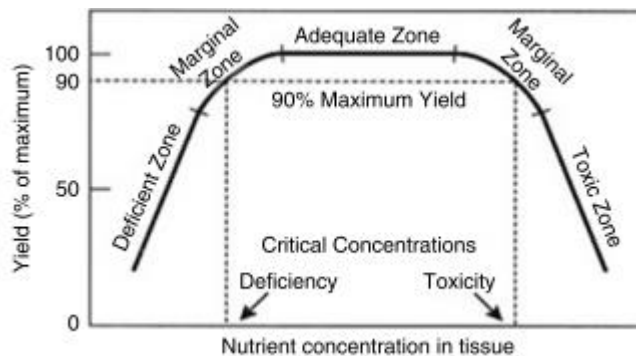


Figure 3.5 : Courbe généralisée du taux de croissance en fonction de la concentration d'un élément nutritif dans les tissus végétaux.

Cette région de la courbe est appelée zone adéquate. La transition entre la zone de carence et la zone adéquate de la courbe représente la concentration critique du nutriment en question, qui peut être définie comme la concentration tissulaire minimale du nutriment qui est suffisante pour obtenir une croissance ou un rendement maximal.

La zone adéquate représente également la consommation luxueuse d'éléments au cours de laquelle il n'y a pas d'augmentation de la croissance et l'élément nutritif en excès est stocké dans des vacuoles. Cela se produit pour quelques éléments comme le K, sinon l'augmentation de la concentration tissulaire au-delà de la zone adéquate entraîne une toxicité qui limite la croissance ou le rendement, de plus la répartition des nutriments minéraux entre les différents types de cellules au sein d'un tissu donné (par exemple, l'épiderme, les cellules de garde, les cellules mésophiles des feuilles) fournit également des informations importantes sur la fonction des nutriments minéraux.

Éléments	Fonction principale	Symptômes de carences spécifiques
Oxygène	Accepteur final d'électrons en respiration aérobie ; élément dans les glucides, les acides nucléiques et de nombreux autres composés organiques.	
Carbone	Élément constitutif de tous les composés organiques présents dans l'organisme des plantes.	
Hydrogène	Composant de l'eau et de tous les composés organiques	
Azote	Constituant d'acides aminés, de protéines, de chlorophylle, d'acide nucléique et de certains coenzymes.	Chlorose en forme de 'V' à partir de l'extrémité des feuilles inférieures, la plante devient vert pâle, croissance médiocre.
Potassium	Impliqué dans l'activation enzymatique, le métabolisme des protéines, les membranes cellulaires, l'équilibre ionique, la croissance de l'extension cellulaire, l'ouverture et la fermeture des stomates, la turgescence cellulaire.	La chlorose des feuilles plus âgées se transforme plus tard en lésions nécrotiques à l'extrémité des feuilles, enrroulement des feuilles, raccourcissement des entre-nœuds entraînant un retard de croissance.
Calcium	Constituant de la paroi cellulaire, de la lamelle moyenne, du cofacteur enzymatique, contrôle la perméabilité cellulaire et la configuration de la paroi cellulaire, impliqué dans la signalisation cellulaire.	Torsade et déformation des pointes de croissance et des feuilles les plus jeunes, nécrose ultérieure au bord de la feuille.
Phosphore	Impliqué dans la photosynthèse, constituant d'intermédiaires à haute énergie comme l'ATP, les acides nucléiques, les phospholipides dans les membranes.	Croissance rabougrie, feuillage vert foncé, rapport racines/tiges élevé, maturité tardive des plantes.
Magnésium	Élément central de la molécule de chlorophylle et activateur de plusieurs enzymes.	Chlorose internervaire des feuilles plus âgées, coloration pourpre avec taches nécrotiques, les feuilles deviennent rigides et les nervures intercostales se tordent.
Soufre	Composant de certains acides aminés (cystéine et méthionine) et coenzymes.	Les symptômes apparaissent chez les jeunes feuilles les plus formées, une chlorose générale de la feuille entière, y compris les faisceaux vasculaires.
Fer	Participe à la biosynthèse de la	Les symptômes apparaissent

	chlorophylle, composant structural des cytochromes et de la ferredoxine.	d'abord dans les organes en croissance plus jeunes, chlorose internervaire ; dans les cas graves, les feuilles deviennent blanches et se dessèchent ensuite.
Chlore	Régulation stomatique dans certaines plantes (par exemple l'oignon), stimulation de la pompe à protons ATPase située au tonoplaste, impliquée dans l'évolution photosynthétique de l'oxygène, osmorégulation.	Les symptômes apparaissent d'abord chez les jeunes feuilles, réduction de la surface foliaire, flétrissement des bords des feuilles, chlorose internervaire des feuilles matures, système racinaire très ramifié.
Cuivre	Activateur de certaines enzymes comme Cu-Zn SOD.	Les jeunes feuilles deviennent vert foncé, torsadées avec des taches nécrotiques, croissance déprimée des entre-nœuds, apparence touffue, croissance rabougrie, réduction de la formation des panicules.
Manganèse	Activateur de certaines enzymes (Mn-SOD), impliquées dans le PS I comme complexe de séparation de l'eau.	Petites taches jaunes et chlorose internervaire sur les jeunes feuilles.
Zinc	Activateur de certaines enzymes, impliquées dans la synthèse de l'auxine.	Ralentissement de la croissance dû au raccourcissement de l'entre-noeud appelé 'rosette', diminution drastique de la taille des feuilles.
Molybdène	Cofacteur des enzymes impliquées dans le métabolisme de l'azote.	Chlorose et croissance rabougrie chez les jeunes feuilles, réduction drastique de la taille et de l'apparence du limbe de la queue d'aronde.
Nickel	Cofacteur métallique de l'enzyme uréase	Symptômes étroitement liés à une carence en fer

Tableau 3.6 : Résumé des fonctions physiologiques et des symptômes de carence en éléments minéraux chez les plantes.

4. La nutrition azotée :

4.1 L'azote :

L'atmosphère terrestre se compose d'environ 80 % d'azote, mais la forme extrêmement stable de l'azote atomique est le dinitrogène (N_2), qui n'est pas disponible pour les plantes.

Cependant, les microorganismes à la fois libres et symbiotiques peuvent fixer le N_2 atmosphérique sous forme d'ammonium (NH_4^+) qui est ensuite directement absorbé par les plantes ou transformé en nitrate (NO_3^-) par des bactéries nitrifiantes. La forme sous laquelle l'azote est absorbé de préférence dépend des conditions du sol et des espèces végétales. Les plantes adaptées à un pH bas et à un sol gorgé d'eau ont tendance à absorber le NH_4^+ , par exemple, le blé (*Triticum* sp.).

Dans les sols aérobies avec un pH plus élevé, le NO_3^- est la forme prédominante préférée par la plupart des plantes. De plus, on peut trouver dans le sol des composés organiques riche en azote, comme les acides aminés, et il est de plus en plus évident qu'ils peuvent aussi former d'importantes sources d'azote.

L'urée $CO(NH_2)_2$ est le principal type d'engrais azoté appliqué aux plantes cultivées. Les sols naturels contiennent généralement de plus faibles concentrations d'urée (~3 mM) mais dans les sols fertilisés, elle est présente jusqu'à 70 μ M niveau. L'enzyme uréase microbienne transforme l'urée du sol en ammonium et en CO_2 . En plus de l'application d'engrais, la dégradation de l'arginine (cycle de l'urée) et le catabolisme de l'uréide (catabolisme des purines) sont les sources d'urée pour les plantes.

4.2 L'absorption de l'azote :

Les plantes disposent de deux systèmes de transport de l'azote en fonction de la concentration d'azote (nitrate, ammonium et urée).

Le système de transport de l'azote à faible affinité fonctionne à des niveaux d'azote élevés (>1 mM) et le transport de l'azote à forte affinité est assuré par des protéines de transport qui fonctionnent à des concentrations d'azote submillimolaires. De plus, ces transporteurs sont classés en *systèmes de transport constitutifs et inductibles*.

Dans *le système de transport constitutif*, l'expression des gènes transporteurs est indépendante de l'azote alors que dans le système de *transport inductible*, l'expression des gènes transporteurs est induite par l'azote. Les transporteurs d'azote

localisés de la membrane, utilisant l'énergie libre fournie par la force motrice des protons, dépolarisent rapidement la membrane.

Les transporteurs d'ammonium agissent en tant qu'uniports, c'est-à-dire qu'ils transportent l'ammonium le long du gradient électrochimique ou en tant que co-transporteurs NH_3/H^+ tandis que les transporteurs de nitrate agissent en tant que symports, transportant de nitrate et de protons par l'intermédiaire d'une membrane de $2\text{H}^+ : \text{NO}_3^-$ symport. Les protéines transportant l'urée agissent comme symport de l'urée/ H^+ .

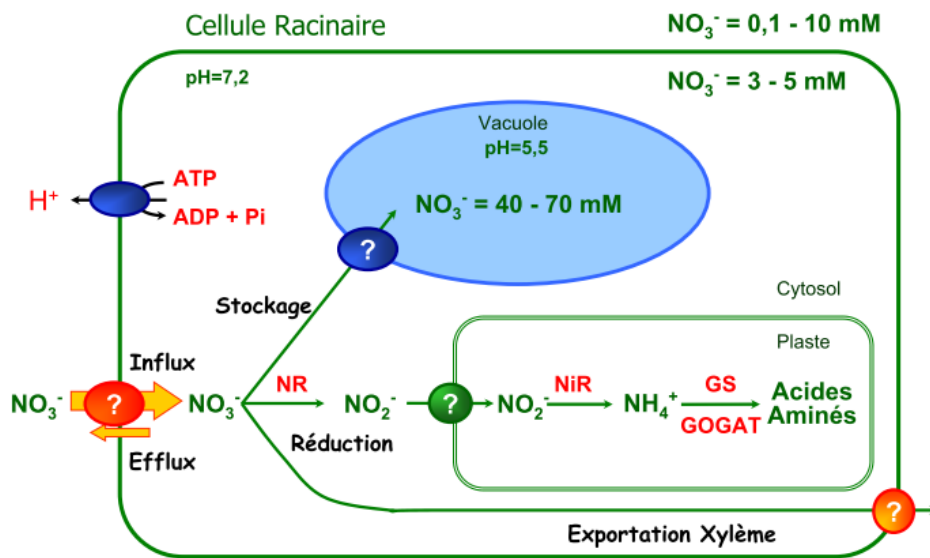


Figure 4.1 : Métabolisme azoté.

4.3 L'assimilation de l'azote :

4.3.1 L'assimilation de l'azote atmosphérique : la symbiose.

La fixation biologique de l'azote représente la majeure partie de la conversion du N_2 atmosphérique en ammonium et sert donc de point d'entrée clé de l'azote moléculaire dans le cycle biogéochimique de l'azote.

Certaines bactéries peuvent convertir l'azote atmosphérique en ammonium. La plupart de ces procaryotes fixateurs d'azote vivent dans le sol, généralement indépendants des autres organismes. Quelques-uns forment des associations symbiotiques avec des plantes supérieures dans lesquelles le procaryote directement fournit à la plante hôte de l'azote minéral en échange d'autres nutriments et des glucides.

De telles symbioses se produisent dans les nodules qui se forment sur les racines de la plante et qui contiennent les bactéries fixatrices d'azote. Le type de symbiose le plus courant se produit entre les membres de la famille des Fabaceae

(Leguminosae) et les bactéries du sol des genres *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Photorhizobium*, *Rhizobium*, et *Sinorhizobium* (collectivement appelé rhizobia).

4.3.1.1 Les bactéries fixatrices d'azotes :

Comme la fixation de l'azote nécessite de grandes quantités d'énergie, les enzymes **nitrogénases** qui catalysent ces réactions ont des sites qui facilitent l'échange d'électrons à haute énergie. L'oxygène, étant un accepteur d'électrons puissant, peut endommager ces sites et inactiver irréversiblement les nitrogénases, donc l'azote doit être fixé dans des conditions anaérobies.

Les procaryotes symbiotiques fixateurs d'azote résident dans les nodules, les organes spéciaux de la plante-hôte qui renferment les bactéries fixatrices d'azote (**Fig. 4.2**). Dans le cas des légumineuses et des plantes actinorhiziennes (arbres angiospermes : Ericacées ; Myricacées), les bactéries fixatrices d'azote induisent la formation de nodules racinaires.

Les graminées peuvent également développer des relations symbiotiques avec les organismes fixant l'azote, mais dans ces associations, les nodules racinaires ne sont pas produits. Les légumineuses et les plantes actinorhiziennes régulent la perméabilité aux gaz dans leurs nodules, en maintenant un niveau d'oxygène dans le nodule qui peut soutenir la respiration mais qui est suffisamment bas pour éviter l'inactivation des nitrogénases.

Les nodules contiennent une protéine hème de liaison à l'oxygène appelée **leghémoglobine**. La **leghémoglobine** est présente dans le cytoplasme des cellules nodulaires infectées à des concentrations élevées (700 μM dans les nodules de soja) et donne aux nodules une couleur rose. Cette protéine est synthétisée par la légumineuse hôte et permet de protéger un complexe enzymatique (nitrogénase/hydrogénase) des effets de l'oxygène moléculaire qui l'inactive et constitue une réserve d'oxygène pour les bactéries (activité aérobie).



Figure 4.2 : Nodules chez le haricot *Phaseolus vulgaris* L.

4.3.1.2 L'association hôte/symbiote :

La symbiose entre les légumineuses et le rhizobium n'est pas obligatoire. Les semis de légumineuses germent sans aucune association avec le rhizobium et peuvent rester non associés tout au long de leur cycle de vie.

Les rhizobiums sont également présents sous forme d'organismes vivants libres dans le sol. Cependant, dans des conditions où l'azote est limité, les symbiotes se recherchent mutuellement par un échange élaboré de signaux. Cette signalisation, le processus d'infection qui s'ensuit et le développement de nodules fixant l'azote impliquent des gènes spécifiques tant chez l'hôte que chez les symbiotes.

Les gènes végétaux spécifiques des nodules sont appelés gènes Nod. La première étape dans la formation de la relation symbiotique entre les bactéries fixatrices d'azote et leur hôte est la migration des bactéries vers les racines de la plante hôte. Cette migration est une réponse chimiotactique médiée par les attractifs chimiques, en particulier les (iso)flavonoïdes et les bêtaïnes, sécrétés par les racines. Ces attractants activent la protéine rhizobiale NodD, qui induit ensuite la transcription des autres gènes des nodules.

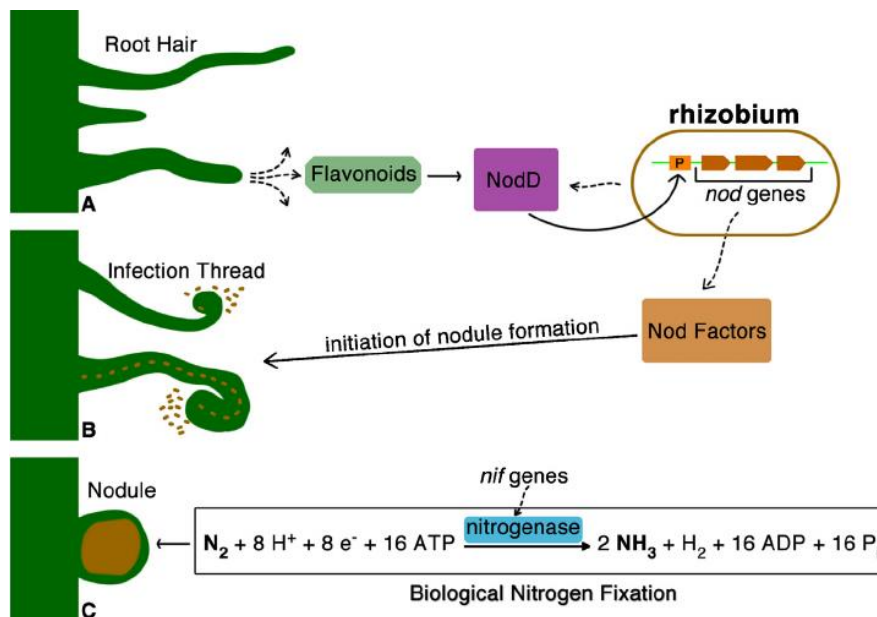


Figure 4.3 : La symbiose rhizobium/plante hôte.

Le processus

Deux processus - l'infection et l'organogenèse des nodules - se produisent simultanément pendant la formation des nodules racinaires (**fig 4.3**).

- a) Pendant le processus d'infection, les rhizobiums attachés aux poils de la racine libèrent des facteurs Nod qui induisent un enroulement prononcé des cellules ciliées de la racine.
- b) Les rhizobiums s'enferment dans le petit compartiment formé par les cellules de la racine. La paroi cellulaire du cheveu racinaire se dégrade dans ces régions, également en réponse à des facteurs de Nod, permettant aux cellules bactériennes d'accéder directement à la surface externe de la membrane plasmique de la plante.
- c) L'étape suivante est la formation du fil d'infection, une extension tubulaire interne de la membrane plasmique qui est produite par la fusion des vésicules de la membrane dérivée de l'appareil de Golgi au site d'infection.
- d) Le fil se développe à son extrémité par la fusion des vésicules sécrétoires à l'extrémité du tube. Plus profondément dans le cortex radulaire, près du xylème, les cellules corticales se différencient et commencent à se diviser, formant une zone distincte à l'intérieur du cortex, appelée un nodule primordium, à partir duquel le nodule se développe.
- e) Le fil d'infection rempli de rhizobiums proliférantes s'allonge à travers le poil de la racine et les couches cellulaires corticales, dans la direction du nodule primordium. Lorsque le fil d'infection atteint des cellules spécialisées à l'intérieur du nodule, son extrémité fusionne avec la membrane plasmique de la cellule hôte, libérant des cellules bactériennes qui sont conditionnées dans une membrane dérivée de la membrane plasmique de la cellule hôte.
- f) Au début, les bactéries continuent de se diviser et la surface de la membrane environnante augmente pour permettre cette croissance en fusionnant avec des vésicules plus petites.
- g) Peu de temps après, à un signal indéterminé de la plante, les bactéries cessent de se diviser et commencent à s'agrandir et à se différencier en organites endosymbiotiques fixateurs d'azote appelés bactéroïdes.

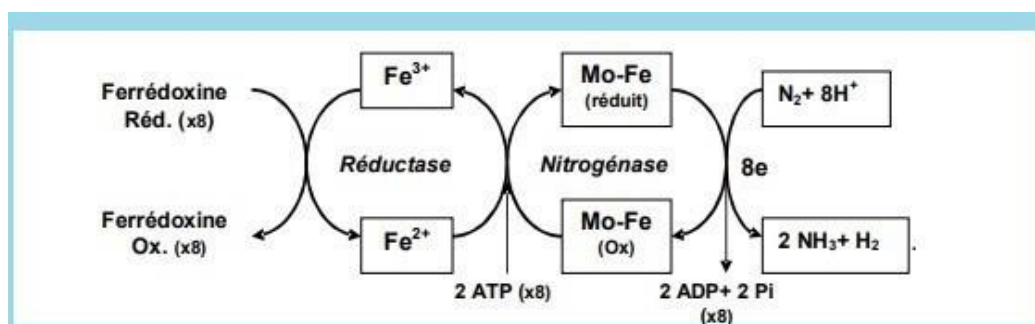


Figure 4.4 : La réduction de l'azote gazeux en ammonium se fait par en présence d'ATP, qui fournit l'énergie d'activation pour la réaction de fixation de N_2 , et d'un réducteur puissant. La source réductrice est une *ferrédoxine* chez la plupart des micro-organismes fixateurs d'azote. La réaction se fait par l'intermédiaire de deux catalyseurs protéiniques :

une **réductase**, aussi appelé **nitrogénase**, qui fournit les électrons et une nitrogénase 2 qui les utilise pour réduire l'azote atmosphérique.

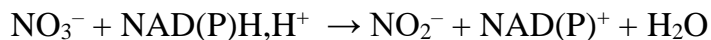
La fixation biologique de l'azote produit de l'ammoniac à partir de l'azote moléculaire. Le complexe enzymatique nitrogénase (la protéine Fe et la protéine MoFe) catalyse cette réaction. Les procaryotes symbiotiques fixant l'azote libèrent de l'ammoniac qui, pour éviter la toxicité, doit être rapidement converti en formes organiques dans les nodules racinaires avant d'être transporté vers la pousse via le xylème. Les légumineuses fixatrices d'azote peuvent être classées comme exportateurs d'amides ou d'uréides, selon la composition de la sève du xylème. Les amides (principalement les acides aminés asparagine ou glutamine) sont exportés par les légumineuses des régions tempérées, comme les pois (*Pisum*), le trèfle (*Trifolium*), les fèves (*Vicia*) et les lentilles (*Lens*). Les urées sont exportées par les légumineuses d'origine tropicale, comme le soja (*Glycine*), le haricot commun (*Phaseolus*). Les trois principaux uréides sont l'allantoïne, l'acide allantoïque et la citrulline. Les trois composés sont finalement libérés dans le xylème et transportés vers la pousse, où ils sont rapidement catabolisés en ammonium.

4.3.2 L'assimilation de l'azote minéral :

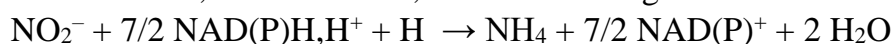
4.3.2.1 Assimilation des nitrates et des nitrites :

La réduction des nitrates nécessite de l'énergie qui provient essentiellement de la photosynthèse. La diminution du nombre d'oxydation lors de la transformation du nitrate (degré d'oxydation V) en ammonium (degré d'oxydation III) se fait par deux réactions successives catalysées par deux enzymes :

1. **La nitrate-réductase (NiR)**, qui intervient dans la réduction des nitrates (réduits en nitrites). Cette enzyme est sensible à la lumière et aux hormones (cytokinines). La NiR est située hors du chloroplaste. C'est le complexe enzymatique utilisant le NADH,H^+ ou le NADPH,H^+ comme donneur d'électrons et la FAD qui est le cofacteur de ce système. La réaction qui décrit la réduction des nitrates est⁵ :



2. **La nitrite-réductase** est située à l'intérieur du chloroplaste, elle catalyse la réduction du nitrite en ammonium. Le donneur d'électron est la ferrédoxine sous forme réduite, ou le NADPH,H^+ . La réaction globale est :



Le nitrate atteint rapidement les racines et est très facilement assimilé par les plantes, par de la réduction assimilative.

4.3.2.2 Assimilation de l'ammonium :

L'ammonium dérive de la fixation biologique de l'azote atmosphérique, des nitrates (ou de leur réduction) ou de l'absorption directe de l'ion ammonium. Il est toxique

pour la majorité des organismes mais est plus favorable dans la culture du maïs, des tomates jaunes, du riz par exemple. Pour être assimilé, il doit être transformé en amines ou amides non toxiques. L'assimilation de l'ammonium par les organismes fait intervenir successivement trois enzymes :

- ↪ **la glutamate déshydrogénase**, enzyme allostérique qui permet l'assimilation de l'ammoniac dans l'organisme et pour le catabolisme des acides aminés. Cette enzyme est présente dans tous les organismes : dans les mitochondries (pour les animaux) et dans les chloroplastes (pour les plantes).
- ↪ **la glutamine synthétase**, qui permet l'assimilation de l'ammoniac en présence d'énergie sous forme de liaison phosphate riche en énergie de l'ATP.
- ↪ **la glutamate synthétase**, qui s'associe à la glutamine synthétase est un précurseur essentiel pour la synthèse de purine et de pyrimidine, un modulateur du renouvellement protéique ou un intermédiaire pour la gluconéogenèse et l'équilibre acido-basique.

L'assimilation de l'azote se résume à la biosynthèse des protéines enzymatiques, de structures et de réserves. L'ammonium est très mal assimilé par les plantes à cause de sa charge positive, qui favorise sa fixation sur les minéraux du sol. Pour l'absorber, les racines de plante doivent être très proche de lui. Pour son assimilation par les plantes, la majeure partie de l'ammonium est transformée en nitrate par les micro-organismes telluriques avant son absorption par le système racinaire, ce processus est appelé nitrification. La nitrification a une durée longue d'une ou plusieurs semaines et dépend de la température. Une autre partie de l'ammonium est stockée dans le sol sous forme de matière organique et de biomasse microbienne et sera minéralisée selon les besoins des plantes.

4.4 Cycle de l'azote :

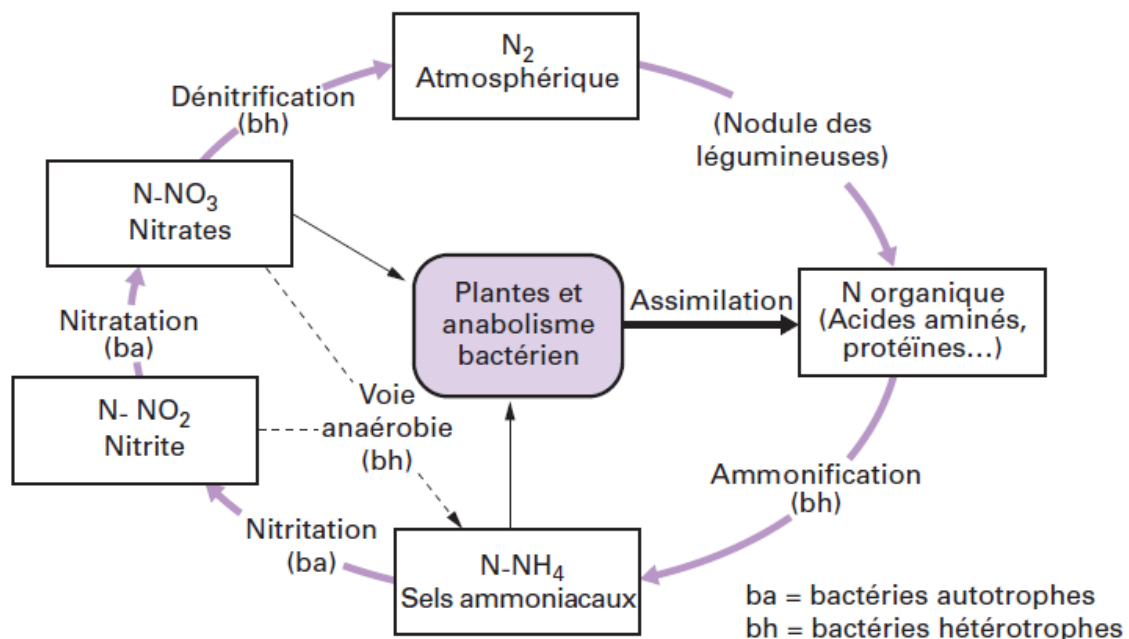


Figure 4.5 : Cycle de l'azote.

5. La nutrition carbonée :

5.1 Les pigments photosynthétiques absorbent la lumière qui alimente la photosynthèse :

L'énergie de la lumière solaire (**fig 5.1**) est d'abord absorbée par les pigments de la plante. Tous les pigments actifs dans la photosynthèse se trouvent dans le chloroplaste. **La chlorophylle** et la bactériochlorophylle sont les pigments typiques des organismes photosynthétiques. Les chlorophylles a et b se trouvent dans les plantes vertes, et c et d dans certains protistes et cyanobactéries. Toutes les chlorophylles ont une structure cyclique complexe qui est chimiquement liée aux groupes chlorines (**fig5.2**).

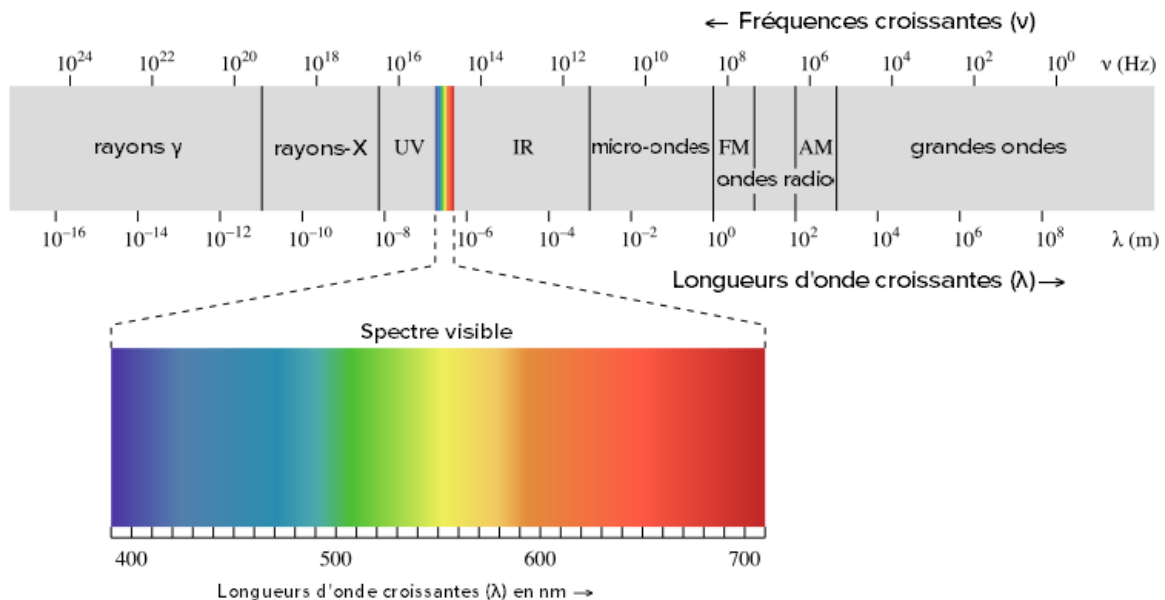


Figure 5.1 : Les spectre électromagnétique.

Les différents types de **caroténoïdes** présents dans les organismes photosynthétiques sont tous des molécules linéaires à doubles liaisons conjuguées multiples. Les bandes d'absorption dans la région de 400 à 500 nm donnent aux caroténoïdes leur couleur orange caractéristique. Les caroténoïdes se trouvent dans tous les organismes photosynthétiques. L'énergie lumineuse absorbée par les caroténoïdes est transférée à la chlorophylle pour la photosynthèse ; en raison de ce rôle, ils sont appelés **pigments accessoires**. Les caroténoïdes aident également à protéger l'organisme des dommages causés par la lumière.

Les phycobilisomes servent d'antennes primaires de récolte de lumière pour le photosystème II dans les cyanobactéries et les algues rouges. Ces complexes supramoléculaires sont principalement composés de phycobiliprotéines, famille de protéines solubles dans l'eau appelés phycobilines. L'énergie lumineuse absorbée est

transférée par un transfert d'énergie très rapide, sans radiation, de la phycoérythrine ou de la phycoérythrocyanine (le cas échéant) à la phycocyanine C et ensuite aux espèces d'allophycocyanines qui agissent comme transmetteurs d'énergie finale du phycobilisome au photosystème II ou centres réactionnels du photosystème I.

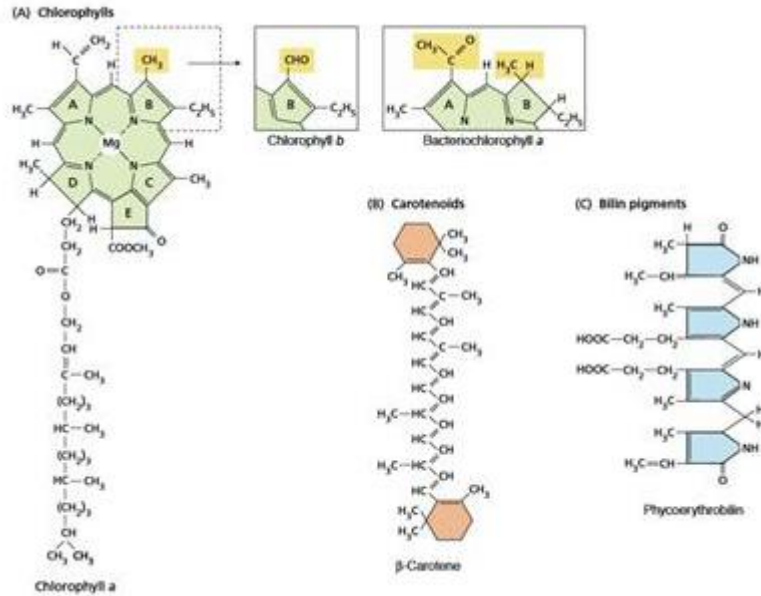


Figure 5.2 : Structures moléculaires de quelques pigments photosynthétiques.

5.1.1 Le spectre d'action :

Le spectre d'action (fig 5.3) décrit l'ampleur de la réponse d'un système biologique à la lumière en fonction de la longueur d'onde. Par exemple, un spectre d'action pour la photosynthèse peut être construit à partir de mesures de l'évolution de l'oxygène à différentes longueurs d'onde. Les spectres d'action ont été très importants pour la découverte de deux photosystèmes distincts fonctionnant dans des organismes photosynthétiques.

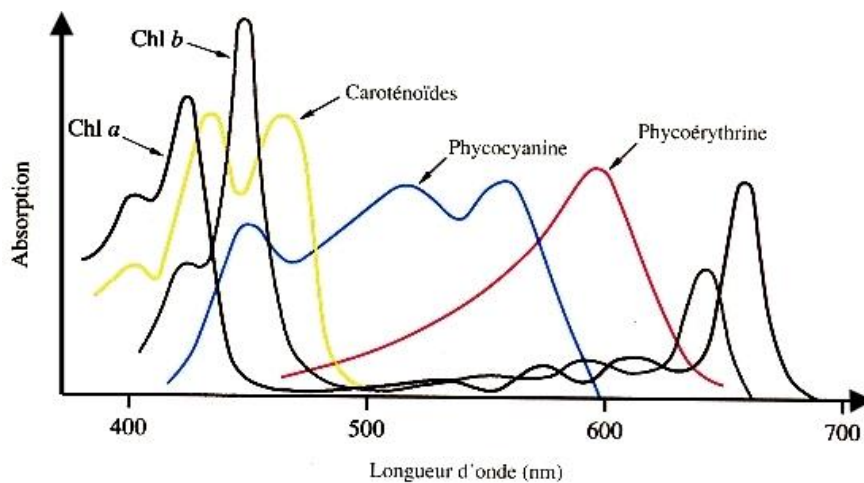


Figure 5.3 : Spectre d'action des pigments photosynthétiques.

5.2 Centres réactionnels et pigments :

L'absorption de l'énergie lumineuse est une coopération entre de nombreuses molécules de chlorophylle et de caroténoïdes. La plupart des pigments servent de complexe d'antenne, collectant la lumière et transférant l'énergie vers le complexe du centre réactionnel, où ont lieu les réactions chimiques d'oxydation et de réduction conduisant au stockage d'énergie à long terme.

En plein soleil, une seule molécule de chlorophylle n'absorbe que quelques photons par seconde. S'il y avait un centre réactionnel associé à chaque molécule de chlorophylle, les enzymes du centre réactionnel seraient inactives la plupart du temps, n'étant activées qu'occasionnellement par absorption de photons. Cependant, si un centre de réaction reçoit l'énergie de plusieurs pigments à la fois, le système reste actif une plus grande fraction de temps. Plusieurs centaines de pigments sont associés à chaque centre de réaction, et chaque centre de réaction doit fonctionner quatre fois pour produire une molécule d'oxygène d'où la valeur de 2500 chlorophylles par O₂. Les centres réactionnels et la plupart des complexes d'antennes font partie intégrante de la membrane photosynthétique. Dans les organismes photosynthétiques eucaryotes, ces membranes se trouvent à l'intérieur du chloroplaste ; dans les procaryotes photosynthétiques, le site de la photosynthèse est la membrane plasmique ou les membranes qui en dérivent.

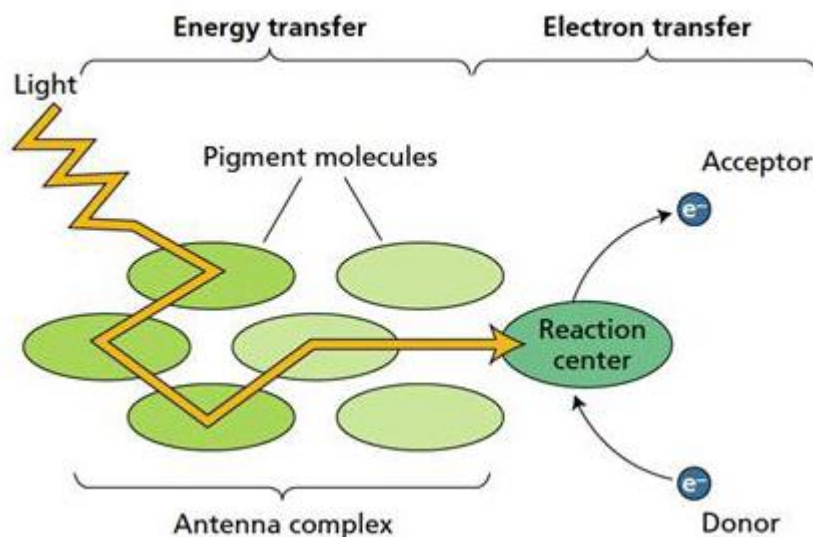


Figure 5.3 : Concept de base du transfert d'énergie pendant la photosynthèse.

5.3 Les chloroplastes siège de la photosynthèse :

Dans les eucaryotes photosynthétiques, la photosynthèse a lieu dans l'organe subcellulaire appelé chloroplaste (**Fig 1.5**). L'aspect le plus frappant de la structure du chloroplaste est le vaste système de membranes internes connues sous le nom de

thylakoïdes, qui sont le site des réactions lumineuses de photosynthèse. Les réactions de réduction du carbone, catalysées par des enzymes solubles dans l'eau, ont lieu dans le stroma, la région du chloroplaste à l'extérieur des thylakoïdes. Les membranes thylakoïdes étroitement associées les unes aux autres sont connues sous le nom de grana, et les membranes exposées dans lesquelles l'empilement est absent sont connues sous le nom de stroma. Deux membranes distinctes, composées chacune d'une bicouche lipidique et connues sous le nom d'enveloppe, entourent la plupart des types de chloroplastes. Le chloroplaste contient également son propre ADN, ARN et ribosomes.

5.3.1 Les photosystèmes PSI et PSII :

Le centre de réaction PSII, avec sa chlorophylle d'antenne et les protéines de transport d'électrons associées, est situé principalement dans les lamelles de grana (**fig. 2.8**).

- a. Le centre de réaction PSI et ses pigments d'antenne et protéines de transfert d'électrons associés, ainsi que l'enzyme ATP-synthase qui catalyse la formation de l'ATP, se trouvent presque exclusivement dans les stromas et sur les bords des grana.
- b. Le complexe cytochrome b6f de la chaîne de transport d'électrons qui relie les deux photosystèmes est réparti uniformément entre les stromas et les lamelles de granum. Ainsi, les deux réactions photochimiques qui ont lieu dans la photosynthèse sont séparés spatialement. Cette séparation implique qu'un ou plusieurs des porteurs d'électrons qui fonctionnent entre les photosystèmes diffusent de la région grana de la membrane à la région stroma, où les électrons sont délivrés au photosystème I.
- c. Le rapport PSII/PSI est d'environ 1,5:1, mais il peut changer lorsque les plantes sont cultivées dans des conditions de lumière différentes.

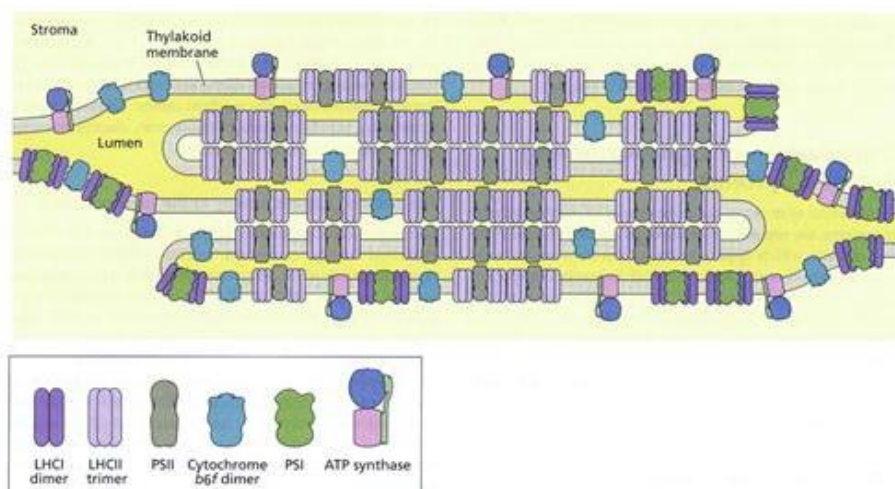


Figure 5.4 : Organisation des complexes protéiques de la membrane thylakoïde.

5.3.2 Mécanismes de transport d'électrons :

Les réactions de transfert des électrons entre l'eau (donneur d'électrons dans la photosynthèse oxygénique) et le NADP^+ (accepteur de deux électrons et d'un proton) font intervenir les réactions photochimiques (répartition des charges) qui s'effectuent à la lumière au niveau des centres réactionnels des deux photosystèmes et des molécules de chlorophylle piégées P680, P700, ainsi qu'une série de transporteurs d'électrons qui permettent un fonctionnement en série des photosystèmes. Il s'agit du transfert d'électrons acyclique. Il existe également un transfert d'électrons cyclique autour du PSI qui ne produit pas de NADPH.

Le schéma en Z est une représentation de ces transferts d'électrons, montrant la succession des différents couples redox concernés (exemple : $\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$, P680/P680+, $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$...) et en ordonnée, la valeur du potentiel d'oxydo-réduction. Sachant qu'un couple a une tendance d'autant plus grande à céder ses électrons que son potentiel redox est négatif, et qu'un transfert d'électrons entre deux couples redox s'effectue spontanément dans le sens croissant des potentiels red-ox, la représentation du schéma en Z indique immédiatement le sens spontané (trajet descendant) et non spontané (trajet ascendant) des électrons entre H_2O et NADP^+ . Les électrons provenant du système d'oxydation de l'eau sont transférés jusqu'à un accepteur final le NADP^+ par l'intermédiaire des centres réactionnels des deux photosystèmes et d'une série de transporteurs d'électrons (**fig 5.5**).

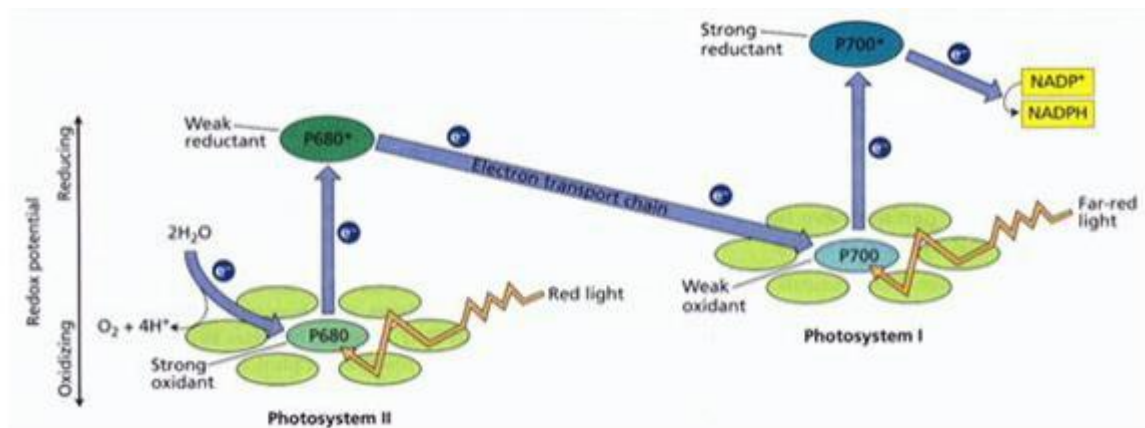


Figure 5.5 : Schéma en Z de la photosynthèse.

Les photons excitent la chlorophylle spécialisée des centres de réaction (P680 pour PSII ; P700 pour PSI), et un électron est éjecté. L'électron passe ensuite à travers une série de porteurs d'électrons et finit par réduire P700 (pour les électrons de PSII) ou NADP^+ (pour les électrons de PSI). Presque tous les processus chimiques qui composent les réactions lumineuses de la photosynthèse sont transportés par quatre complexes protéiques majeurs : le photosystème II, le complexe cytochrome b6f, le photosystème I et l'ATP synthase. Ces quatre complexes membranaires intégraux sont

à orientation vectorielle dans la membrane thylakoïdienne pour fonctionner comme suit (**fig 5.6**):

1. **Le Photosystème II** oxyde l'eau en O_2 dans le lumen des thylakoïdes et libère ainsi des photons.
2. **Le cytochrome b6f** oxyde les molécules de **plastohydroquinone (PQH₂)** qui ont été réduites par PSII et délivre des électrons au PSI. L'oxydation de la plastohydroquinone est couplée au transfert de protons dans le lumen à partir du stroma, générant une force motrice de protons.
3. **Le photosystème I** réduit le $NADP^+$ en $NADPH$ dans le stroma par l'action de la **ferredoxine (Fd)** et de la flavoprotéine **ferredoxine-NADP réductase (FNR)**.
4. L'ATP synthase produit de l'ATP au fur et à mesure que les protons diffusent à travers elle du lumen dans le stroma.

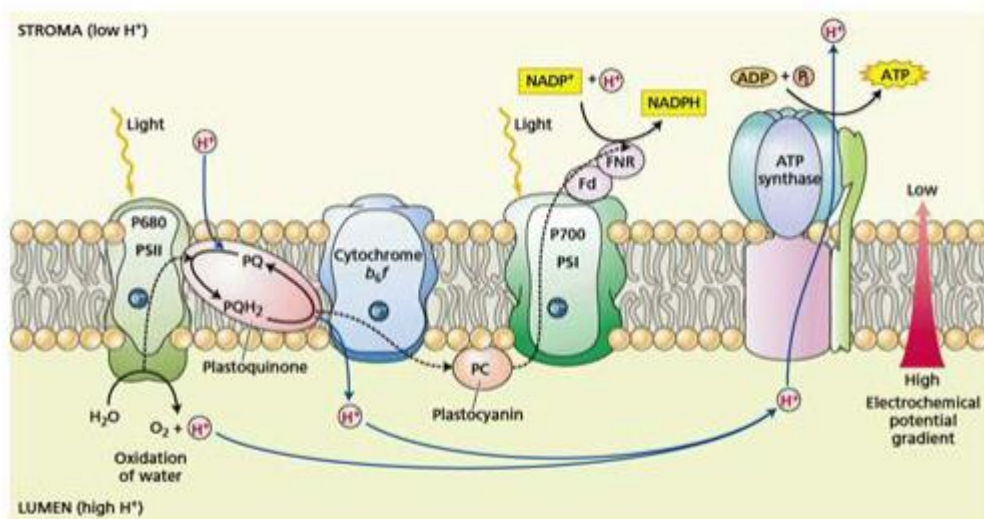


Figure 5.6 : Le transfert des électrons et des protons dans la membrane thylakoïde s'effectue vectoriellement par quatre complexes protéiques.

5.4 Le cycle Calvin-Benson :

Les produits de la réaction lumineuse, l'ATP et le NADPH, s'écoulent des membranes thylakoïdes vers le stroma et entraînent la réduction enzymatique du CO_2 atmosphérique en glucides et autres composants cellulaires. Comme les réactions localisées au stroma dépendent des produits des processus photochimiques et sont également régulées directement par la lumière. L'incorporation du CO_2 atmosphérique dans les composés organiques appropriés à la vie est réalisée par le cycle Calvin-Benson. Il existe deux produits principaux de la fixation photosynthétique du CO_2 : l'amidon, le polysaccharide de réserve qui s'accumule de façon transitoire dans les

chloroplastes, et le saccharose, le disaccharide qui est exporté des feuilles vers les organes en développement et de stockage de la plante.

Le cycle Calvin-Benson a été élucidé par M. Calvin, A. Benson et leurs collègues dans les années 1950. Il se déroule en trois étapes qui sont hautement coordonnées dans le chloroplaste (fig 5.7) :

1. Carboxylation de la molécule acceptrice de CO_2 . La première étape enzymatique engagée pour générer deux molécules d'un intermédiaire 3-carbone (3 phosphoglycérate).

2. Réduction du 3-phosphoglycérate.

3. Régénération de l'accepteur de CO_2 ribulose 1,5 bisphosphate.

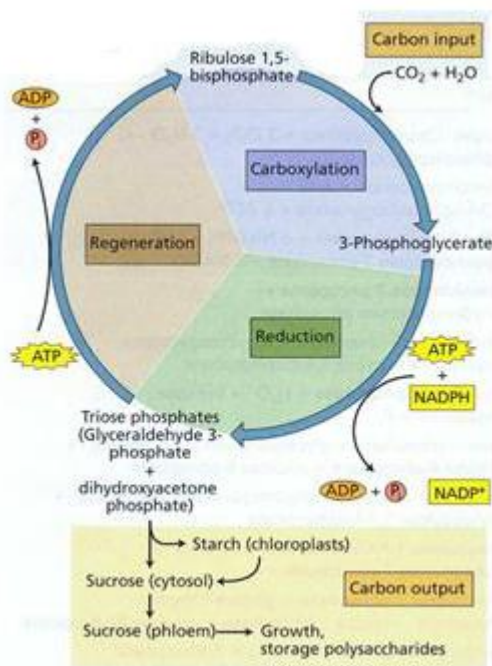
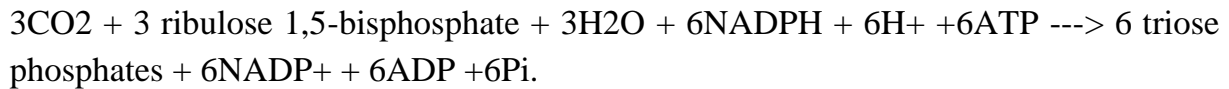


Figure 5.7 : Le cycle de calvin-Besnon.

- Dans la première étape, trois molécules de CO_2 et trois molécules de H_2O réagissent avec trois molécules de ribulose 1,5-bisphosphate pour donner six molécules de 3-phosphoglycérate. Cette réaction est catalysée par l'enzyme chloroplaste ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase, appelée rubisco. L'étape de réduction du cycle Calvin-Benson réduit le carbone du 3-phosphoglycérate provenant de l'étape de carboxylation. Pour éviter l'épuisement des intermédiaires du cycle Calvin-Benson, l'absorption continue de CO_2 atmosphérique nécessite une régénération constante du ribulose 1,5-bisphosphate accepteur de CO_2 .

- Les triose phosphates se forment dans les phases de carboxylation et de réduction du cycle Calvin-Benson au détriment de l'énergie (ATP) et des équivalents réducteurs (NADPH) générés dans les membranes thylakoïdes des chloroplastes :



- Parmi ces six triose phosphates, cinq sont utilisés dans la phase de régénération qui restaure le ribulose 1,5 bisphosphate, l'accepteur de CO₂, tandis que le sixième phosphate de triose représente la synthèse nette du CO₂ et est utilisé comme élément constitutif d'autres processus métaboliques.
- 5 triose phosphates + 3ATP → 3 ribulose 1,5-bisphosphate + 3ADP
- En résumé, la fixation de trois CO₂ dans un triose phosphate utilise 9ATP et 6NADPH.

Lorsque les feuilles sont gardées dans l'obscurité pendant de longues périodes (p. ex. la nuit), la concentration stromale de la plupart des intermédiaires biochimiques du cycle Calvin-Benson est faible. Par conséquent, lorsque les feuilles sont transférées à la lumière, presque tous les phosphates de triose stromal sont affectés à la production des intermédiaires nécessaires à la régénération du 1,5-bisphosphate de ribulose. La fixation du CO₂ commence après un délai, appelé période d'induction, et le taux de photosynthèse augmente avec le temps dans les premières minutes qui suivent le début de l'illumination.

5.5 La photorespiration :

Chez les plantes en C₃, la Rubisco n'est pas saturée par le CO₂ pour les concentrations atmosphériques (0,037%). L'oxygène entre en compétition car sa concentration est très élevée (21%). Dans les conditions normales, la Rubisco fonctionne en carboxylase et en oxygénase.

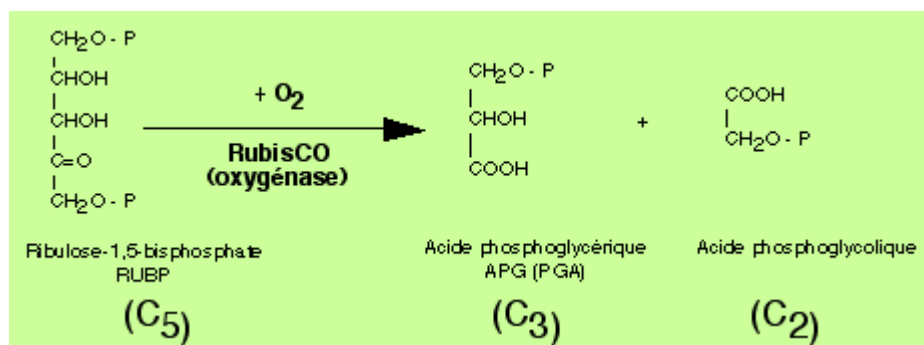


Figure 5.8 : Réaction oxygénase de la Rubisco.

5.5.1 Mise en évidence et bilan :

Cette photorespiration peut être mise en évidence de la façon suivante : la plante est éclairée par une lumière en conditions normales de manière à obtenir une photosynthèse nette. Lors du passage à l'obscurité, on note un comportement différent des plantes en C4 et en C3 (plus loin dans le cours). Chez les plantes en C4, le dégagement de CO₂ dû à la respiration est tout de suite régulier ; chez les plantes en C3, le dégagement de CO₂ est plus fort au cours des premières minutes. C'est le signe d'un dégagement de CO₂ supplémentaire qui existait pendant la période lumineuse et qui persiste quelques minutes après le passage à l'obscurité c'est la photorespiration.

Cette photorespiration fait intervenir trois compartiments cellulaires (le chloroplaste, le peroxysoxe et la mitochondrie (**fig 5.10**)). Elle repose sur la fonction oxygénase de la Rubisco. Le cycle photorespiratoire consiste dans la régénération d'une molécule d'APG à partir de deux molécules d'acide phosphoglucolique.

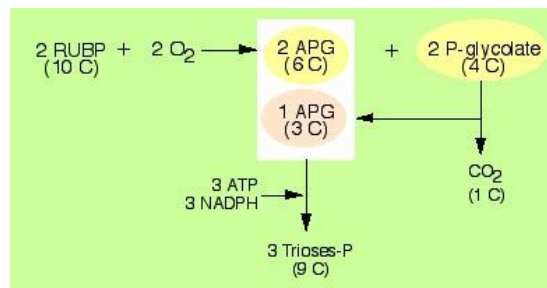


Figure 5.9 : Bilan en carbone du cycle photorespiratoire.

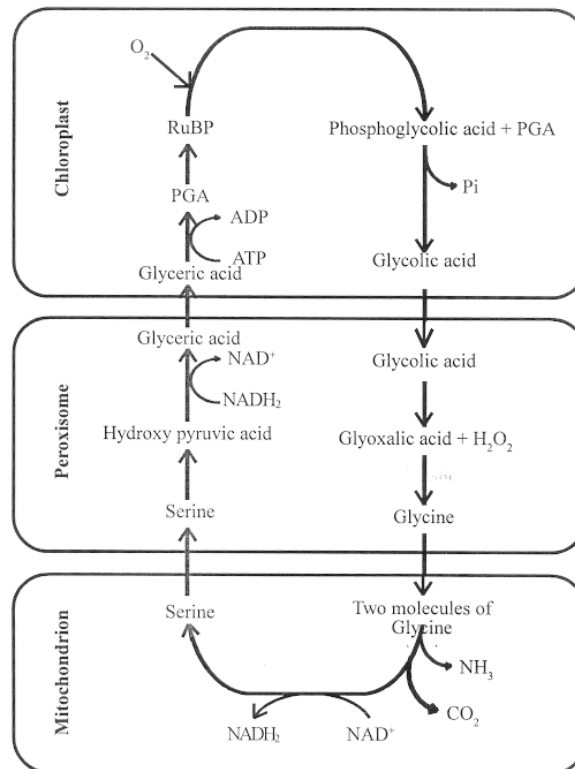


Figure 5.10 : Schéma de la photorespiration à travers les organites impliqués.

- La fonction oxygénase de la RubisCO aboutit à la formation d'APG et de Phosphoglycolate à partir du RUBP :
- Si, comme chez les végétaux supérieurs, le P-glycolate (C2) est converti en APG (C3) grâce au cycle photorespiratoire, les pertes de carbone organique sont plus limitées puisque : $2 \text{ C2} \rightarrow 1 \text{ C3} + \text{CO}_2$
- Le cycle photorespiratoire permet de récupérer 3 APG (9C) à partir de 2 RUBP (10C) soit 90% du carbone organique (fig 5.9)
- Globalement, il s'agit bien d'un processus catabolique avec perte de CO_2 et absorption d'oxygène (échanges gazeux de type respiratoire). De plus, il s'agit d'un processus qui consomme de l'ATP et du NADPH fournis par les réactions primaires (photosynthétiques).

5.5.2 Signification et rôle de la photorespiration :

La photorespiration diminue l'efficacité (rendement quantique) de la photosynthèse, en dégradant une partie des sucres formés. Chez les plantes en C3, le rapport de l'activité de la photorespiration (moles d' O_2 consommées) sur l'activité de la photosynthèse (moles d' O_2 dégagées) croît quand la température s'élève. La photorespiration dépend du rapport CO_2/O_2 . Elle est supprimée sous forte concentration en CO_2 (cas des plantes en C4).

Le rôle de la photorespiration n'est cependant pas uniquement négatif. On admet qu'elle participe à la photoprotection des végétaux. Elle permet le fonctionnement des réactions de transferts d'électrons et d'éviter les processus de photo-inhibition lorsque les plantes sont soumises à un éclairage intensif. Dans ce cas, les réactions d'assimilation du CO_2 se déroulent à vitesse maximale, la chaîne de transport d'électrons est saturée et l'excès de lumière absorbée par les photosystèmes produit une surexcitation des molécules de chlorophylle avec le risque de production de formes actives de l'oxygène, néfastes pour le chloroplaste et la cellule. La photorespiration, en débloquent la chaîne de transporteurs d'électrons et aussi en consommant de l'oxygène, protège de ces processus de photoinhibition. Elle joue également un rôle important dans la synthèse de certains acides aminés.

5.6 Les différents types de photosynthèse : plantes en C3, en C4 et CAM

Il existe différents modes de fixation du CO_2 chez les plantes, au cours de la photosynthèse. Ces mécanismes diffèrent par l'efficacité de cette étape de carboxylation. Le type de photosynthèse d'une plante est déterminé par le nombre d'atomes de carbone de la 1ère molécule organique formée lors de la fixation du CO_2 .

5.6.1 Les mécanismes des plantes en C3 : (détaillé plus haut).

La première étape du cycle de Calvin - Benson - Bassham est la carboxylation du ribulose 1,5 bisphosphate pour former un composé à 3 atomes de carbone, le 3-phosphoglycérate. Cette réaction est catalysée par la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase - oxygénase ou RuBisCO et la plupart des plantes fonctionnent selon ce mécanisme.

Comme son nom l'indique, la RuBisCO catalyse en fait 2 réactions :

- la carboxylation : $\text{RuBP} + \text{CO}_2 \rightarrow \text{intermédiaire en C6} \rightarrow 2 \times 3\text{-phosphoglycérate}$
- l'oxygénation ou photorespiration : $\text{RuBP} + \text{O}_2 \rightarrow \text{intermédiaire en C5} \rightarrow 3\text{-phosphoglycérate} + 2\text{-phosphoglycolate} + \text{H}_2\text{O}$

La photorespiration peut être préjudiciable à la plante du fait d'une diminution du taux net de photosynthèse.

5.6.2 Les mécanismes des plantes en C4 :

Chez certaines plantes (maïs, canne à sucre, sorgho, ...) il existe une autre voie d'assimilation du carbone qui se superpose au cycle de Calvin-Benson. Dans cette voie, **le CO₂ forme un acide à 4 carbones** (et non à 3 carbones) et 2 types de cellules sont impliqués, cellules du mésophylle riches en chloroplaste, et des cellules de la gaine périvasculaires dépourvues de chloroplastes. Les plantes qui possèdent cette voie n'ont pratiquement pas d'activité photorespiratoire.

Cette voie consiste en :

- Une phase de carboxylation dans les cellules du mésophylle (assise cellulaire entre les nervures, siège du cycle Calvin-Benson des plantes en C3). Ces cellules sont dépourvues de RuBisCO d'où l'absence de l'activité photorespiratoire.
 - Une phase de décarboxylation dans les cellules de la gaine périvasculaire (dépourvues de capacité photosynthétique). Ces cellules contiennent la RuBisCO.
- Les plantes qui ont ce mécanisme possèdent une autre enzyme capable de fixer le CO₂ : **la phosphoénolpyruvate carboxylase ou PEPcase**, uniquement présente dans les cellules du mésophylle (figure 5.11).
- Le CO₂ atmosphérique est hydraté HCO₃⁻.
- Le phosphoénolpyruvate (PEP) et HCO₃⁻ se combinent par une réaction de carboxylation catalysée par la PEPcase (dépourvue d'activité oxygénase) et forment l'**oxaloacétate** (acide en C4).

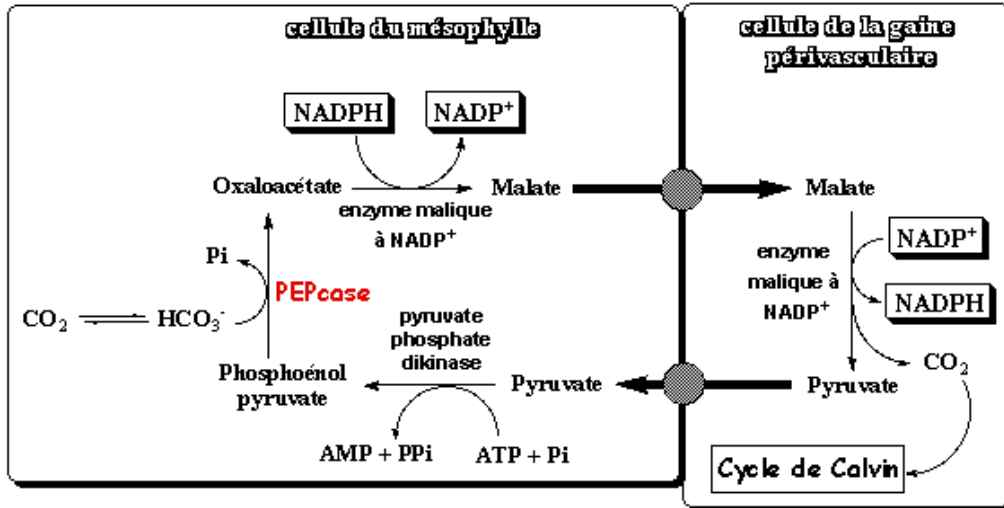


Figure 5.11 : Fixation du CO₂ des plantes C₄ (Enzyme malique à NADP⁺).

- Selon l'espèce de plante en C₄, l'oxaloacétate est réduit en malate ou transaminé en aspartate.
- Les acides en C₄ passent dans les cellules de la gaine périvasculaire voisines par les plasmodesmes.
- La paroi des cellules de la gaine périvasculaire est imperméable aux gaz. En conséquence, la décarboxylation des acides en C₄ accroît notablement la concentration en CO₂.
- Cet enrichissement en CO₂ rend la photorespiration nulle ou très faible chez les plantes en C₄ et ce d'autant plus que les cellules du mésophylle sont dépourvues en RuBisCO.

Suivant les plantes il existe 3 types de métabolisme de type C₄, qui font intervenir des intermédiaires et des compartiments cellulaires supplémentaires. Le nom de ces métabolismes est donné en fonction de l'enzyme de décarboxylation :

- Le type à enzyme malique à NADP⁺ (**fig 5.11**)
- Le type à PEP carboxykinase / cytoplasme des cellules du mésophylle et de la gaine périvasculaire.
- Le type à enzyme malique à NAD⁺ / mitochondrie de la gaine périvasculaire.

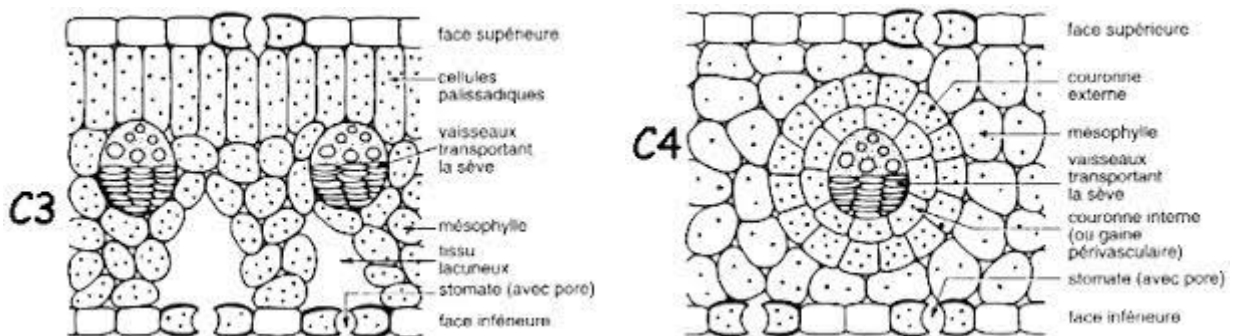


Figure 5.12 : Anatomie des plantes en C₃ et C₄.

5.6.3 Le mécanisme des plantes CAM (Crassulacean Acid Metabolism) :

Ces plantes grasses (désert, milieux riches en sel) possèdent la RuBisCO et la PEPcase comme les plantes de type C4. Leur mode de fonctionnement leur permet de réduire les pertes d'eau.

Cependant, la fixation du CO₂ n'est pas séparée dans l'espace (mésophylle / gaine périvasculaire) mais dans le temps : nuit/jour.

➤ *Durant la nuit :*

Les stomates des plantes CAM s'ouvrent uniquement la nuit, car à ce moment, la température est plus basse que durant la journée et le taux d'humidité est plus élevé. Cela provoque une faible évapotranspiration et donc de faibles pertes d'eau. C'est pourquoi les plantes CAM se sont spécialisées dans la fixation du CO₂ pendant la nuit.

Cette fixation est réalisée par la PEP carboxylase sur le phosphoénolpyruvate (PEP), qui provient de la dégradation de l'amidon et du saccharose produit dans le chloroplaste le jour. Cette fixation permet de former de l'oxaloacétate, qui sera immédiatement réduit en malate, puis stocké dans une vacuole sous forme d'acide malique, d'où le nom de plante à métabolisme acide. Autrement dit, durant la nuit, la plante CAM fait "le plein" de CO₂ sous forme d'acide malique, mais elle ne peut pas le transformer tout de suite en sucre du fait de l'obscurité. En effet, comme toutes les autres plantes, les plantes CAM ont besoin de l'énergie lumineuse du jour pour compléter le cycle de Calvin et pour ainsi accomplir la photosynthèse en entier.

➤ *Durant la journée :*

Les plantes CAM fixent donc le CO₂ la nuit et le stockent sous forme d'acide malique dans leurs vacuoles pour l'utiliser ensuite le jour lorsque les stomates sont fermés. À la fin de la nuit, l'acide malique est retransformé en malate, qui est transféré hors des vacuoles pour être décarboxylé en CO₂ et en pyruvate dans le cytosol. Cette décarboxylation est catalysée par une enzyme malique dépendante NAD⁺ (ou NADP⁺) ou une PEP carboxykinase. Après cette étape, le CO₂ est fixé à nouveau, mais cette fois grâce à la rubisco, pour ensuite entrer dans le cycle de Calvin dans le chloroplaste. C'est à la suite de ce cycle que des sucres comme l'amidon et le saccharose sont synthétisés. Le pyruvate sert aussi à refaire le stock d'amidon et est converti en sucres par néoglucogénèse.

Le cycle de Calvin a lieu le jour, car il a besoin du NADPH et de l'ATP produits durant la phase claire de la photosynthèse nécessitant de l'énergie lumineuse. Contrairement aux types de plantes C3 et C4, chez les plantes CAM cette étape se fait en absence d'échanges gazeux avec l'atmosphère, car à ce moment, leurs stomates sont fermés.

La seule source de CO₂ disponible pour effectuer le cycle de Calvin le jour est la réserve d'acide malique produite durant la nuit. La quantité de CO₂ disponible

diminue rapidement en cours de journée, jusqu'à ce que la vacuole de stockage soit épuisée. La photosynthèse est moins efficace chez les plantes CAM, le CO_2 étant le facteur limitant.

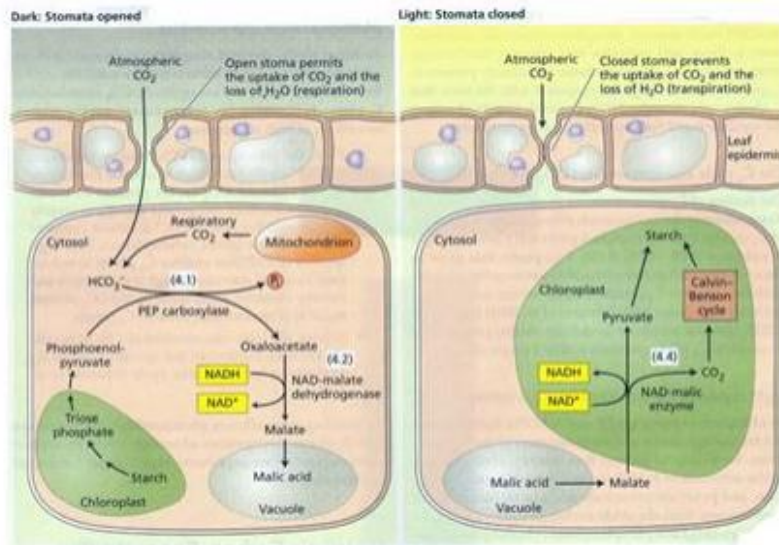


Figure 5.13 : Mécanisme de concentration du carbone inorganique : métabolisme de l'acide crassulacéanique (CAM).

Chapitre 3 :
Croissance, différenciation et développement des
végétaux.

1. De l'ovule fécondé à la plante mature :

Le développement d'une plante mature à partir d'un seul ovule fécondé fait suite à une succession précise et très ordonnée d'événements. L'ovule fécondé, ou zygote, se divise, se développe et se différencie en tissus et organes de plus en plus complexes. En fin de compte, ces événements donnent lieu à l'organisation complexe d'une plante mûre qui fleurit, porte des fruits, pousse des sénescentes et finit par mourir. Ces événements, ainsi que leurs programmes génétiques et biochimiques sous-jacents, et les nombreux autres facteurs qui contribuent à une progression ordonnée tout au long du cycle de vie, constituent le développement.

2. Les angiospermes (plantes à fleurs) :

2.1 L'embryogénèse :

La vie d'une plante commence quand une oosphère du sac embryonnaire dans les organes maternels d'une fleur est fertilisée par un gamète male pour former un zygote. La croissance et la différenciation du zygote produisent un embryon contenu dans une structure protectrice appelée graine. Dans des conditions appropriées, l'embryon dans la graine renouvellera sa croissance et continuera à se développer pour devenir une nouvelle plante.

La structure des fleurs semble varier énormément, mais toutes les fleurs suivent le même plan de base. Une fleur générique se compose de quatre verticilles ou cercles. Les deux verticilles les plus à l'extérieur - les sépales et les pétales - sont des structures végétatives ; et les deux plus à l'intérieur - les étamines et le pistil - sont respectivement les structures reproductrices mâles et femelles. À la base du pistil, ou structure femelle, se trouve l'ovaire, qui contient un ou plusieurs sacs embryonnaires, (**annexe 1, fig 1**).

2.1.1 Étamines et pollen :

L'anthère contient un grand nombre de cellules mères de microspores (sporogène), dont chacune subit une division méiotique pour former des microspores uninucléées. Les microspores sont ensuite enfermées dans des parois extérieures lourdes et résistantes et le noyau se divise mitotiquement, formant deux cellules - une cellule tubulaire et une cellule génératrice - dans la paroi originale des spores. C'est le grain de pollen mûr, (**annexe1, fig 2**).

2.1.2 Ovules et sacs embryonnaires :

Dans chaque ovule, une seule grande cellule diploïde, appelée cellule mère mégaspore, subit une mitose pour produire quatre cellules mégaspore. Une seule cellule mégaspore survit et cette cellule subit une division méiotique pour produire un sac embryonnaire à huit noyaux haploïdes. La division cellulaire subséquente produit un sac embryonnaire mature dans lequel les huit noyaux sont séparés en sept cellules. L'une de ces cellules est l'œuf. Une autre est la grande cellule centrale contenant deux noyaux polaires, (**annexe1, fig 3**).

2.2 La double fécondation chez les angiospermes :

Les grains de pollen matures sont libérés des anthères et transportés à la surface stigmatique du pistil par les insectes, le vent ou un autre vecteur. Une fois que le grain de pollen atterrit sur la surface stigmatique - un événement appelé **pollinisation** - le grain de pollen absorbe l'eau et envoie un tube de pollen qui pousse le long du style du

pistil vers l'ovule. Le noyau du tube migre le long du tube pollinique et dirige sa croissance. La paroi cellulaire de la cellule génératrice se désagrège et le noyau génératif se divise une fois pour former deux noyaux à n chromosome qui suivent le noyau du tube à mesure qu'il s'allonge.

Au stade final, le tube pollinique allongé pénètre dans l'ovule en se développant à travers le micropyle (l'espace entre les extrémités des téguments environnants) et libère les deux noyaux dans le sac embryonnaire. En fin de compte, l'un des deux noyaux entre dans l'ovule et féconde le noyau de l'ovule pour former le zygote ($2n$). Le deuxième noyau entre dans la grande cellule centrale et fusionne avec les deux noyaux polaires pour former un noyau triploïde ($3n$) l'albumen. L'albumen formera ensuite le tissu nutritif primaire, de l'embryon en développement. L'implication de deux noyaux de cette façon est appelée **double fécondation**, une caractéristique unique aux plantes à fleurs ou aux angiospermes (annexe 1, fig 4).

2.3 La formation de la graine :

Le zygote principal subit une suite de segmentations rigoureusement orientées. À ses débuts, l'embryogenèse est très voisine chez toutes les Angiospermes. Par divisions transversales répétées, une file de cellules est édiflée. On distingue, du côté du micropyle, le suspenseur et, vers l'intérieur, une **cellule terminale**. Cette dernière, par divisions longitudinales, puis péricleines, est à l'origine d'un petit massif méristématique, ébauche de l'embryon. À ce stade, l'ensemble a une symétrie axiale ; c'est le **proembryon**. Les divisions se poursuivant, les organes principaux sont mis en place et la symétrie change. Par exemple, chez la capselle (Brassicacées, Dicotylédones), l'embryon acquiert une symétrie bilatérale par soulèvement des deux lobes cotylédonaire (**stade cordiforme**). Ultérieurement, se distinguent les cellules qui sont à l'origine des méristèmes primaires apicaux qui fonctionneront à la germination. La **gemma**, au-dessus des cotylédons, est l'ébauche de l'**épicotyle**, c'est-à-dire de la tige feuillée.

Une seule feuille primordiale ou cotylédon apparaît chez les Monocotylédones, deux chez les Dicotylédones.

Le zygote accessoire donne une masse de cellules inorganisées, à rôle nourricier, l'albumen. Le cloisonnement cellulaire y est souvent tardif par rapport aux divisions nucléaires et les premiers stades sont coenocytiques. C'est un tissu transitoire qui, suivant les espèces, s'accroît plus ou moins vite par rapport à l'embryon, mais qui sera de toute façon digérée par lui, soit pendant la formation de la graine, soit seulement à la germination. De sorte qu'à maturité, il existe des graines albuminées (ricin) et des graines exalbuminées (haricot).

La maturation de la graine correspond à une période d'élaboration très intense de réserves dans l'albumen et/ou dans les cotylédons : sécrétion de protéines et de lipides dans le cytoplasme, concentration d'amidon dans les plastes. Cette période s'achève par une déshydratation active du protoplasme : les vacuoles disparaissent et les protéines se rassemblent en grains d'aleurone.

2.3.1 La maturation de la graine :

La teneur en eau des tissus chute en moyenne de 90% à 10%. La déshydratation s'accompagne d'un très fort ralentissement de l'activité physiologique. Les échanges respiratoires deviennent à peine perceptibles : **la graine entre en vie ralentie**.

Apparemment inerte, elle présente alors une capacité de résistance exceptionnelle aux facteurs physiques et chimiques de l'environnement. Elle supporte notamment de très basses températures. Elle peut rester dans cet état pendant des durées très variables. La graine est une forme de conservation de l'espèce remarquablement adaptée au passage de périodes défavorables. La longévité des graines, c'est-à-dire le temps pendant lequel elles peuvent rester en vie ralentie, est d'autant plus grande que la déshydratation est forte et les téguments sont imperméables. Suivant les espèces, elle va de quelques semaines (cacaoyer, hévéa, dont les réserves oléagineuses s'oxydent rapidement) à dix - vingt ans (la majorité). Elle atteint parfois plusieurs siècles (nélombo).

L'embryon est pourvu de réserves qui lui permettront de reprendre sa croissance sans autres besoins que l'oxygène de l'air et l'eau. La graine constitue par son organisation, sa structure et son mode de vie, une forme de dissémination et de colonisation sans équivalent. Résultat d'une longue série de transformations évolutives, elle confère aux plantes à fleurs une remarquable capacité de survie et d'implantation. La graine est ainsi un des éléments déterminants de leur extension explosive au cours des temps géologiques (tertiaire) et de leur réussite dans la nature actuelle. C'est pourquoi, on préfère souvent l'appellation de **Spermaphytes** à celle de **Phanérogames**, la fleur étant une structure plus variable et plus difficile à définir. Lorsque les conditions deviennent favorables, la graine germe : l'embryon est le point de départ d'un nouvel organisme.

2.4 La fructification :

Le fruit est le résultat de la transformation de la fleur après la fécondation. La reprise de la croissance concerne surtout la partie femelle, c'est-à-dire les carpelles. Sur le fruit, les différentes parties du **gynécée** (styles, stigmates, sutures carpellaires) restent souvent reconnaissables ainsi que divers résidus floraux (périanthe, étamines desséchées). La position de ces derniers permet alors de reconnaître si le fruit dérive d'un ovaire supère ou infère. La paroi carpellaire devient péricarpe. Deux types de transformations peuvent intervenir :

- 1) les cellules élaborent des parois épaisses qui se lignifient (sclérification). L'organe devient dur. On le qualifie de fruit sec.
- 2) les cellules gélifient leurs parois qui deviennent hydrophiles ; la cohésion intercellulaire s'affaiblit. Il se forme une pulpe plus ou moins fondante : on parle de fruit charnu.

Un fruit simple dérive de la transformation d'une fleur. Un fruit composé, ou infrutescence, naît de la transformation d'une inflorescence ; il peut être sec ou charnu. La dispersion des graines loin du pied producteur se fait par différents procédés : utilisation du vent (anémochorie, facilitée par des expansions légères comme aigrettes, bractées ailées...), des animaux (zoochorie), éclatement du fruit et projection des graines, enterrement des fruits par allongement du pédoncule, (**annexe 2, fig 1 ;2**).

2.4.1 Les fruits secs :

Certains restent clos à maturité (fruits secs **indéhiscents**) ; le type en est l'**akène** qui renferme 1 seule graine libre sous le péricarpe (noisette, pissenlit). Ces fruits se détachent entiers de la plante-mère. Lourds, ils tombent sur place (glands sous les chênes) ; plus légers, ils sont souvent munis de dispositifs (ailes, aigrettes, crochets) qui favorisent leur dispersion par le vent ou les animaux.

D'autres fruits s'ouvrent à maturité et libèrent les graines (fruits secs **déhiscents**). On distingue selon le nombre de carpelles et le mode de déhiscence : le **follicule** (1C s'ouvrant par 1 fente) ; le **gousse** ou légume (1C s'ouvrant par 2 fentes) ; le **silique** (2C soudés s'ouvrant par 4 fentes délimitant 2 valves et 1 cadre porteur des graines). Un fruit sec déhiscents formé de plusieurs carpelles soudés est une capsule ; elle peut s'ouvrir par des fentes, des pores, des dents. Ces zones de sortie des graines occupent des positions précises, ce qui leur donnent un intérêt systématique.

2.4.2 Les fruits charnus :

Il en existe deux types principaux :

- 1) les **baies** dont tout le péricarpe devient charnu ; les graines ou **pépins** baignent dans les cellules dissociées (raisin, groseille, tomate).
- 2) les **drupes** dont la partie interne du péricarpe est lignifiée et forme un **noyau** dur protégeant les graines ou **amandes** (prune, pêche, olive ; noix et noix de coco sont des noyaux de drupes dont l'enveloppe s'est désagrégée).

Les tissus charnus accumulent, au cours de la maturation du fruit, des substances organiques variées (glucides très abondants : saccharose ou glucose dans les vacuoles, amidon dans les plastes ; et aussi lipides, tanins, alcaloïdes, essences volatiles). Des pigments sont souvent élaborés : anthocyanes et flavones dans les vacuoles, carotène dans les plastes qui, de chloroplastes (fruit vert), se transforment en chromoplastes (fruit mûr). La dissociation cellulaire résulte d'une autodigestion des parois, en particulier des lamelles moyennes et des ciments pectiques, résultant d'une synthèse massive de pectinases (phénomène de gélification ou « métamorphose pectique »).

À côté des baies et des drupes simples et typiques, il existe des variantes. Ainsi, dans la framboise, chacun des nombreux carpelles libres de la fleur évolue en une petite drupe ; le fruit est une **polydrupe**. Dans les **agrumes** (mandarine, orange, citron), la zone interne du péricarpe émet des poils succulents qui tapissent chaque « quartier »

(= carpelle), la partie externe donnant le zeste. Enfin, le réceptacle floral, les bractées, voir tous les tissus de l'inflorescence peuvent devenir charnus. Chez la figue, c'est le réceptacle de l'inflorescence en forme d'outre qui devient fondant ; au centre, se trouvent les fleurs transformées en akènes. L'ananas est un fruit composé où l'axe

de l'inflorescence, bractées florales et ovaires infères sont concrets et charnus ; il n'y a pas de graines : le développement est **parthénocarpique**. Un fruit parthénocarpique provient du développement des ovaires sans qu'il y ait fécondation des ovules : le fruit est donc sans graines (ananas, banane, certains agrumes...).

3. Les gymnospermes : (cas des conifères) :

Chez les conifères (sapins, épicéas, pins, douglas, tsugas, mélèzes, faux-cyprès, cyprès, thuyas, séquoias, araucarias...), le sporophyte est l'arbre fait d'un tronc pourvu de racines, de branches ramifiées en rameaux portant des feuilles transformées en aiguilles ou en écailles, et développant au printemps des **strobiles** ou **cônes**. Il existe de petits cônes mâles et de plus grands cônes femelles, c'est-à-dire des strobiles d'étamines et des strobiles d'ovules.

3.1 Le cône mâle :

Chaque strobile mâle est fait de quelques dizaines d'écailles (futurs étamines chez les angiospermes) ou **microsporophylles** (= feuilles transformées portant des sporanges producteurs de spores donnant des gamétophytes mâles) portant chacune à sa face inférieure deux sacs dans lesquels se forment les grains de **pollen**. Ces **sacs polliniques** correspondent à des (micro)sporangies ne libérant pas les (micro)spores qui s'y forment par méiose, mais ce que ces cellules haploïdes ont produit : chaque grain de pollen est donc un gamétophyte mâle, haploïde, ou **microgamétophyte**. Quand les cônes mâles sont mûrs au printemps, ils libèrent les grains de pollen par millions : cette poussière jaune crée de véritables nuages se déposant partout aux alentours des conifères. Chaque grain de pollen est une minuscule sphère portant latéralement deux petits ballonnets pleins d'air, ce qui augmente sa surface de prise au vent et favorise sa dispersion. A l'intérieur d'une double enveloppe sphérique cellulosique, le grain de pollen est formé de **deux cellules**, l'une **végétative**, l'autre **reproductrice** ou **généralive** (**annexe 3, fig 1**).

3.2 Le cône femelle :

Chaque strobile femelle est fait de quelques dizaines d'écailles **ovulifères** (futurs carpelles chez les angiospermes) ou **mégasporophylles** (=feuilles transformées portant des sporanges producteurs de spores donnant des gamétophytes femelles) portant chacune à sa face supérieure deux **ovules** basaux, correspondant aux sporanges diploïdes. L'ovule est constitué du **nucelle** central entouré d'un **tégument** percé en un point, le **micropyle**, toutes structures diploïdes. Au sein du nucelle, correspondant au mégasporange, apparaît par méiose une cellule plus grande que les autres : la **mégaspore**. Par division, cette mégaspore haploïde produit une masse ovoïde correspondant au gamétophyte femelle haploïde ou **mégagamétophyte**. Celui-ci forme au niveau de l'archégone simplifié quelques gros gamètes femelles ou oosphères, (**annexe 3, fig 1**).

3.3 L'embryogénèse et la formation de la graine :

Emportés par le vent, quelques grains de pollen finissent par arriver, via le micropyle de l'ovule, à la surface du nucelle. A ce moment, chaque grain de pollen germe et émet un **tube pollinique** qui pénètre à travers le nucelle jusqu'à une oosphère. Ce tube pollinique transporte deux noyaux végétatifs et, à son extrémité, deux gamètes mâles ou anthérozoïdes au cytoplasme très réduit. Plusieurs tubes polliniques issus de plusieurs grains de pollen et nourris par le nucelle peuvent se côtoyer. Lorsqu'un tube pollinique atteint une oosphère, son extrémité s'ouvre et des

deux anthérozoïdes libérés, l'un féconde le gamète femelle qui devient un zygote et l'autre se **désagrège**. De tous les zygotes formés, un seul se développe par ovule ; les autres dépérissent et disparaissent. L'embryon croît par division en se nourrissant du prothalle femelle ou mégagamétophyte, réserve appelée **endosperme** : les premières futures feuilles apparaissent sous forme des **cotylédons** qui puisent leurs réserves dans l'endosperme. Le tégument de l'ovule entoure désormais la **graine**.

La graine, attachée à une fine aile de la mégasporophylle facilitant sa dispersion par le vent, est donc faite d'une **plantule** diploïde provenant de la fécondation, de l'endosperme haploïde car représentant le mégagamétophyte, et du nucelle et du tégument diploïde du sporophyte parental, (**annexe 3, fig 2**).

4. La germination :

La germination est généralement la croissance d'une plante contenue dans une graine ; elle entraîne la formation du plant, c'est aussi le processus de réactivation de la machinerie métabolique de la graine qui entraîne l'émergence de la radicule et de la plumule.

Les graines dormantes sont des graines mûres qui ne germent pas parce qu'elles sont soumises à des conditions environnementales externes qui empêchent l'initiation de processus métaboliques et la croissance cellulaire. Dans de bonnes conditions, la graine commence à germer et les tissus embryonnaires reprennent leur croissance, se développant vers un semis.

4.1 La dormance (**annexe 4, fig1**) :

La dormance des graines est une adaptation évolutive qui empêche les graines de germer dans des conditions écologiques inadéquates qui mèneraient typiquement à une faible probabilité de survie des semis. Les graines dormantes ne germent pas dans une période de temps donnée sous une combinaison de facteurs environnementaux qui sont normalement favorables à la germination des graines non dormantes.

Une fonction importante de la dormance des graines est de retarder la germination, ce qui permet la dispersion et empêche la germination simultanée de toutes les graines. L'étalement de la germination protège certaines graines et semis des dommages ou de la mort causés par de courtes périodes de mauvais temps ou par des herbivores transitoires ; il permet également à certaines graines de germer lorsque la concurrence d'autres plantes pour la lumière et l'eau peut être moins intense.

Une autre forme de retard de germination des semences est **la quiescence des semences**, qui diffère de la véritable dormance des semences et se produit lorsqu'une graine ne germera pas parce que les conditions environnementales externes sont trop sèches ou trop chaudes ou froides pour la germination.

De nombreuses espèces de plantes ont des graines qui retardent la germination de plusieurs mois ou années, et certaines graines peuvent demeurer dans la banque de graines du sol pendant plus de 50 ans avant germination. Certaines graines ont une très longue période de viabilité, et la plus ancienne graine en germination documentée provient d'une étude réalisée sur des tissus enfouis dans le pergélisol sibérien. Les

graines de silène sténophylle ont été estimées à 31 800 ans et les chercheurs ont réussi à régénérer la plante.

4.1.1 Dormance exogène :

↳ *Dormance physique :*

La dormance causée par un tégument imperméable est appelée dormance physique. La dormance physique est le résultat de la ou des couches imperméables qui se forment pendant la maturation et le séchage de la graine ou du fruit. Cette couche imperméable empêche la graine d'absorber l'eau ou les gaz. De ce fait, la graine ne peut pas germer jusqu'à ce que la dormance soit brisée.

Dans les systèmes naturels, la dormance physique est brisée par plusieurs facteurs, notamment les températures élevées, les fluctuations de température, le feu, le gel/dégel, le séchage ou le passage dans le tube digestif des animaux.

↳ *Dormance mécanique :*

On parle de dormance mécanique lorsque les téguments ou autres revêtements sont trop durs pour permettre à l'embryon de se développer pendant la germination.

↳ *Dormance chimique :*

Comprend les régulateurs de croissance, comme l'acide abscissique, ils sont présents dans les revêtements entourant l'embryon. Ils peuvent être lessivés hors des tissus par lavage ou trempage de la graine. D'autres produits chimiques qui empêchent la germination sont éliminés des graines par les eaux de pluie ou la fonte des neiges.

4.1.2 Dormance endogène :

↳ *Dormance physiologique :*

La dormance physiologique empêche la croissance des embryons et la germination des graines jusqu'à ce que des changements chimiques se produisent. La dormance physiologique est indiquée lorsqu'une augmentation du taux de germination se produit après une application d'acide gibbérellique (GA3) ou après une post-maturation sèche ou un stockage à sec. Il est également indiqué lorsque des embryons de semence dormants sont excisés et produisent des plantules saines : ou lorsque jusqu'à 3 mois de stratification à froid (0-10 °C) ou à chaud (=15 °C) augmente la germination.

↳ *Dormance morphologique :*

En dormance morphologique, l'embryon est sous-développé ou indifférencié. Certaines graines ont des embryons entièrement différenciés qui doivent croître davantage avant la germination des graines, ou les embryons ne sont pas différenciés en différents tissus au moment de la maturation des fruits.

Embryons immatures - certaines plantes libèrent leurs graines avant que les tissus des embryons ne se soient complètement différenciés et les graines mûrissent qu'après avoir absorbées l'eau du sol, la germination peut être retardée de quelques semaines à quelques mois.

↳ *Dormance combinée :*

Ces graines ont une dormance morphologique et physiologique.

La dormance morpho-physiologique se produit lorsque les graines avec des embryons sous-développés ont également des composants physiologiques à la

dormance. Ces graines nécessitent donc des traitements de rupture de dormance ainsi qu'une période de temps pour développer des embryons à pleine croissance.

4.2 Les conditions de germination :

La germination des graines dépend des conditions internes et externes. Les facteurs externes les plus importants sont **la bonne température, l'eau, l'oxygène** ou l'air et parfois **la lumière** ou **l'obscurité**.

Diverses plantes ont besoin de différentes variables pour une germination réussie des graines. Cela dépend souvent de la variété de semence individuelle et est étroitement lié aux conditions écologiques de l'habitat naturel d'une plante. Pour certaines graines, leur germination future est influencée par les conditions environnementales pendant la formation des graines ; le plus souvent, il s'agit de types de dormance des graines.

4.2.1 L'eau :

L'eau est nécessaire à la germination. Les graines matures sont souvent extrêmement sèches et ont besoin d'absorber des quantités importantes d'eau, par rapport au poids sec de la graine, avant que le métabolisme cellulaire et la croissance puissent reprendre.

La plupart des graines ont besoin de suffisamment d'eau pour humidifier les graines, mais pas assez pour les faire tremper. L'absorption d'eau par les graines est appelée **imbibition**, ce qui entraîne le gonflement et la rupture de l'enveloppe de la graine. Lorsque les graines sont formées, la plupart des plantes stockent une réserve alimentaire avec les graines, comme l'amidon, les protéines ou les huiles. Cette réserve alimentaire nourrit l'embryon en croissance. Lorsque la semence absorbe de l'eau, des **enzymes hydrolytiques** sont activées qui décomposent ces ressources alimentaires stockées en produits chimiques métaboliquement utiles.

4.2.2 L'oxygène :

L'oxygène est nécessaire au métabolisme de la semence en germination. L'oxygène est utilisé dans la respiration aérobie, la principale source d'énergie du semis jusqu'à la croissance des feuilles ; si une semence est enfouie trop profondément dans le sol ou si le sol est gorgé d'eau, elle peut être affamée par l'oxygène. Certaines graines ont un tégument imperméable qui empêche l'oxygène de pénétrer dans la graine, causant un type de dormance physique qui se brise lorsque le tégument est suffisamment usé pour permettre l'échange gazeux et l'absorption d'eau de l'environnement.

4.2.3 La température :

La température affecte le métabolisme cellulaire et les taux de croissance. Les graines de différentes espèces et même les graines d'une même plante germent sur une large gamme de températures.

Les graines ont souvent une plage de températures dans laquelle elles vont germer, et elles ne le feront pas au-dessus ou en dessous de cette plage. De nombreuses graines germent à des températures légèrement supérieures à 16-24°C, tandis que d'autres germent juste au-dessus du point de congélation et d'autres germent

uniquement en réponse aux alternances de température entre chaud et froid. Certaines graines germent lorsque le sol est froid $-2/4^{\circ}\text{C}$, et certaines lorsque le sol est chaud $24-32^{\circ}\text{C}$.

Certaines graines nécessitent une exposition au froid (**vernalisation**) pour rompre la dormance. Certaines graines à l'état de dormance ne germeront pas même si les conditions sont favorables. Les graines qui dépendent de la température pour mettre fin à la dormance ont un **type de dormance physiologique**. Par exemple, les graines nécessitant le froid de l'hiver sont empêchées de germer jusqu'à ce qu'elles absorbent l'eau à l'automne et connaissent des températures plus fraîches.

La stratification à froid est un processus qui induit la rupture de la dormance avant l'émission de lumière, ce qui favorise la germination. Quatre degrés Celsius sont suffisamment frais pour mettre fin à la dormance pour la plupart des graines dormantes fraîches, mais certains groupes, en particulier au sein de la famille des renonculacées et d'autres, ont besoin de conditions plus fraîches que -5°C .

Certaines graines ne germent qu'après des températures élevées lors d'un incendie de forêt qui fissure leur tégument ; c'est un type de dormance physique.

4.2.4 La lumière est l'obscurité :

La lumière ou l'obscurité peuvent être un déclencheur environnemental de la germination et constitue un **type de dormance physiologique**. La plupart des graines ne sont pas affectées par la lumière ou l'obscurité, mais de nombreuses graines, y compris des espèces que l'on trouve dans les forêts, ne germeront pas avant qu'une ouverture dans la canopée permette suffisamment de lumière pour la croissance du semis.

4.2.5 Taux de germination et capacité de germination :

En agriculture, le taux de germination décrit le nombre de graines d'une espèce végétale, d'une variété ou d'un lot de graines susceptibles de germer au cours d'une période donnée. C'est une mesure de l'évolution du temps de germination et est généralement exprimée en pourcentage, par exemple, un taux de germination de 85% indique que 85 graines sur 100 germeront probablement dans des conditions appropriées au cours de la période de germination donnée.

Le taux de germination des graines est déterminé à la fois par la composition génétique des graines, les caractéristiques morphologiques et les facteurs environnementaux.

Le taux de germination est utile pour calculer les besoins en graines pour une zone donnée ou le nombre souhaité de plantes. Chez les physiologistes des semences, le "taux de germination" est l'inverse du temps mis pour que le processus de germination se termine à partir du moment du semis.

D'un autre côté, le nombre de graines capables de terminer la germination dans une population (c'est-à-dire un lot de graines) est appelé **capacité de germination**.

5. La croissance :

5.1 Les méristèmes :

Les plantes produisent de nouveaux tissus et structures tout au long de leur vie à partir de **méristèmes**, situés à l'extrémité des organes (**méristèmes primaires**) ou

entre des tissus matures (méristèmes secondaires). Ainsi, une plante vivante a toujours des tissus embryonnaires.

Une fois que l'embryon germe à partir de sa graine ou de sa plante mère, il commence à produire des organes supplémentaires (feuilles, tiges et racines) par le biais du processus d'**organogenèse**. De nouvelles racines poussent à partir de méristèmes racinaires situés à l'extrémité de la racine, et de nouvelles tiges et feuilles poussent à partir de méristèmes de pousse situés à l'extrémité de la pousse.

La ramification se produit lorsque de petits amas de cellules laissés par le méristème, et qui n'ont pas encore subi de différenciation cellulaire pour former un tissu spécialisé, commencent à se développer comme la pointe d'une nouvelle racine ou pousse.

La croissance du méristème à l'extrémité d'une racine ou d'une pousse est appelée croissance primaire et entraîne l'allongement de cette racine ou pousse. La croissance secondaire entraîne l'élargissement d'une racine ou d'une pousse à partir de divisions de cellules dans un cambium.

5.2 La mérése :

La mérése (meresis en latin) correspond au mode de croissance par multiplication du nombre de cellules (par mitoses successives) chez les végétaux. Ce phénomène se retrouve principalement au niveau des méristèmes des apex.

5.3 L'auxèse :

En plus de la croissance par division cellulaire (**mérése**), une plante peut croître par allongement cellulaire **l'auxèse**.

L'auxèse (auxesis en latin) est une augmentation de la taille de cellules végétales au niveau de la zone méristématique, principalement et au niveau de la coiffe, plus faiblement. Le plus souvent, l'auxèse est une augmentation de la **longueur des cellules**, mais aussi parfois de la largeur. L'auxèse d'une cellule végétale fait intervenir des **hormones** spécifiques dont l'**auxine**.

Cela se produit lorsque des cellules individuelles ou des groupes de cellules s'allongent. Toutes les cellules végétales ne poussent pas à la même longueur. Lorsque les cellules d'un côté d'une tige se développent plus longtemps et plus rapidement que les cellules de l'autre côté, la tige se plie en conséquence du côté des cellules à croissance plus lente. Cette croissance directionnelle peut se produire via la réponse d'une plante à un stimulus particulier, comme la lumière (phototropisme), la gravité (gravitropisme), l'eau (hydrotropisme) et le contact physique (thigmotropisme).

5.4 Les hormones de croissances :

La croissance et le développement des plantes sont médiés par des hormones végétales spécifiques et des régulateurs de croissance des plantes (PGR). Les niveaux d'hormones endogènes sont influencés par l'âge de la plante, la résistance au froid, la dormance et d'autres conditions métaboliques ; photopériode, sécheresse, température et autres conditions environnementales externes ; et des sources exogènes de PGR, par exemple, appliquées à l'extérieur et d'origine rhizosphérique.

Les hormones végétales (également connues sous le nom de phytohormones) sont des molécules de signalisation produites dans les plantes, qui se produisent en concentrations extrêmement faibles.

Les hormones végétales contrôlent tous les aspects de la croissance et du développement, depuis l'embryogenèse, la régulation de la taille des organes, la défense contre les agents pathogènes, la tolérance au stress et le développement reproductif. Contrairement aux animaux (dans lesquels la production d'hormones est limitée à des glandes spécialisées), chaque cellule végétale est capable de produire des hormones. Le terme « phytohormone » a été inventé par Went et Thimann et utilisé dans le titre de leur livre en 1937.

6. La floraison :

Le développement des fleurs est le processus par lequel les angiospermes produisent un modèle d'expression génique dans les méristèmes qui conduit à l'apparition d'un organe orienté vers la reproduction sexuelle, la fleur. Pour que cela se produise, trois développements physiologiques doivent se produire :

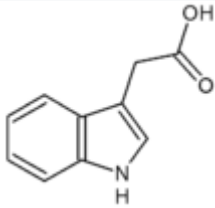
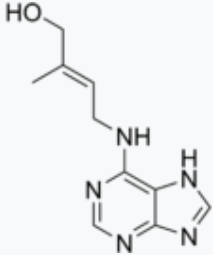
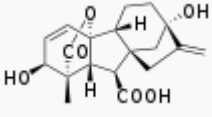
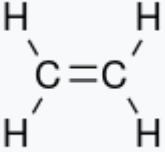
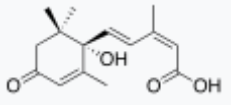
- ↪ *Premièrement*, la plante doit passer de l'immaturité sexuelle à un état sexuellement mature (c'est-à-dire une transition vers la floraison) ;
- ↪ *Deuxièmement*, la transformation de la fonction du méristème apical d'un méristème végétatif en un méristème floral ou inflorescence ;
- ↪ *et enfin* la croissance des organes individuels de la fleur. Cette dernière phase a été modélisée à l'aide du modèle ABC, qui décrit la base biologique du processus du point de vue de la génétique moléculaire et du développement.

6.1 Processus de la floraison :

Un stimulus externe est nécessaire pour déclencher la différenciation du méristème en méristème floral. Ce stimulus activera la division cellulaire mitotique dans le méristème, en particulier sur ses côtés où de nouveaux **primordiums** se forment. Ce même stimulus amènera également le méristème à suivre un schéma de développement qui conduira à la croissance de méristèmes floraux par opposition aux méristèmes végétatifs.

La principale différence entre ces deux types de méristèmes, en dehors de la disparité évidente entre l'organe objectif, est la phyllotaxie verticillée (ou verticillée), c'est-à-dire l'absence d'allongement de la tige parmi les verticilles ou verticilles successifs du primordium. Ces verticilles suivent un développement acropète, donnant naissance à des sépales, des pétales, des étamines et des carpelles. Une autre différence avec les méristèmes axillaires végétatifs est que le méristème floral est « déterminé », ce qui signifie qu'une fois différencié, ses cellules ne se diviseront plus.

L'identité des organes présents dans les quatre verticilles floraux est une conséquence de l'interaction d'au moins trois types de produits géniques, chacun avec des fonctions distinctes.

Famille	<u>Auxines</u>	<u>Cytokinines</u>	<u>Gibbérellines</u>	<u>Éthylène</u>	<u>Acide abscissique</u>
Exemples	* <u>Acide indole 3-acétique</u> (AIA ou IAA),	<u>Zéatine</u> ou N ⁶ -isoentényladénine, <u>Isopentényladénine</u> (IPA)	<u>Acide gibbérellique</u> GA3, il existe de nombreuses <u>gibbérellines</u> (de GA1 à GA110)	Éthylène (C ₂ H ₄ ou CH ₂ =CH ₂)	Acide abscissique (ABA)
Propriétés	stimulation de la croissance, de l'élongation cellulaire, régulation de la division et de la différenciation cellulaire, messenger des réponses géotropiques et phototropiques, régulation de l' <u>abscission</u> , stimulation de rhizogène adventive	stimulation de la division cellulaire, régulation de la différenciation cellulaire, des bourgeons et des racines grandissement des cellules foliaires, inhibition de la sénescence des feuilles	élongation des entrenœuds (forte stimulation chez les mutants nains), montaison des plantes en rosette, levée de dormance des graines et des bourgeons, régulation de l'utilisation des réserves lors de la germination	perturbation de l'élongation cellulaire, perturbation des réponses géotropiques, accélération de la sénescence foliaire et de la maturation des fruits, stimulation de l' <u>abscission</u>	effet inhibiteur général de la croissance cellulaire, régulation de la dormance des bourgeons et des graines, régulation de l'abscission des feuilles, des fleurs et des fruits, régulation du fonctionnement des <u>stomates</u> en situation de stress
Représentation	 <p>Acide indole 3-acétique</p>	 <p>Zéatine</p>	 <p>GA3</p>	 <p>Éthylène</p>	 <p>Acide abscissique</p>

Selon le modèle ABC, les fonctions A et C sont nécessaires pour déterminer l'identité des verticilles du périanthe et des verticilles reproductifs, respectivement. Ces fonctions sont exclusives et l'absence de l'une d'elles signifie que l'autre déterminera l'identité de tous les verticilles floraux. La fonction B permet la différenciation des pétales des sépales dans le verticille secondaire, ainsi que la différenciation des étamines du carpelle sur le verticille tertiaire.

6.2 Structure florale (annexe 1, fig 1):

La plupart des fleurs sont **hermaphrodites**, c'est-à-dire qu'elles ont à la fois des organes reproducteurs mâles et femelles : elles ont un pistil et des étamines. Les étamines sont la partie mâle (qui libère du pollen), et le pistil la partie femelle (qui contient les ovules). Certaines plantes comme le pistachier ou le kiwi ont des fleurs qui ne sont pas hermaphrodites : elles sont soit mâles, soit femelles, les scientifiques parlent de fleurs gonochoriques. D'autres plantes comme l'avocatier ont des fleurs qui sont successivement mâles et femelles, on parle alors d'hermaphroditisme successif.

La fleur hermaphrodite est constituée de pièces florales insérées sur un réceptacle floral. Lorsque la fleur est complète, elle comprend quatre verticilles de pièces florales. De l'extérieur vers l'intérieur, on rencontre :

1. **le calice**, formé par l'ensemble **des sépales** ;
2. **la corolle**, formée par l'ensemble **des pétales** ;
3. **l'androcée**, c'est-à-dire l'ensemble des étamines (partie mâle), qui produit **le pollen** ;
4. **le gynécée** ou pistil, formé par l'ensemble **des carpelles** (partie femelle).

Calice et corolle forment **le périanthe**, enveloppe stérile, qui joue un rôle protecteur pour les pièces fertiles, et attractif pour les animaux pollinisateurs.

Ce plan théorique de la fleur, que l'on trouve typiquement chez le bouton d'or (Renonculacées), est sujet à de nombreuses variations. On rencontre par exemple des fleurs sans pétales, dites « apétales ».

6.3 La fleur dans le cycle de la plante :

Dans le cas fréquent de l'entomogamie, les fleurs attirent et utilisent les pollinisateurs par divers moyens :

- ✚ Les couleurs de leur corolle, plus ou moins vives et, pour certaines, uniquement perçues dans l'ultraviolet par certains insectes.
- ✚ La fragrance. Les fleurs sont souvent parfumées, leur odeur pouvant porter jusqu'à plus d'un kilomètre dans un air non pollué et assez humide.
- ✚ L'offre en nectar et pollen. Le nectar sucré est butiné par de nombreux insectes, notamment les abeilles, les papillons et les syrphes, mais aussi pour certaines espèces de chauve-souris ou d'oiseaux (colibris). La plante sécrète aussi des substances rendant ce nectar amer pour que chaque pollinisateur n'en consomme pas trop. Le parfum floral, l'amertume et le caractère sucré du nectar, par un dosage

équilibré des substances attirantes et repoussantes, garantissent aux plantes une reproduction optimale.

La plante émet aussi des substances protectrices pour sa fleur et pour les organes de cette fleur. Ce sont des composés insecticides et fongicides toxiques tels que la nicotine du tabac. On a ainsi montré que des plants de tabac sauvage (*Nicotiana attenuata*) génétiquement modifiés pour ne pas produire de nicotine ou de benzylacétone (parfum qui contribue à l'odeur du cacao, du jasmin et de la fraise) sont nettement moins bien fécondés et produisent jusqu'à cinq fois moins de graines.

- ✚ Des leurres visuels ou olfactifs. Une orchidée prend l'apparence d'un insecte tel l'Ophrys bourdon ; des plantes prennent l'aspect ou l'odeur de la viande pourrie, ce qui attire les mouches qui les pollinisent.
- ✚ Des dispositifs « piégeant » provisoirement des insectes, le temps qu'ils se couvrent de pollen.

Annexes (Chapitre 3)

Annexe 1

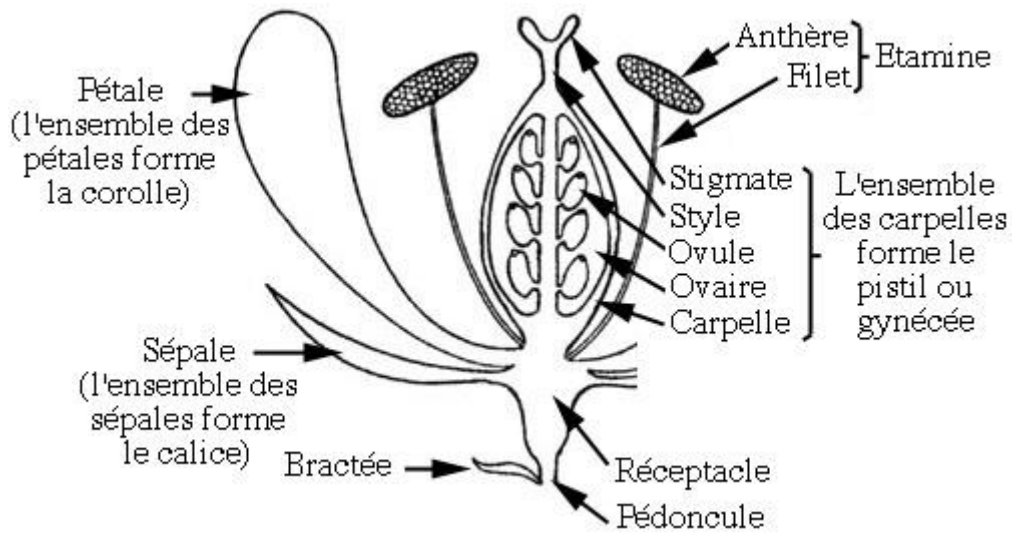


Figure 1 : Fleur typique des angiospermes.

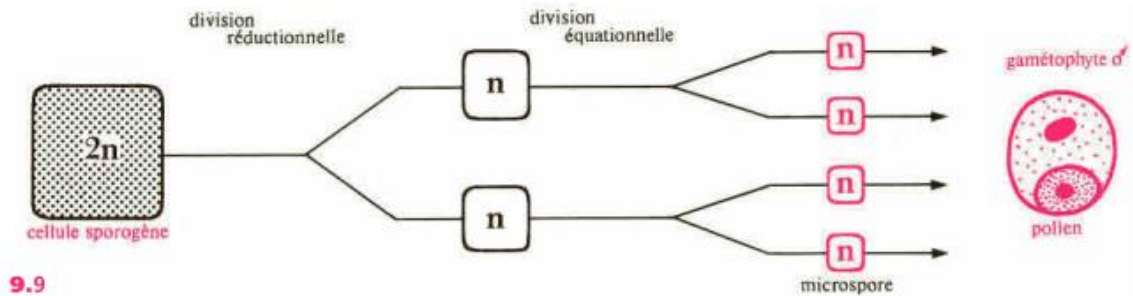


Figure 2 : Du sporophyte au gamétophyte (grain de pollen).

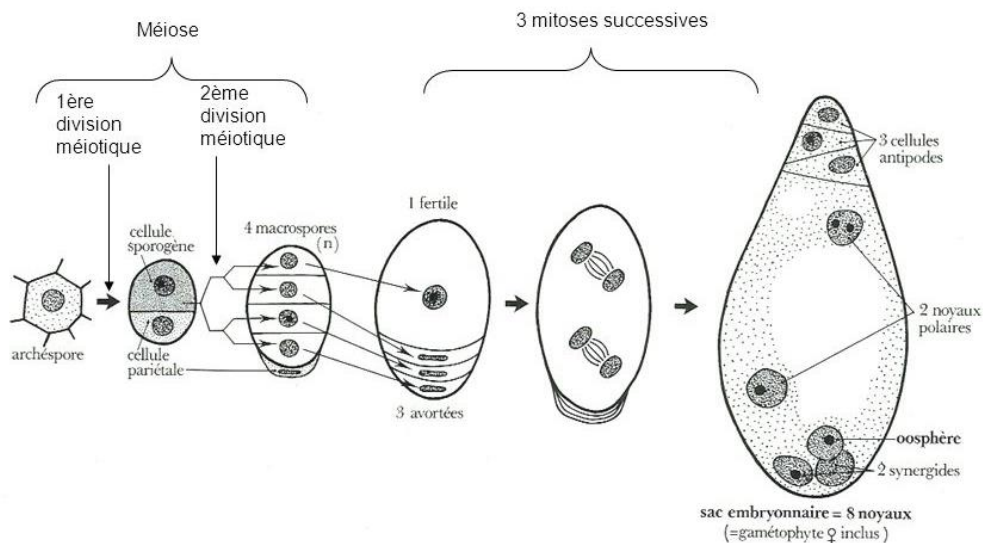


Figure 3 : Formation d'un gamétophyte femelle ou sac embryonnaire monosporique.

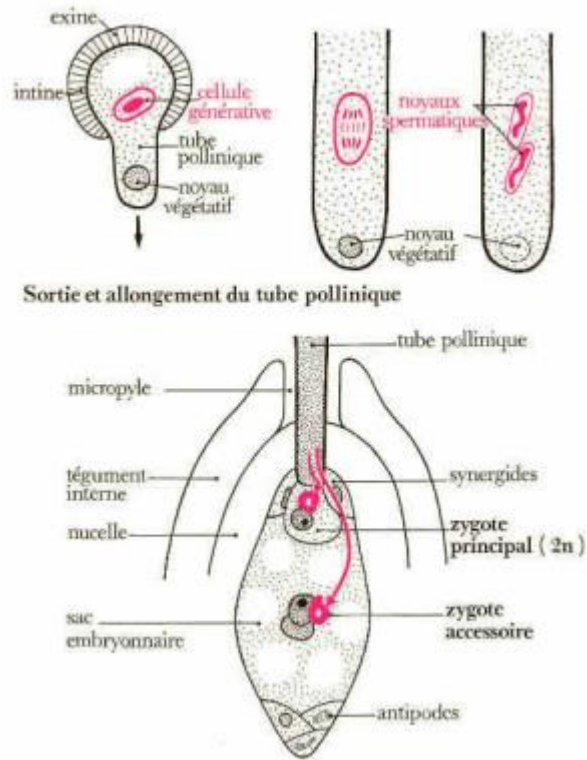
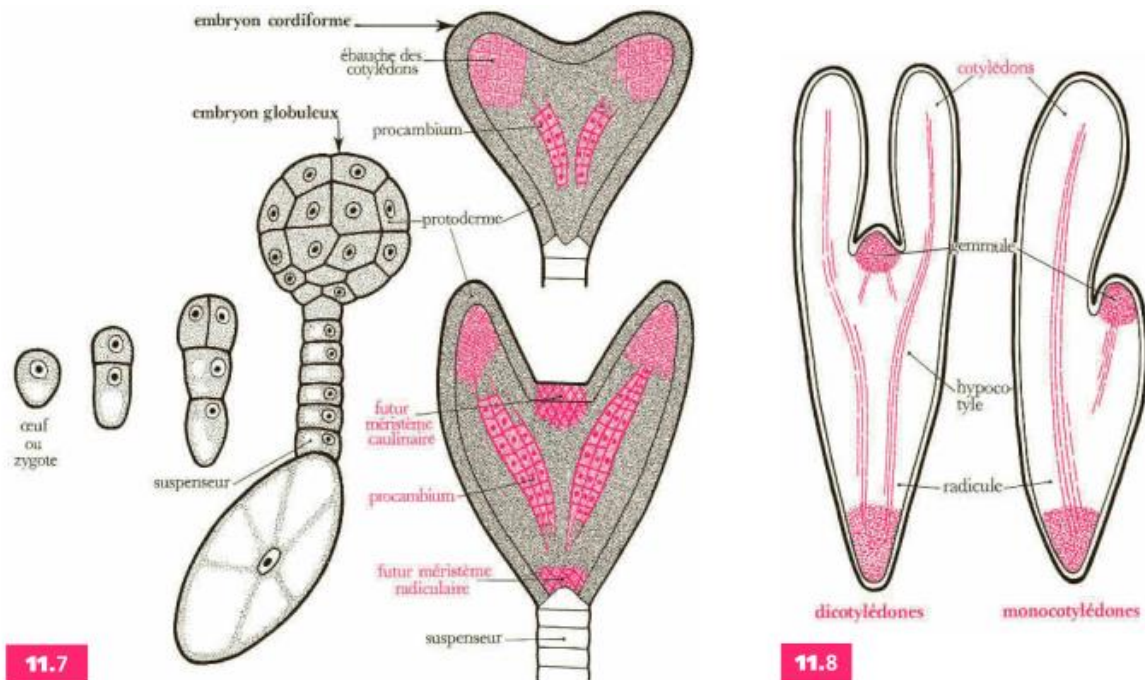


Figure 4 : La double fécondation chez les angiospermes.



11-7 et 11-8. Embryogénèse.

Figure 5 : L'embryogénèse.

Annexe 2

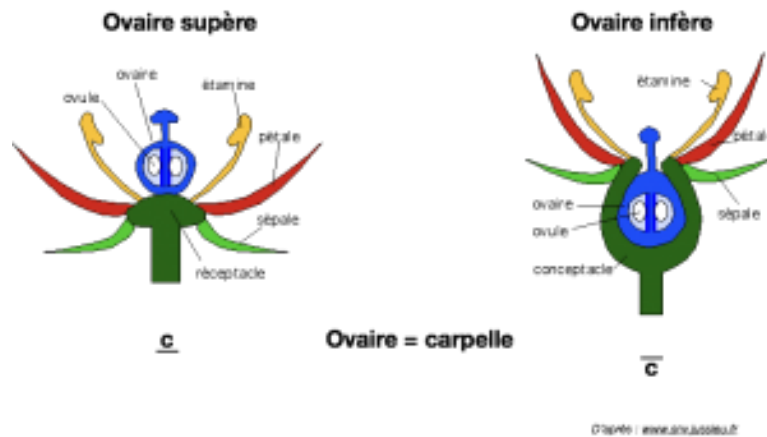


Figure 1 : Positionnement de l'ovaire.

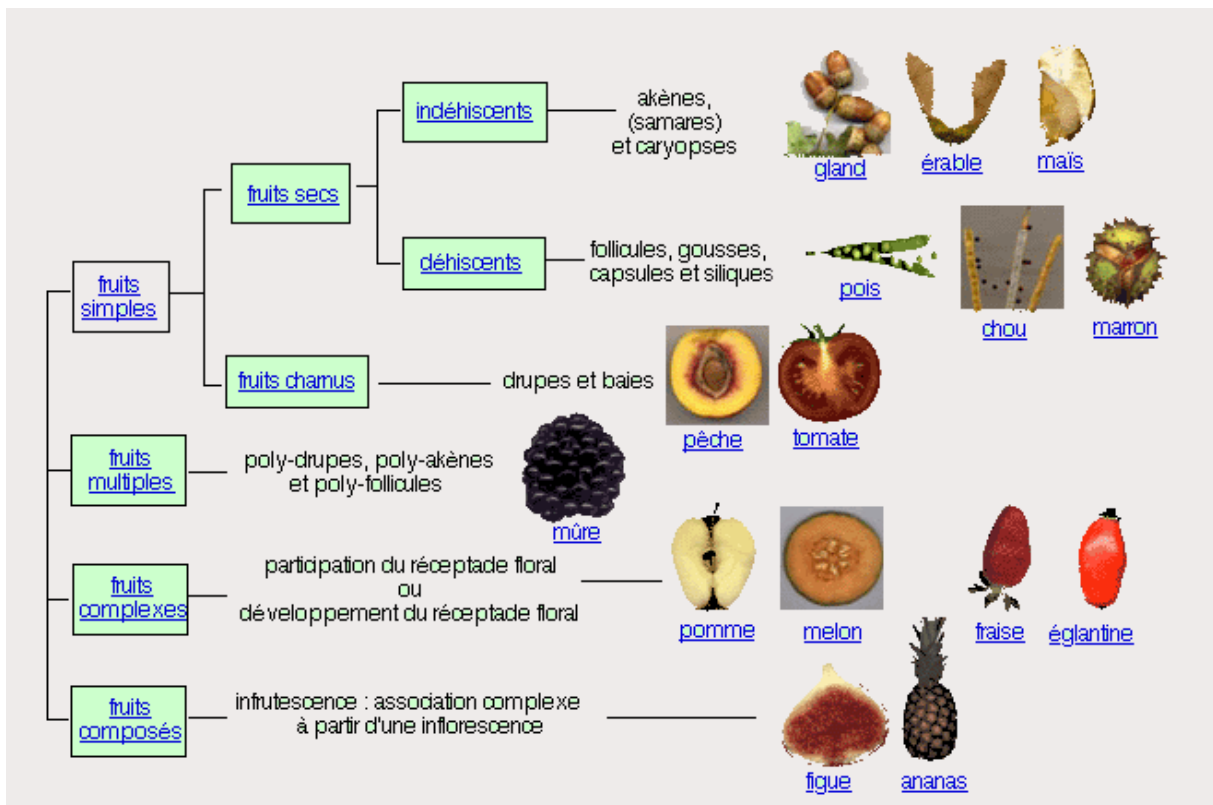


Figure 2 : Classification des fruits.

Annexe 3

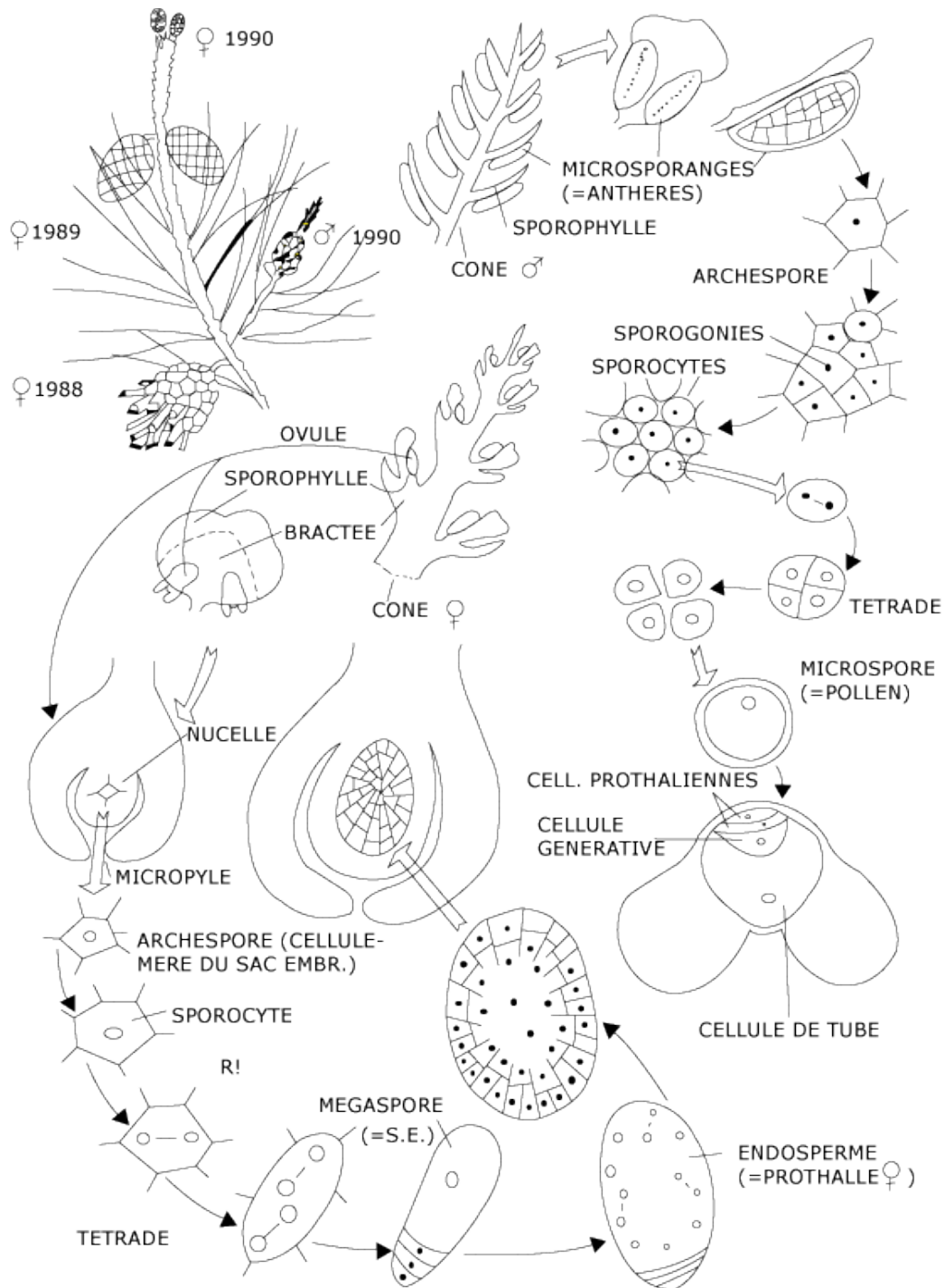


Figure 1 : Cycle de développement du Pinus - Production des mégaspores et microspores et différenciation des gamétophytes femelle et mâle.

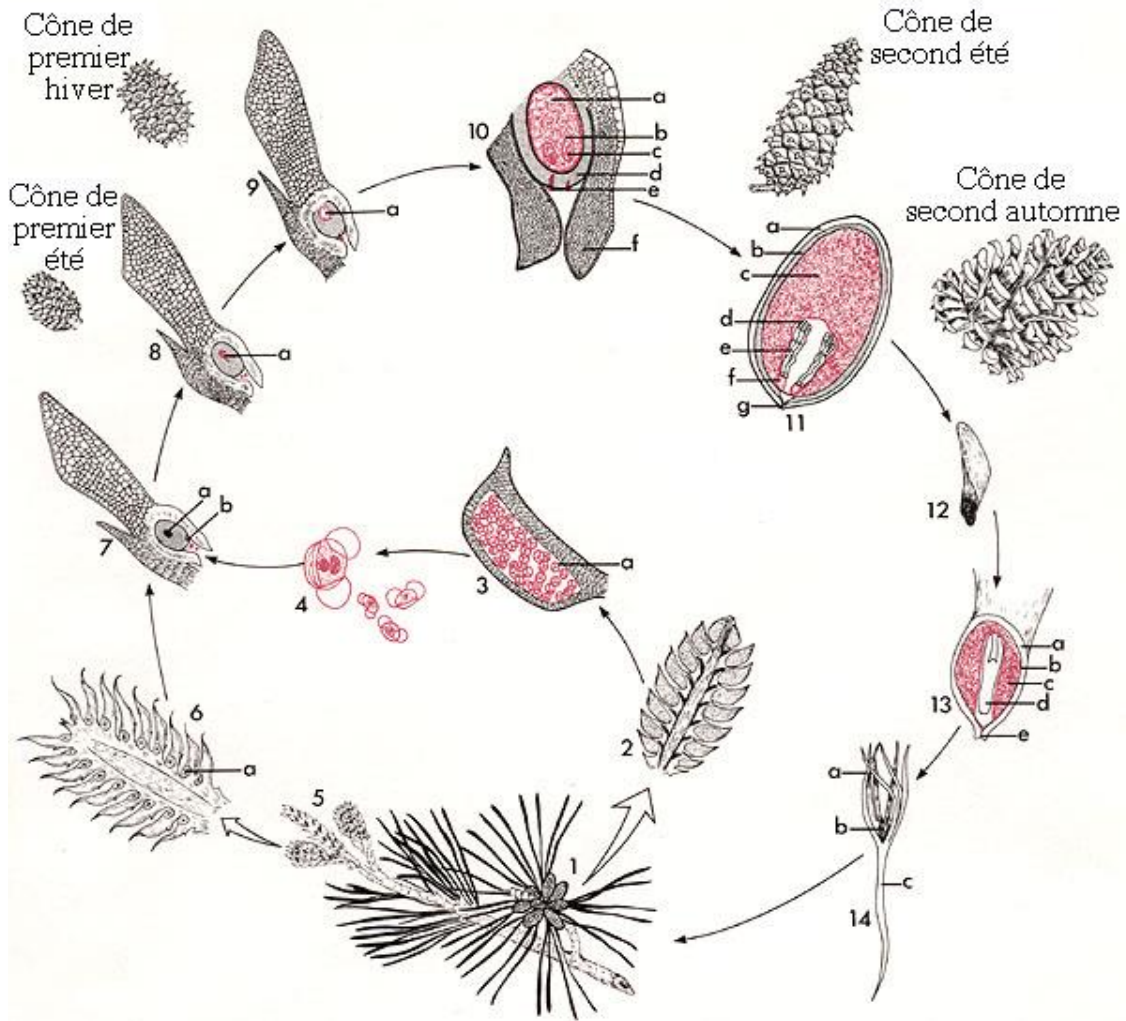


Figure 2 : Cycle de vie d'un conifère du genre Pinus.

- | | |
|------------------------------------|-----------------------------|
| 1 Strobile d'étamines (printemps) | e Pollen ayant germé |
| 2 Strobile d'étamines | f Tégument |
| 3 Microsporophylle | 11 Ovule (14 mois) |
| a Tétrade de microspores | a Tégument |
| 4 Pollen mature (microgamétophyte) | b Nucelle |
| 5 Strobile d'ovules (printemps) | c Tissu du mégagamétophyte |
| 6 Strobile d'ovules | d Embryon |
| a Ovule | e Suspenseur |
| 7 Mégasporophylle | f Archégone |
| a Cellule-mère de mégaspore | g Micropyle |
| b Nucelle | 12 Graine ailée |
| 8 Mégasporophylle | 13 Ovule mature |
| a Tétrade de mégaspores | a Tégument |
| 9 Mégasporophylle | b Nucelle |
| a Mégagamétophyte | c Tissu du mégagamétophyte |
| 10 Ovule (13 mois) | d Embryon |
| a Mégagamétophyte | e Micropyle |
| b Archégone | 14 Germination de la graine |
| c Noyau de l'o(v)osphère | a Cotylédon |
| d Nucelle | b Plumule |

Annexe 4

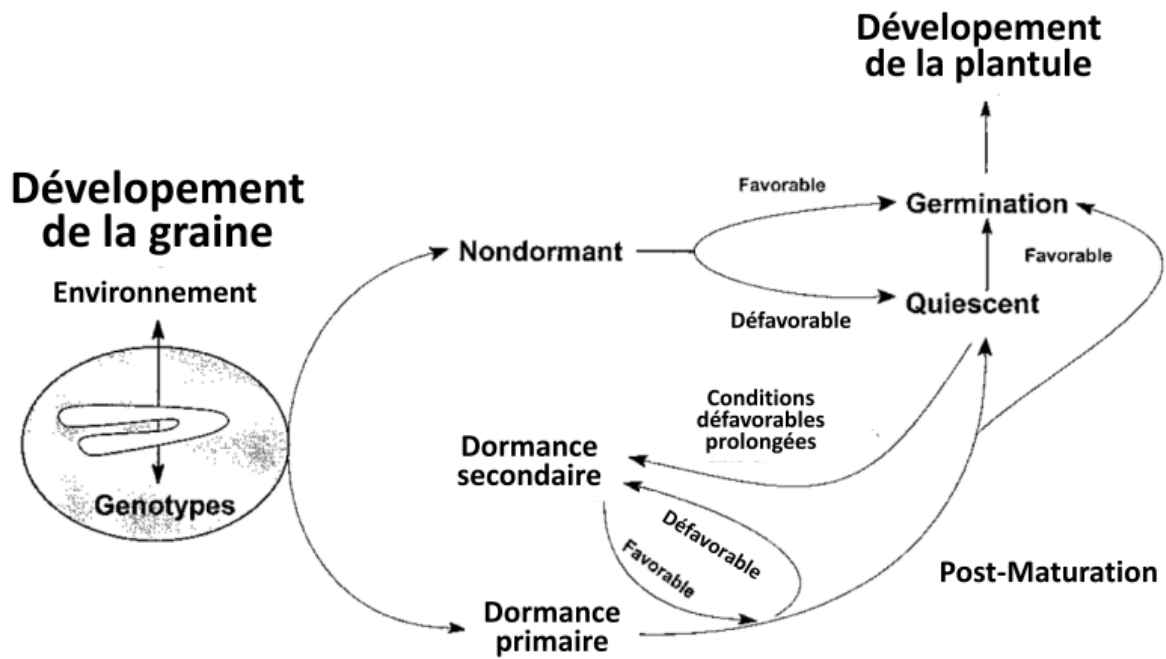
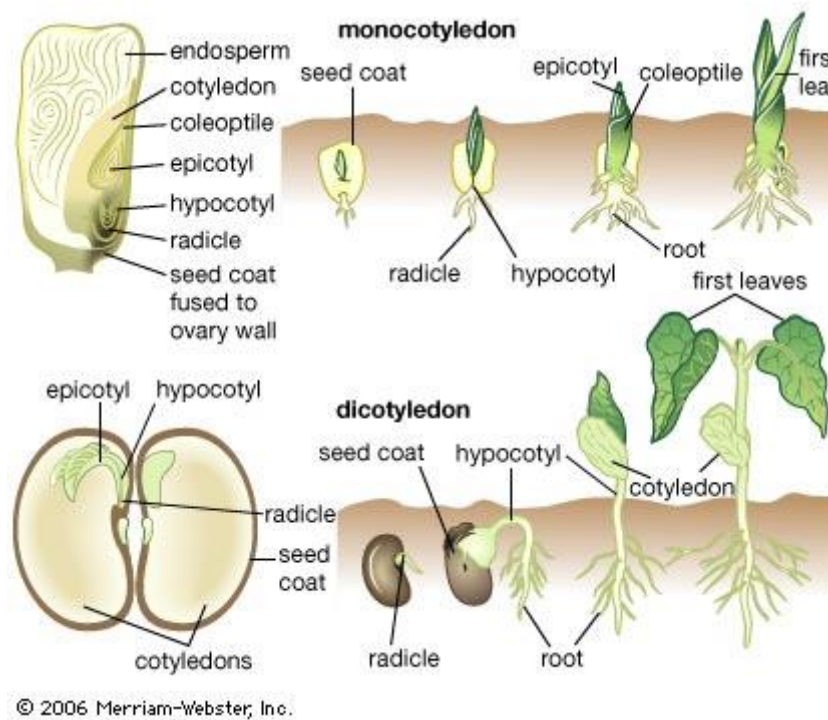


Figure 1 : Dormance, un état dynamique.



© 2006 Merriam-Webster, Inc.

Figure 2 : La germination.

Références bibliographiques

- ✚ D.-C. Sciences and V.-M. Cantaloube, “Chapitre 2 : Organisation de la cellule,” *Free Radic. Biol. Med.*, vol. 52, pp. 1075–1085, 2012.
- ✚ G. Chavarria and H. P. dos Santos, “Plant Water Relations: Absorption, Transport and Control Mechanisms,” *Adv. Sel. Plant Physiol. Asp.*, no. April, 2012, doi: 10.5772/33478.
- ✚ G. Tcherkez, “Les plantes et l’eau,” 2014, [Online].
- ✚ Hopkins, W.G., Hüner, N.P.A. 2009: Introduction to Plant Physiology, 4th Edition. John Wiley and Sons, Inc., Hoboken, USA.
- ✚ J. F. Morot-gaudry, “Nutrition azotée des plantes et techniques en « omique »,” *Nutrition*.
- ✚ J. Laberche, *Biologie végétale 3e édition*. 2010.
- ✚ J.-C. Roland, F. Roland, F. Bouteau, and H. El Maarouf Bouteau, *Atlas Biologie végétale – Tome 2 – Organisation des plantes à fleurs*. 2008. [Online].
- ✚ J.-C. Roland, F. Roland, F. Bouteau, and H. El Maarouf Bouteau, *Atlas Biologie végétale – Tome 2 – Organisation des plantes à fleurs*. 2008. [Online].
- ✚ M. Lefebvre, M. Leblanc, and A. K. Watson, “Germination et survie de semences de mauvaises herbes à la biofumigation,” 2013.
- ✚ M. Orsel, “Absorption et assimilation du nitrate et recyclage de l’ azote organique chez les plantes : intérêt pour le colza,” vol. 13, pp. 393–402, 2006.
- ✚ N. Terrier and A. Ageorges, “Viticulture et stress hydrique,” 2014.
- ✚ Salisbury, F.B. and Ross, C.W. 1992: Plant Physiology. Wadsworth Publishing Company, Belmont - California.
- ✚ Strasburger, E. et al. 2008: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 36. Auflage, G. Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York.
- ✚ Taiz, L. and Zeiger, E. 2002 and 2010: Plant Physiology, 3rd and 5th Edition. The Benjamin Cummings Publishing Company, Redwood City - California.
- ✚ V. Ördög and M. Zoltán, “Water and nutrients in plants,” *Plant Physiol.*, pp. 2–32, 2011, [Online].