



Cours d'Ecophysiologie Végétale

U.E. Découverte // Coef. 02 // Crédits 02

Niveau : 3^{ème} année Licence

Spécialité : **Ecologie et environnement**

Filière : **Sciences biologiques**

Domaine : **Sciences de la nature et de la vie**

Responsable de matière : *Dr. BAZRI Kamel-eddine*

e-mail : k_bazri@yahoo.fr

Département de Biologie et Ecologie Végétale

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Le 30/06/2015

I) Objectifs de l'enseignement

L'objectif principal de ces cours est de familiariser l'étudiant avec la physiologie et le développement des végétaux (surtout celle des plantes à fleur). L'étudiant sera en mesure de comprendre les principales notions suivantes :

- 1) Quels sont les mécanismes pour assurer la nutrition en éléments minéraux, en eau et en matière organique ?**
- 2) Quels sont les mécanismes de transport ?**
- 3) Qu'est ce qui régularise le développement et la croissance chez les plantes ?**
- 4) Comment le végétal s'adapte-t-il aux conditions environnementales?**

II) Connaissances préalables recommandées

- 1) Notions de Biologie Cellulaire
- 2) Notions de Biologie Végétale

I. Rappel des notions de base de biologie cellulaire et végétale

I.1) Appareil Végétatif des plantes

Le corps de la plante se développe à partir des méristèmes situés aux extrémités de la racine et de la tige. Ces méristèmes produisent les cellules qui, après expansion et différenciation, vont former tous les organes végétaux. Les méristèmes peuvent continuer à produire de nouveaux organes.

N.B/ le corps d'une plante possède une plus grande plasticité que celui d'un animal, dont les organes sont établis à un moment donné, au cours du développement embryonnaire.

I.1.1) Les végétaux possèdent trois organes principaux

L'appareil végétatif de la plupart des trachéophytes (système vasculaire) est composé de trois organes principaux : les feuilles, la tige et les racines.

L'ensemble formé par une tige, ses feuilles et ses fleurs, est appelé un rameau. L'ensemble des tiges et des feuilles d'une plante porte le nom de système caulinaire. Ce dernier est constitué des racines primaires et de leurs ramifications.

I.1.2) Rôle et structure des racines

Les racines ancrent la plantes et absorbent l'eau et les sels minéraux.

Beaucoup de dicots ont un système racinaire pivotant formé d'une racine unique de grande taille, très profonde, accompagnée des racines secondaires moins développés. Le pivot lui-même à souvent pour fonction l'accumulation de la nourriture, comme c'est le cas chez les carottes et les radis.

Au contraire, les monocots et certaines dicots ont un système racinaire fasciculé, composé de nombreuses racines fines, dont le diamètre est sensiblement le même. Un tel système est également un bon rétenteur du sol, ce qui permet aux graminées qui en sont doté de

protéger les versants de colline à forte pente contre une possible érosion due aux écoulements d'eaux de pluies.

Au sommet de la racine, juste en arrière de la coiffe, se trouve un tissu composé du méristème apical racinaire participant à la croissance en longueur de la racine. Certaines de ces cellules (méristème) contribuent au renouvellement de la coiffe dont la fonction est de protéger la délicate région de croissance de la racine lorsque celle-ci pénètre dans le sol.

N.B/ Les cellules de la coiffe sont souvent endommagées ou arrachées par le frottement et doivent par conséquent être renouvelées en permanence.

La coiffe est également le site de la perception de la pesanteur, elle contrôle par conséquent la croissance en profondeur des racines.

La plupart des cellules de la racine (celles qui sont produites à l'autre extrémité du méristème) s'allongent. Après élongation, ces cellules se différencient pour donner naissance aux différents tissus de la racine adulte.

Chez certaines plantes, des racines peuvent se développer à partir de certains points le long de la tige, ou même à partir des feuilles. Connues sous le nom des racines adventives.

Elles se forment également (chez beaucoup d'espèces) lorsqu'un rameau est prélevé sur la plante puis placé dans l'eau ou de la terre. Ce phénomène de formation des racines adventives permet à la partie coupée de s'établir dans le sol.

Certains végétaux (par exemple le maïs, et certains palmiers) utilisent des racines adventives pour aider à soutenir la tige.

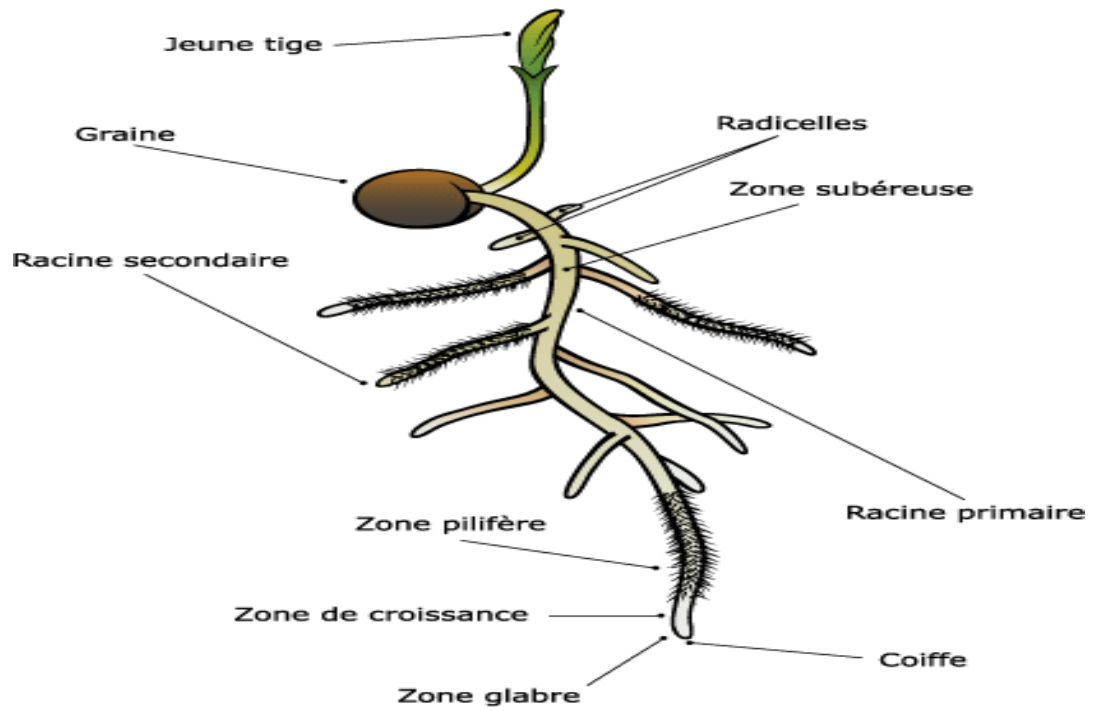


Figure 1. Schéma du système racinaire

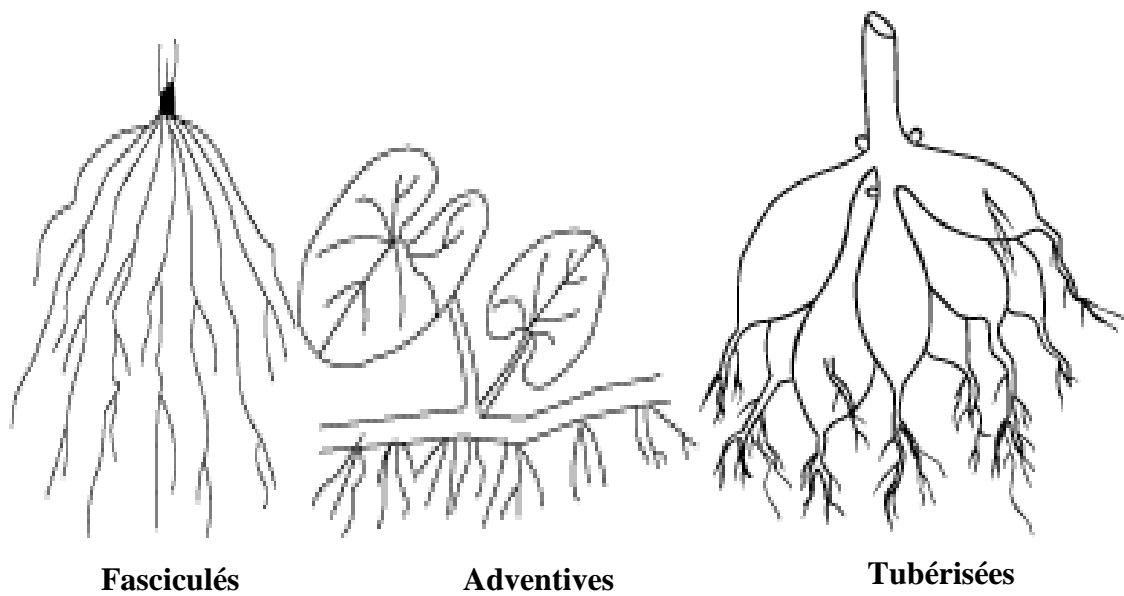


Figure 2. Types de racines

I.1.3) Rôle et structure des tiges

Les tiges portent les bourgeons représentant le futur de la plante. Contrairement à la plupart des racines, une tige peut être verte et capable de réaliser la photosynthèse.

Une tige porte des feuilles au niveau de ses nœuds et, là où chaque feuille est rattachée à la tige, se trouve un bourgeon latéral qui, pourra devenir actif et se développera en un rameau. Les plantes ont des ramifications qui varient en fonction de l'espèce.

Certaines tiges présentent d'importantes modifications. Par exemple, les tubercules de la pomme de terre. Les stolons des fraisiers, et du chien dent, pied-de-poule des gazons sont des tiges horizontales à partir desquelles des racines poussent de loin en loin.

N.B/ Si les liens entre les parties enracinées sont coupés, des plants indépendants peuvent se développer de chaque côté de la coupure. Il s'agit d'une forme de reproduction asexuée.

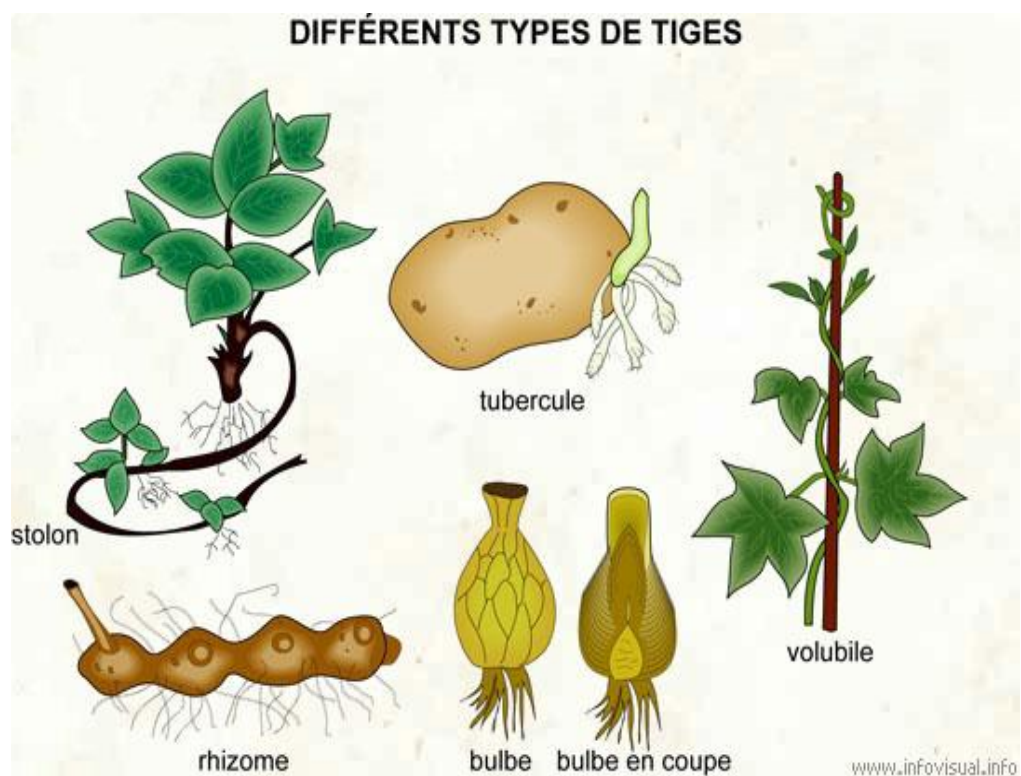


Figure 3. Types de tiges

Les tiges portent différents types de bourgeons, ou pousses embryonnaires.

Les bourgeons latéraux + bourgeon apicaux (bourgeon apical) contiennent un méristème apical caulinaire, lequel produit les cellules nécessaires à la croissance et au développement de la tige.

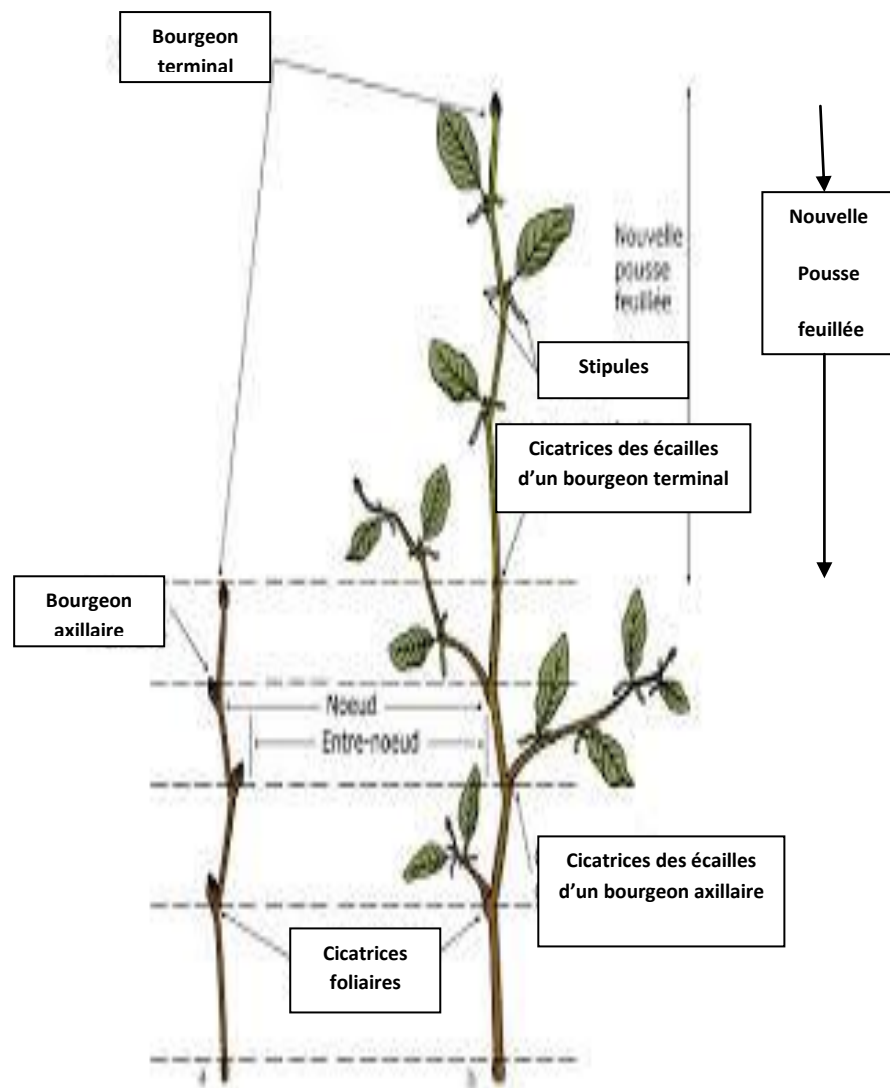


Figure 4. Schéma de la structure morphologique de la tige

Le méristème apical caulinaire produit également des primordiums foliaires, des excroissances latérales dans le bourgeon apical qui, en grandissant, deviendront des feuilles.

A des moments qui varient selon les espèces, des bourgeons se forment et se développent en fleurs.

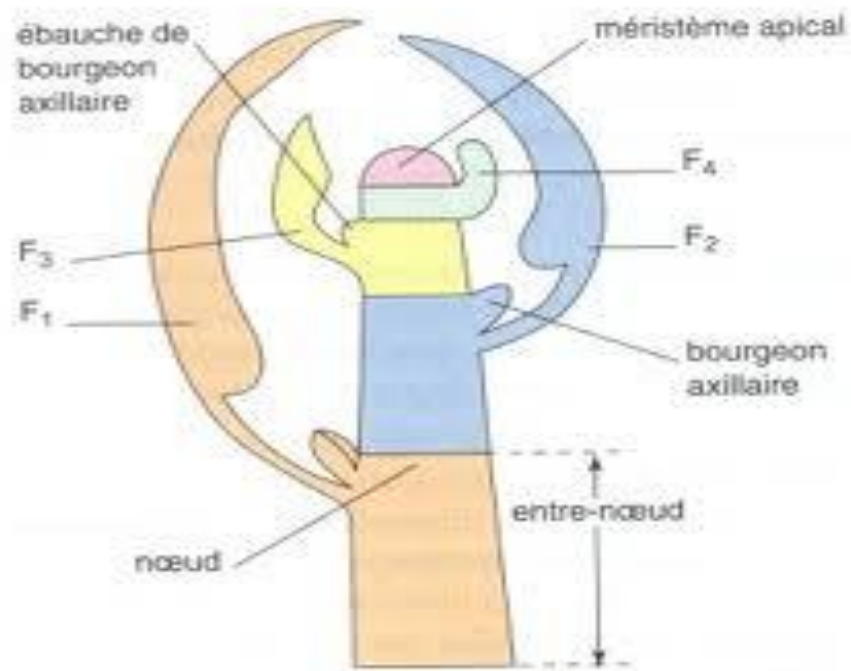


Figure 5. Schéma d'un bourgeon de la tige

I.1.4) Rôle et structure des feuilles

Les feuilles nourrissent la plante et avec elle l'ensemble du monde animal.

Les feuilles sont responsables de la majeure partie de l'activité photosynthétique, produisant la nourriture pour la plante et libérant de l'oxygène gazeux. Elles effectuent également les réactions métaboliques qui fournissent à la plante l'azote nécessaire à la synthèse des protéines et des acides nucléiques.

Chez certaines espèces, les feuilles constituent d'importants organes d'accumulation de nourriture ; chez d'autres (les plantes grasses), elles stockent de l'eau.

Les épines des cactus sont des feuilles modifiées.

Les couleurs vives de certaines feuilles et d'autres organes de la plante attirent les animaux pollinisateurs vers les fleurs souvent moins voyantes.

Les vrilles que possèdent beaucoup de végétaux, tels les pois et les courges, sont des feuilles modifiées qui soutiennent la plante en s'enroulant autour d'autres plantes.

Les feuilles sont merveilleusement adaptées à leur fonction d'organes d'accumulation de la lumière et de photosynthèse.

Une feuille possède un limbe + une tige ou pétiole qui la soutient ou l'expose pendant le jour à un angle presque perpendiculaire aux rayons du soleil. Certaines feuilles suivent les mouvements du soleil, se déplaçant de façon à lui faire face en permanence.

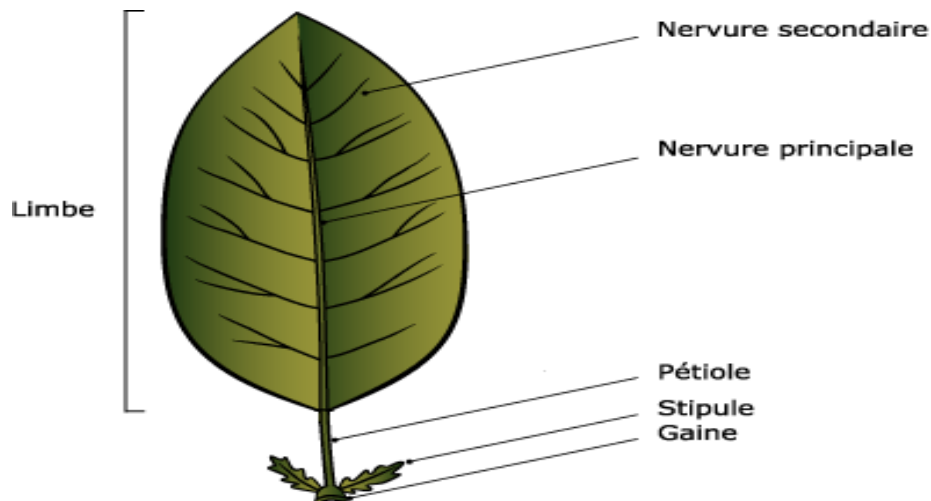


Figure 6. Schéma représentant les parties de la feuille

La forme d'une feuille est le résultat d'une combinaison de facteurs génétiques, environnementaux et développementaux. Une feuille peut être simple, c'est-à-dire constituée d'un seul limbe, ou composée, avec des limbes, ou folioles, disposés le long d'un axe ou rayonnant à partir d'un point central.

N.B/ Les caractéristiques de la forme d'une feuille (forme générale, bords, bases, disposition sur la tige) sont donc souvent utilisées par les taxonomistes pour identifier et classer les végétaux de façon fiable.

I.1.5) L'anatomie foliaire favorise la photosynthèse

Les feuilles sont les organes de la photosynthèse. L'anatomie foliaire est magnifiquement adaptée à l'activité photosynthétique.

Les feuilles de dicots possèdent en général deux zones de tissus photosynthétiques que l'on appelle collectivement le mésophylle, ce qui signifie « milieu de feuille ».

La partie supérieure du mésophylle est constituée d'une ou plusieurs assises de cellules grossièrement cylindriques. On appelle cette zone le parenchyme palissadique.

La partie inférieure du mésophylle comprend une ou plusieurs assises de cellules aux formes irrégulières et porte le nom de parenchyme lacuneux.

Le mésophylle est parsemé de nombreux espaces aérifères qui permettent au gaz carbonique de parvenir par diffusion à proximité de chaque cellule photosynthétique.

Dans la feuille, le tissu vasculaire se ramifie abondamment, formant un réseau de nervures, assurant ainsi un apport d'eau suffisant à toutes les cellules du mésophylles.

Les produits de la photosynthèse sont pris en charge par le phloème qui les transporte au reste de la plante.

L'épiderme recouvre toute la feuille d'une couche de cellules non photosynthétiques. Afin de retarder les pertes en eau, les cellules épidermiques et la cuticule cireuse dont elles sont recouvertes doivent être parfaitement imperméables, mais cela pose problème : en gardant l'eau à l'intérieur de la feuille, l'épiderme empêche aussi le gaz carbonique, l'autre matière première nécessaire à la photosynthèse, d'y pénétrer.

Un élégant système de régulation, qui sera discuté plus tard, permet de concilier la rétention d'eau avec la disponibilité en gaz carbonique.

Ce système est basé sur des paires de cellules de garde, des cellules épidermiques modifiée, qui en changeant de forme, ouvrent ou forment des pores se trouvant entre elles et appelés stomates. Lorsque les stomates sont ouverts, le gaz carbonique peut entrer, mais la feuille peut alors perdre une petite quantité d'eau.

Les plantes C₄, qui sont capable de fixer efficacement le gaz carbonique même lorsque l'apport de ce gaz dans la plante diminue, atteignant un niveau auquel la photosynthèse des plantes C₃ n'est plus efficace. Les plantes C₄ peuvent continuer leur activité photosynthétique dans de telles conditions grâce à une adaptation qui a modifié l'anatomie de leurs feuilles (fig.p 187). Dans la feuille C₄, les cellules photosynthétiques sont regroupées en couches concentriques autour des nervures : une couche de mésophylle à l'extérieur et une gaine périvasculaire à

l'intérieur. Chacune de ces couches contient différents types de chloroplastes. Afin d'optimiser leur fonctionnement, les feuilles doivent être maintenues en l'air, pour accéder à la fois à la lumière du soleil et au gaz carbonique.

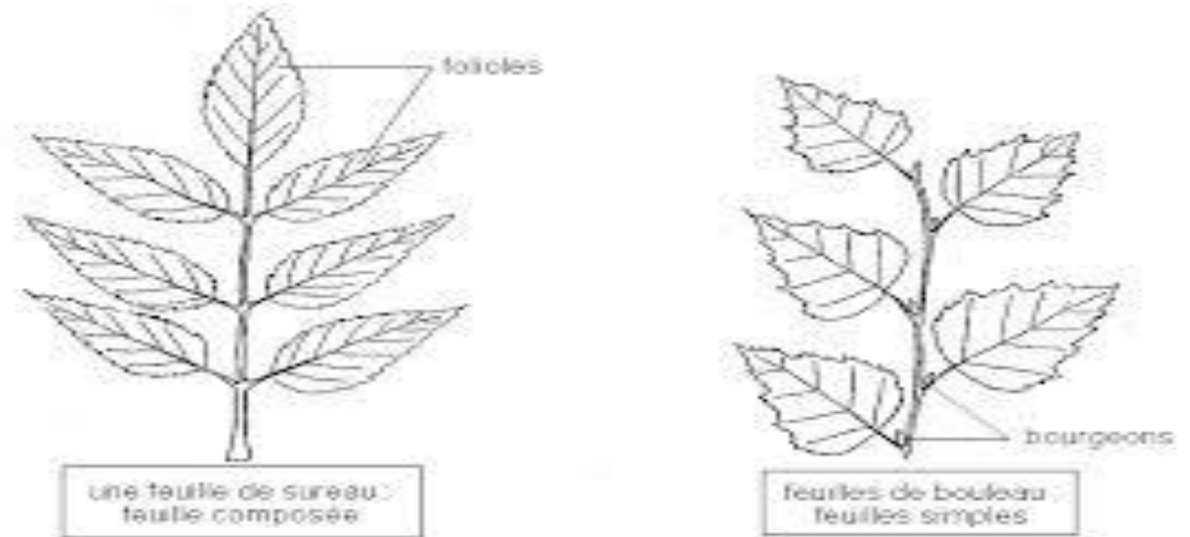
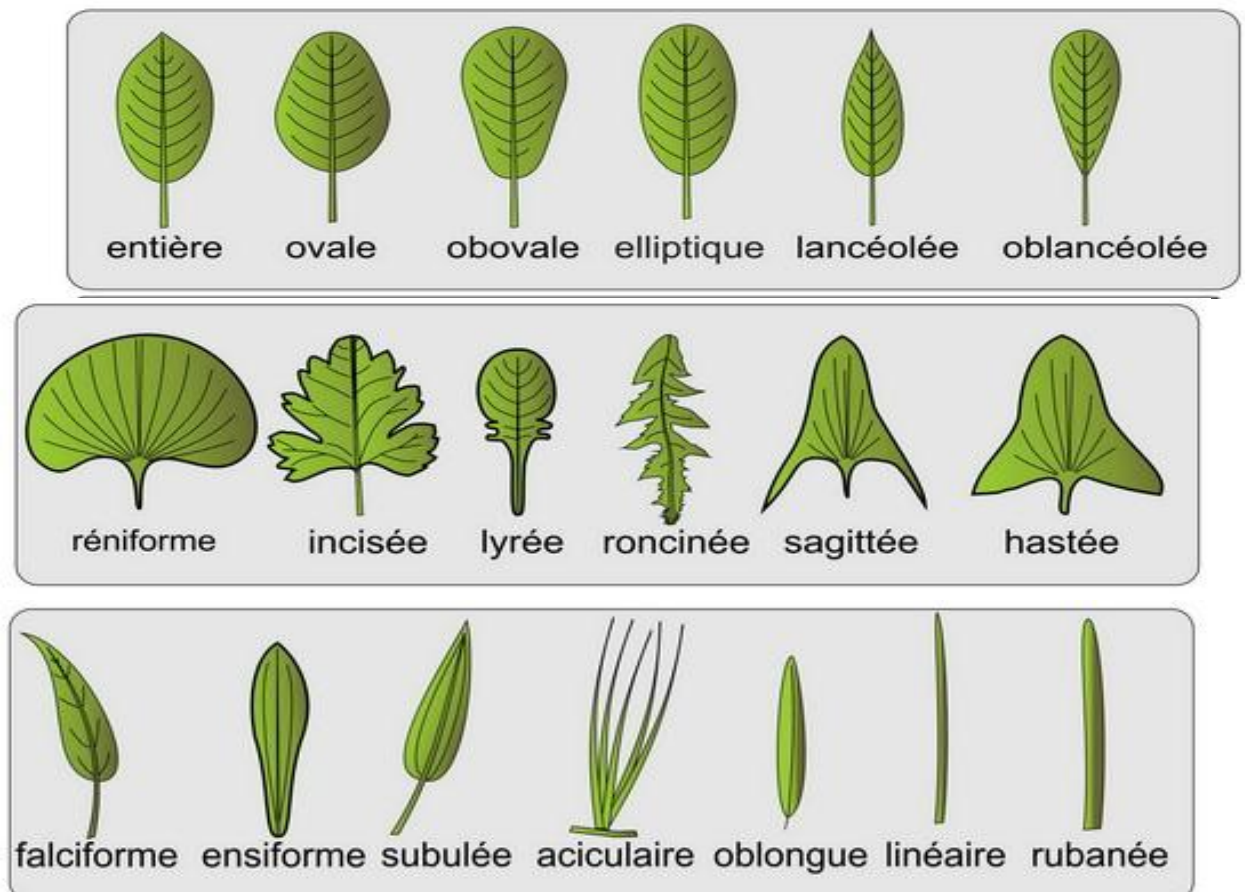


Figure 6. Feuilles composées et feuilles simples



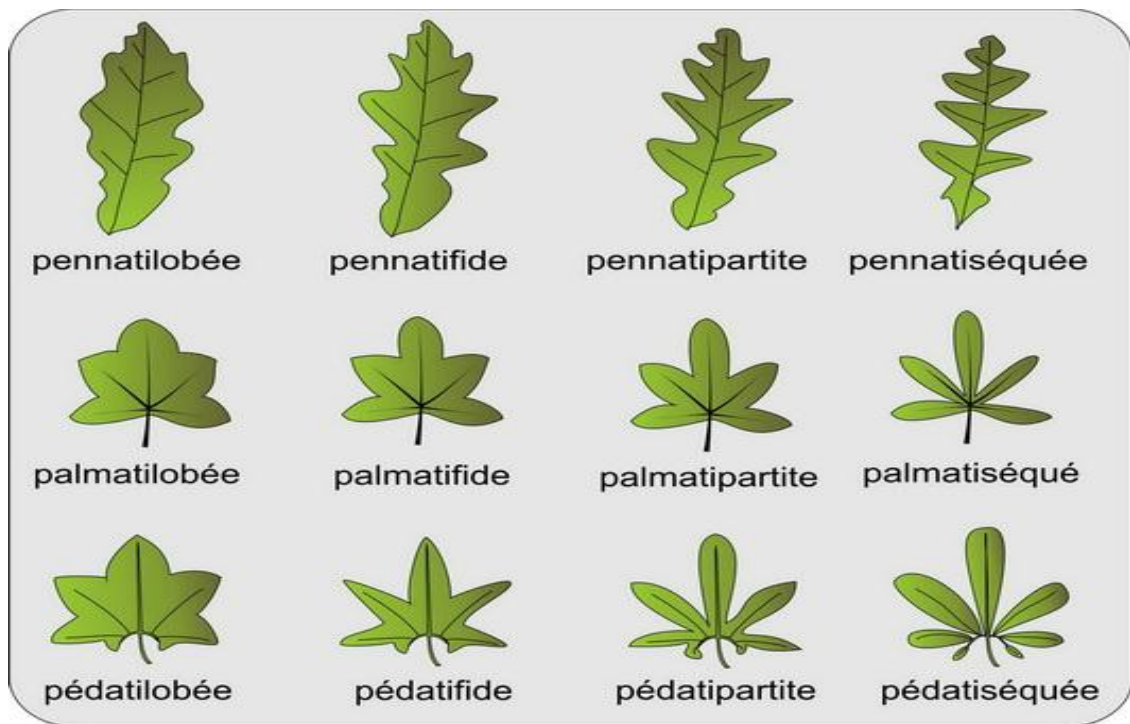
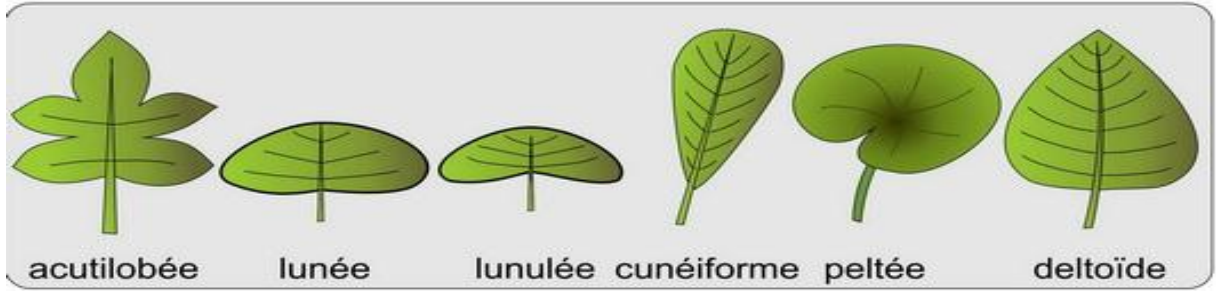
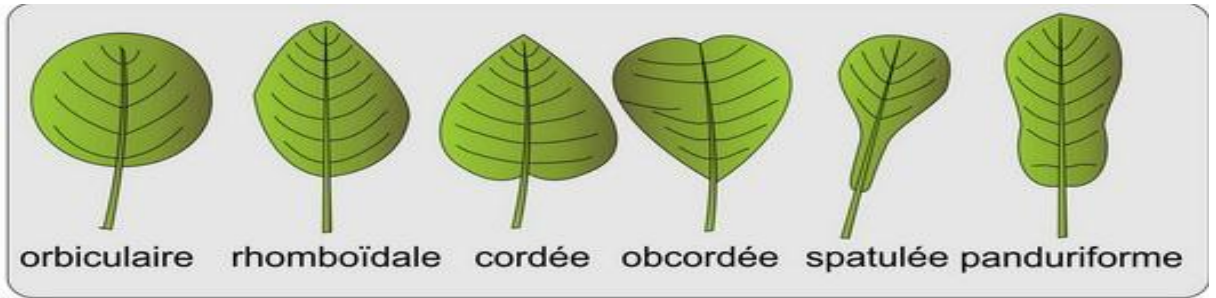


Figure 7. Formes des feuilles simples

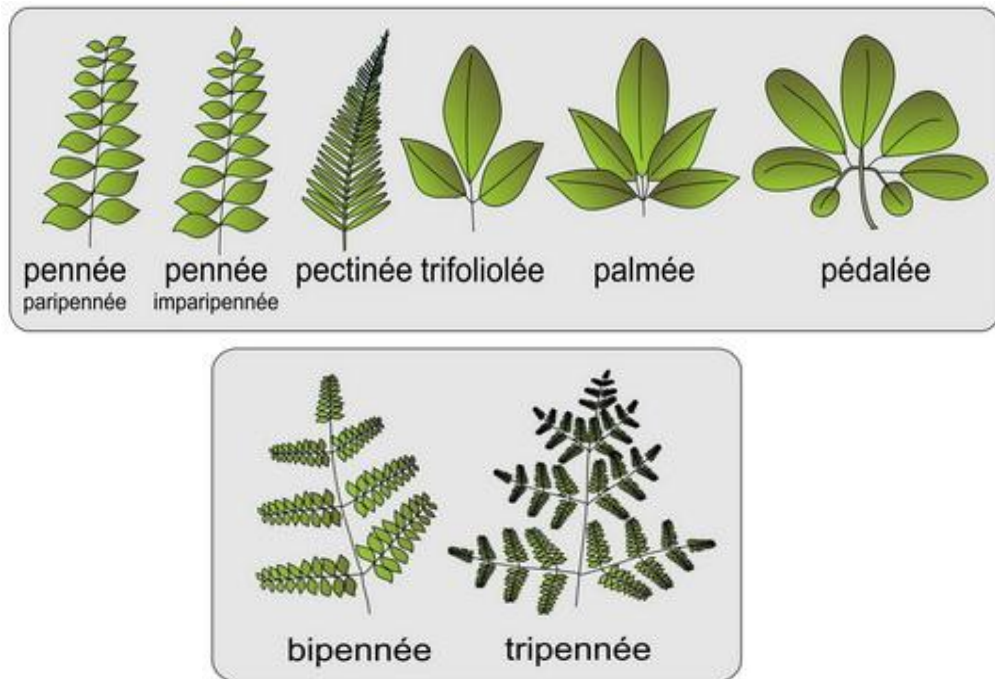


Figure 8. Formes des feuilles composées



Figure 9. Les formes des feuilles des conifères



Figure 9. Les formes des feuilles des feuillus

I.2) Les Cellules végétales

Tous les organites essentiels communs aux eucaryotes sont présents dans les cellules végétales. Celles-ci possèdent des structures que l'on ne retrouve pas dans les cellules des autres règnes : des chloroplastes par exemple.

La division d'une cellule végétale est terminée lorsque la paroi cellulaire se constitue, et sépare ainsi les deux cellules filles.

Cellules Végétales

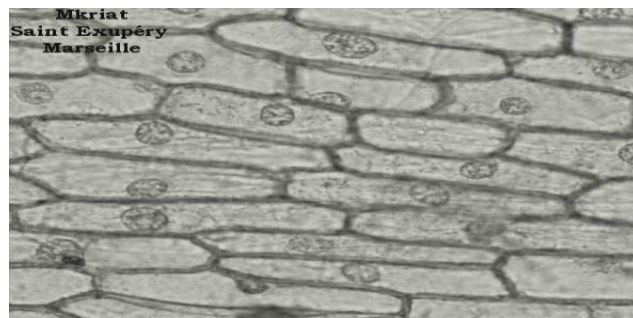


Figure 10. Les cellules végétales

La lamelle Moyenne \Rightarrow est la 1ère barrière à se former entre les deux cellules filles. Chaque cellule fille, au cours de sa croissance, sécrète d'avantage de cellulose et des polysaccharides pour en arriver, lorsqu'elle atteint sa taille finale, à la formation d'une paroi primaire.

Lorsque la cellule végétale a cessé de croître, elle peut continuer à déposer une ou plusieurs couches de polysaccharides + des substances cireuses (telle *la lignine*, caractéristique du bois ou la *subérine*, une substance cireuse caractéristique du liège) sur la face interne de la paroi primaire. L'ensemble de ces couches forme la paroi secondaire, qui a souvent des rôles de soutien ou d'imperméabilisation.

Des réactions chimiques se déroulant au sein de la paroi jouent un rôle important dans l'expansion cellulaire et les réactions de défense.

Les parois cellulaires peuvent s'épaissir ou bien être sculptées ou perforées, contribuant ainsi à la différenciation cellulaire.

Cependant, l'eau et les matériaux dissous peuvent se déplacer directement d'une cellule à l'autre, sans avoir à traverser la paroi cellulaire, grâce à des structures appelées couples de ponctuations

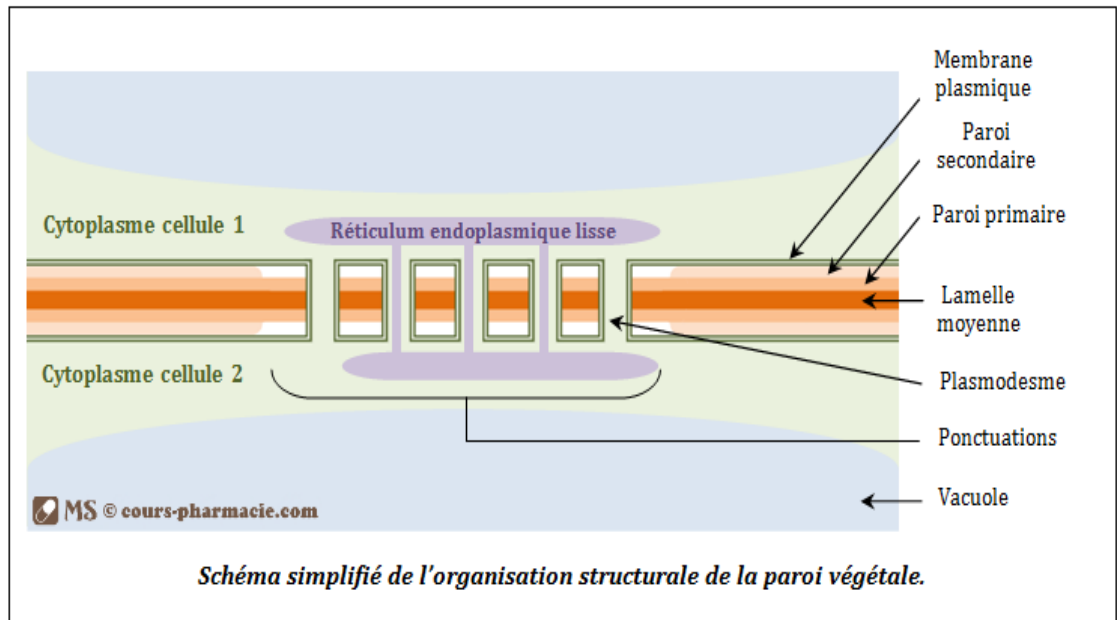


Figure 11. Schéma simplifié de l'organisation structurale de la paroi végétale

Une ponctuation est un amincissement de la paroi primaire d'une cellule à l'endroit où la paroi secondaire est absente. Là où se trouve une ponctuation dans la paroi d'une cellule, il y a généralement une ponctuation correspondante dans la paroi de la cellule adjacente, toutes deux formant un couple de ponctuations.

Des cordons cytoplasmiques appelés plasmodesmes traversent le couple de ponctuations ainsi que la lamelle moyenne se trouvant au milieu, permettant aux substances de se déplacer librement d'une cellule à l'autre sans avoir à traverser une membrane plasmique.

I.2.1) Les cellules parenchymateuses remplissent les diverses fonctions de la plante

Les cellules parenchymateuses sont vivantes lorsqu'elles remplissent leurs fonctions dans la plante. Elles ont des parois fines, composées uniquement d'une paroi primaire et d'une lamelle moyenne qu'elles partagent avec leurs voisines.

De nombreuses cellules parenchymateuses ont la forme de figures géométriques à 14 faces, La plupart possèdent des vacuoles centrales de grande taille.

Beaucoup de cellules parenchymateuses accumulent des substances variées, comme de l'amidon ou de lipides (parenchyme de réserve). Dans le cytoplasme de ces cellules, l'amidon est souvent stocké dans des plastes spécialisés appelés leucoplastes. Les lipides peuvent être également stockés dans le cytoplasme sous la forme de gouttelettes lipidiques.

D'autres cellules parenchymateuses semblent servir de « matériel d'emballage » et joue un rôle vital dans le soutien de la tige.

Les feuilles possèdent des cellules parenchymateuses particulièrement importantes qui sont spécialisées dans la photosynthèse et qui sont équipées de nombreux chloroplastes.

D'autres cellules parenchymateuses, non photosynthétique, sont capables de se diviser et peuvent donner naissance à de nouveaux méristèmes, comme c'est le cas lorsqu'une blessure entraîne une prolifération cellulaire.

Certains sont des parenchymes aquifères (chez les plantes succulentes) et d'autres constituent des parenchymes aérifères (chez les plantes aquatiques).

I.2.2) Les cellules sclérenchymateuses assurent un soutien rigide après leur mort

Les cellules sclérenchymateuses ne sont fonctionnelles qu'après leur mort. Un important épaissement de leur paroi secondaire leur permet d'assurer leur fonction principale : le soutien.

Il existe deux types de cellules sclérenchymateuses : des fibres allongées et des sclérites aux formes variées. Les fibres, souvent organisés en faisceaux, confèrent au bois et à d'autres parties de la plante un soutien relativement rigide.

L'écorce des arbres doit une grande partie de sa résistance mécanique aux fibres longues.

Les sclérites peuvent être regroupées en amas très denses, comme c'est le cas dans la coquille d'une noix ou dans d'autres types de téguments. Ce sont des amas isolés de sclérites,

que l'on appelle cellules pierreuses, qui donnent à la poire et à quelques autres fruits leur structure granuleuse.



Figure 12. Les cellules pierreuses

I.2.3) Les cellules collenchymateuses, vivantes, permettent la souplesse du soutien

Un autre type de cellules de soutien, la cellule collenchymateuse, demeure vivante même lorsqu'elle forme des parois cellulaires épaisses.

Les cellules collenchymateuses sont généralement allongées. Dans ces cellules, la paroi primaire s'épaissit mais il ne se forme aucune paroi secondaire.

C'est le collenchyme qui soutient les pétioles, les pousses non ligneuses et les organes en cours de croissance.

Les tissus composés des cellules collenchymateuses, bien que résistant lorsqu'on les courbe, sont plus souples que les tissus sclérenchymateux.

Les tiges et les pétioles des feuilles renforcées par le collenchyme peuvent s'agiter sous le vent sans casser brusquement comme ils le feraient s'ils étaient renforcés par du sclérenchyme. Les « filaments » du céleri sont surtout constitués de collenchyme.

**** Tous ces types de cellules végétales jouent des rôles importants. Voyons à présent leur organisation en tissus et systèmes tissulaires.****

I.3) Les tissus et systèmes tissulaires des végétaux

I.3.1) Les tissus simples (c'est-à-dire constitué d'un seul type de cellule)

Les cellules parenchymateuses constituent le parenchyme, un tissu simple. Le sclérenchyme et le collenchyme sont d'autres exemples de tissus simples, composés respectivement de cellules sclérenchymateuses et collenchymateuses.

Des cellules de différents types peuvent également se combiner pour former des tissus complexes.

I.3.2) Tissus complexes

Le xylème et le phloème sont des tissus complexes, composés de plus d'un type cellulaire.

A) **Le xylème** contient les cellules conductrices d'eau.

Dans le xylème des trachéophytes se trouvent des cellules sclérenchymateuses appelées éléments de la trachée qui subissent une mort cellulaire programmée avant d'assumer leur fonction ultime de transport de l'eau et des substances minérales dissoutes.

Un groupe de trachéides mortes forme un tube creux et continu dans lequel l'eau peut circuler, formant un pipeline pour la conduction de l'eau.

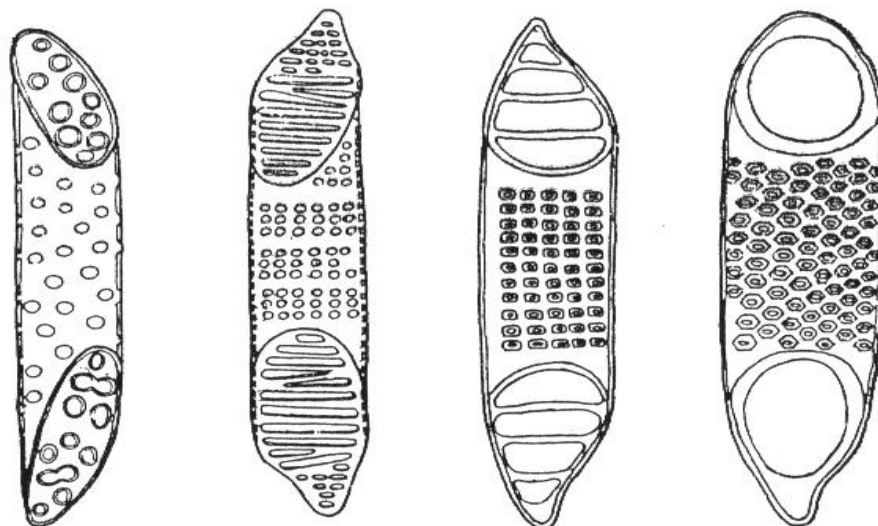


Figure 13. Les de trachéides

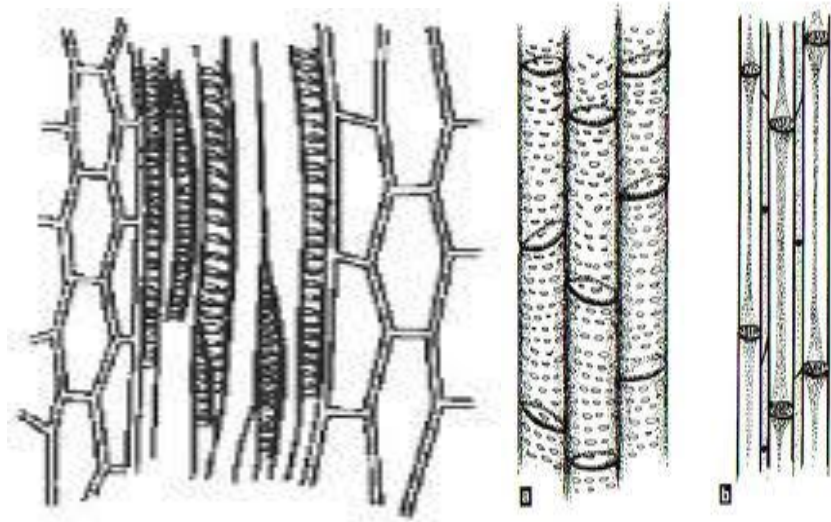


Figure 14. Les éléments de la trachée

B) Le phloème contient des cellules conductrices de substances nutritives (sève élaborée)

Au contraire du xylème, le phloème est essentiellement constitué de cellules vivantes.

Chez les plantes à fleurs, la cellule caractéristique du phloème est l'élément du tube criblé.

Ces cellules sont jointes bout à bout pour former de longs tubes criblés transportant des substances nutritives de leur source jusqu'aux tissus qui les consomment ou les stockent.

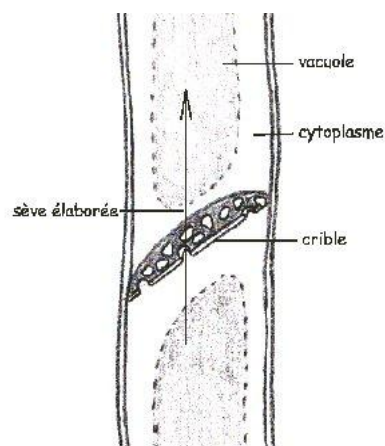


Figure 15. Schéma d'un tube criblé

Au cours du développement des éléments tubes criblé, des enzymes creusent de petits trous dans leurs parois transversales, faisant communiquer le contenu des cellules voisines.

Les parois transversales finissent par ressembler à des passoirs et sont appelées plaques criblées.

Récapitulation : Les tissus vasculaires, qui comprennent le xylème et le phloème, constituent le système conducteur, la « plomberie » de la plante.

Le xylème distribue l'eau et les ions minéraux absorbés par les racines jusqu'à la tige et les feuilles.

Le phloème transporte des substances nutritives des sites de production (appelés sources), en général les feuilles, aux sites d'utilisation ou de stockage (appelés réservoirs), situés dans d'autres parties de la plante.

C) Les tissus dermiques constituent la couverture externe de la plante. Toutes les parties du corps d'une jeune plante sont recouvertes d'un épiderme, composé d'une ou de plusieurs couches de cellules. L'épiderme contient des cellules épidermiques, un type de cellules parenchymateuses, et peut renfermer des types cellulaires spécialisés comme les cellules stomatiques ou les cellules de garde qui forment des stomates (des pores). L'épiderme des rameaux feuillés secrète une couche de cire, la cuticule, qui permet de mieux retenir l'eau.

I.4) La croissance : les méristèmes et leurs produits

A l'extrémité de chaque tige feuillée ou de chaque branche se trouve un méristème apical caulinaire et à l'extrémité de chaque racine se trouve un méristème apical racinaire. La croissance qui s'effectue à partir de ces méristèmes est appelée croissance primaire. C'est de ces méristèmes que naît tout le corps de la plante.

Certaines plantes développent du bois et de l'écorce. Ces tissus complexes sont dérivés d'autres méristèmes : le cambium interne/vasculaire/libéro-ligneux et le cambium externe ou subéro-phellodermique.

Le cambium libéro-ligneux est un tissu cylindrique composé essentiellement de cellules allongées, disposées verticalement, qui se divisent fréquemment.

Au cours de leur croissance, les arbres se débarrassent des couches les plus externes de leur tige.

Cette perte pourrait exposer l'arbre à des dommages éventuels, tels qu'une perte excessive d'eau ou une invasion par des micro-organismes.

Le cambium subéro-phellodermique (cambium externe) produit de nouvelles cellules principalement dans la direction centrifuge.

Les parois de ces cellules s'imprègnent de subérine, une substance cireuse, constituant ainsi une extension du système dermique. On appelle croissance secondaire la croissance en diamètre des tiges et des racines produites par les cambiums libéro-ligneux et subéro-phellodermique. Cette croissance est à l'origine du bois et de l'écorce.

On appelle croissance secondaire la croissance en diamètre des tiges et des racines produites par les cambiums libéro-ligneux (Procambium) et subéro-phellodermique (Péricycle). Cette croissance est à l'origine du bois et de l'écorce.

Les méristèmes de certaines plantes restent actifs pendant des années, parfois des siècles. Ces plantes augmentent en taille, ou en diamètre, tout au long de leur vie. Ce type de croissance continue, est connu sous le nom de croissance indéterminée.

La croissance déterminée, celle qui cesse à un point donné, est caractéristique de la plupart des animaux ainsi que de certaines parties des plantes comme des feuilles, les fleurs et les fruits.

Les cycles selon lesquels se déroule la vie des plantes permettent de les classer en trois catégories : annuelles, bisannuelles et vivaces.

Le méristème apical racinaire donne naissance à trois méristèmes primaires :

I.4.1) Trois méristèmes primaires cylindriques qui donnent naissance aux trois tissus de la racine

- a) Le méristème primaire le plus interne, le procambium, donne naissance aux tissus vasculaires ;
- b) le méristème parenchymateux donne naissance aux tissus parenchymateux ;
- c) le méristème le plus externe, le protoderme, donne naissance aux tissus dermiques.

Le protoderme ⇒ l'épiderme est spécialisé dans la protection et l'absorption des ions et de l'eau. Les cellules épidermiques sont aplaties et beaucoup d'entre elles produisent des poils absorbants délicats et étonnamment longs.

Les poils absorbants poussent parmi les particules du sol, explorant coins et recoins et absorbent l'eau et les sels minéraux.

Sous l'épiderme le tissu parenchymateux s'installe une couches de cellules, appelée le cortex.

Chez beaucoup de plantes, mais surtout chez les arbres, les cellules épidermiques et parfois celles du cortex s'associent avec un champignon. Cette association appelée micorhize, permet à la plante de mieux absorber les sels minéraux et l'eau.

Certaines espèces végétales, dont les poils racinaires sont inexistantes ou peu développés, ne peuvent survivre à moins de développer des micorhizes qui les aident à absorber les substances minérales.



Figure 16. Racines mycorrhizées par un champignon

En progressant vers l'intérieur, on arrive à l'endoderme formant la couche cellulaire la plus interne du cortex. Certaines régions de leurs parois contiennent de la subérine, une substance cireuse imperméable qui isole les tissus vasculaires centraux du cortex et du monde extérieur. Les cellules endodermiques contrôlent l'accès à l'eau et aux substances dissoutes des tissus vasculaires internes.

Passant l'endoderme, on rentre dans le cambium libéroligneux, ou stèle, produit par le procambium. La stèle est faite de trois tissus :

- a) **le péricycle** (tissu à l'intérieur duquel naissent les racines secondaires). Le péricycle est aussi le siège de divisions cellulaires participant à la croissance en diamètre de la racine.

- b) **le xylème** se trouve au centre qui, en coupe transversale (d'une racine dicot), a la forme d'une étoile.
- c) **Le phloème** se situe entre les branches de l'étoile du xylème

Coupe transversale d'une racine

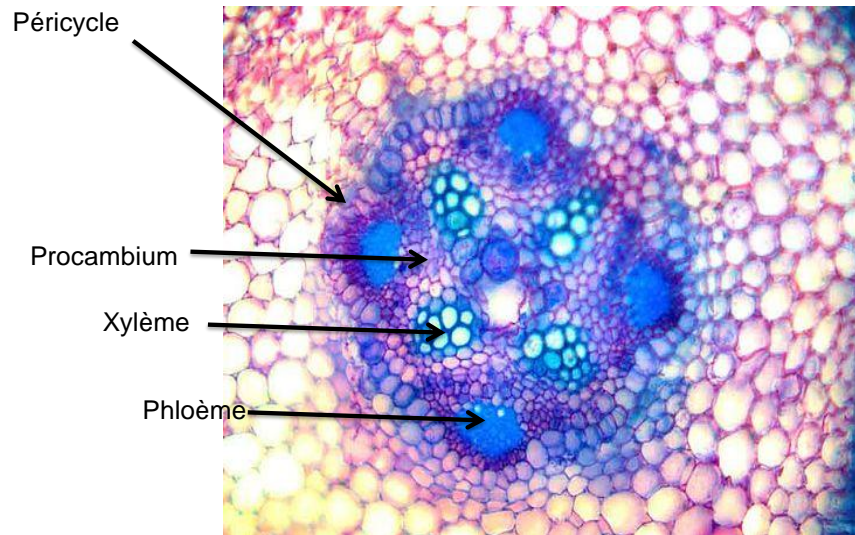


Figure 17. Coupe transversale d'une racine dicot.

Schéma d'une coupe transversale dans une racine

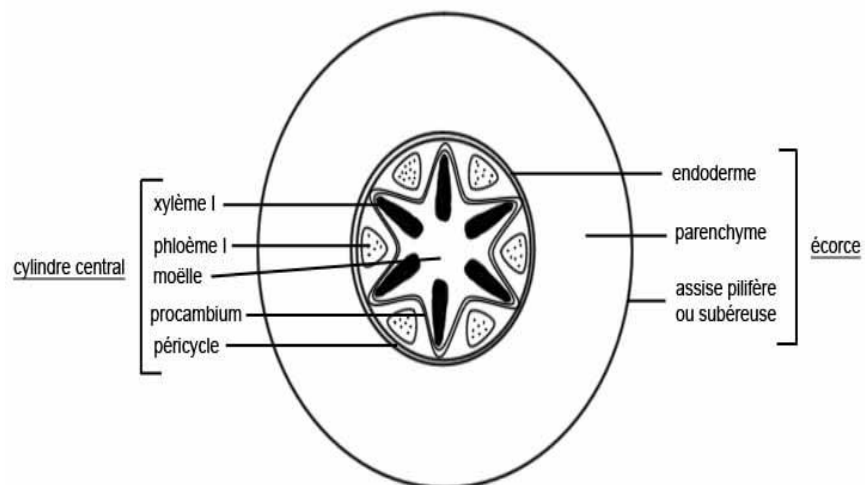


Figure 18. Schéma d'une coupe transversale d'une racine

Dans une racine de monocot, une région de cellules parenchymateuse, la moëlle, occupe une position interne par rapport au xylème.

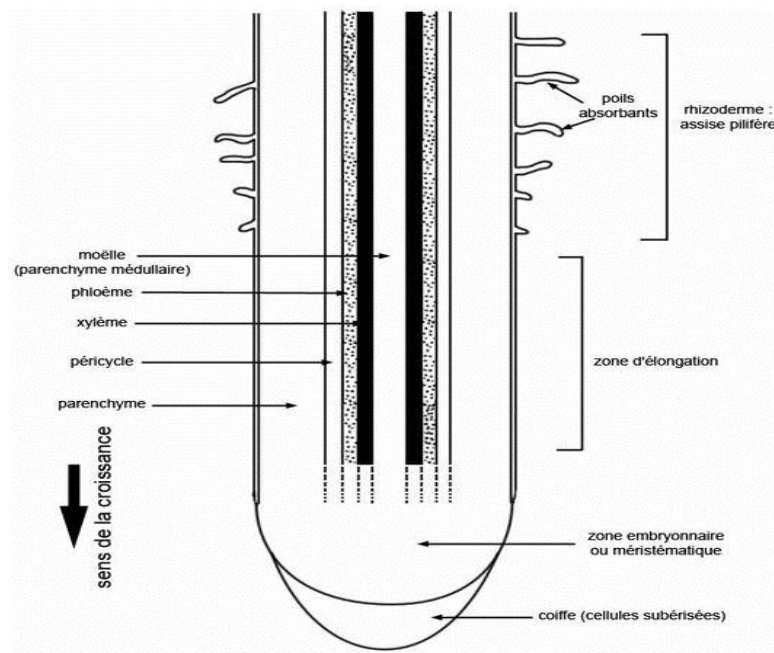


Figure 19. Schéma d'une coupe longitudinale d'une racine

I.4.2) Trois méristèmes primaires donnent naissance aux tissus de la tige

Le méristème apical caulinaire (ou point végétatif caulinaire), comme le méristème apical racinaire, forme trois méristèmes primaires : le procambium, le méristème parenchymateux et le protoderme, eux-mêmes donnant naissance aux trois systèmes tissulaires.

Les feuilles sont issues de primordiums foliaires, des excroissances formées par des divisions cellulaires sur les côtés du méristème apical caulinaire.

La croissance en longueur des dicots a lieu dans une région d'élongation située directement en dessous du méristème apical caulinaire.

En revanche, les graminées et certains autres monocots s'allongent à la base des entrenœuds et des feuilles, là où demeurent un peu de tissu méristématique.

Les graminées des pelouses et des herbages peuvent repousser après avoir été tondus ou broutés parce que leur croissance s'effectue à partir de méristèmes situés à la base des plantes, près de la surface du sol.

Le trèfle tondu repousse à partir des tiges issus de bourgeons latéraux auparavant dormant, situé dans la partie basse de la plante).

La tige contient les tissus vasculaires et d'autres tissus importants, des tissus d'accumulation de réserves : (la moelle à l'intérieur, le cortex à l'extérieur). Le cortex peut être renforcé par la présence des cellules collenchymateuses aux parois épaisses.

La couche de cellules la plus externe de la jeune tige est l'épiderme, dont la fonction principale est *de minimiser les pertes en eau* dans les cellules sous-jacentes.

I.4.3) Beaucoup de tiges et de racines sont soumises à une croissance secondaire

La croissance en diamètre (croissance secondaire) de certaines tiges et racines est faible, voir inexistante et elles restent donc minces. Mais, beaucoup d'autres, chez les dicots, s'épaississent considérablement.

Cet épaississement est très important, car il est l'origine du bois et de l'écorce, et il permet aux arbres de grande taille d'obtenir le soutien qui leur est nécessaire.

La croissance secondaire est le résultat de l'activité de deux tissus méristématiques : le cambium libéro-ligneux et le cambium subérophellodermique. Le cambium libéro-ligneux est constitué de cellules qui se divisent pour produire les cellules des nouveaux xylèmes et phloème (secondaire), tandis que le cambium subéro-phellodermique produit surtout du liège dont les cellules possèdent des parois cireuses.

De nombreuses dicots possèdent un cambium libéro-ligneux et un cambium subéro-phellodermique et sont par conséquent soumises à une croissance secondaire. Dans les rares cas où des monocots forment des tiges épaissies (les palmiers par exemple), elles le font sans utiliser de cambium libéro-ligneux ou de cambium subéro-phellodermique. Le bois et l'écorce produits par les dicots ligneux sont décrits si-dessous.

La plupart des arbres présentent des cernes annuels qui sont le résultat des conditions saisonnières du milieu rencontrées au cours d'une année de croissance.

Au printemps, lorsque l'eau est relativement abondante, le diamètre des trachéides ou des éléments du vaisseau produits par le cambium libéro-ligneux est en général plus important et leurs parois sont plus fines.

Au fur et à mesure que l'été avance et que l'eau se raréfie, les cellules produites sont plus étroites et ont des parois plus épaisses. Ce bois d'été est plus sombre et peut être plus dense.

Ainsi, chaque année est habituellement enregistrée dans le tronc de l'arbre par un cerne visible comprenant une couche claire et une couche sombre. Les cernes des arbres poussant dans les régions tropicales humides ne sont pas aussi réguliers ni aussi évidents.

L'apparence que présente le bois est également due à la différence entre les régions anciennes et les nouvelles.

La portion du xylème qui demeure fonctionnelle et distribue l'eau et les sels minéraux dans l'ensemble de l'arbre est appelée l'aubier. C'est une région plus claire et plus poreuse que le duramen.

Coupe transversale schématique illustrant un quartier d'un tronc d'arbre

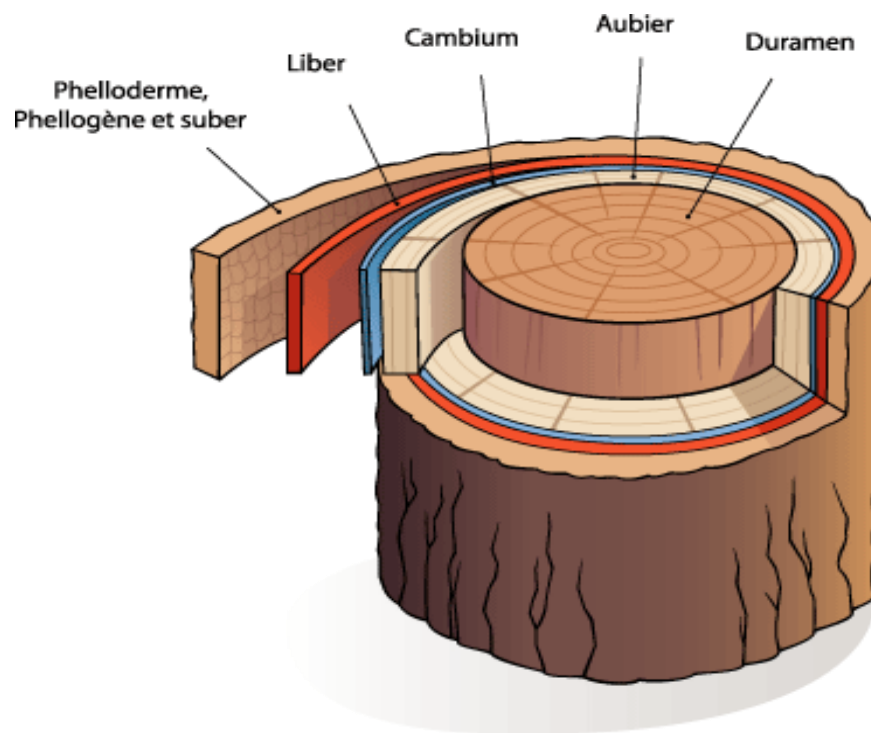


Figure 20. Schéma d'une coupe transversale d'un tronc d'arbre

Section transversale d'une tige

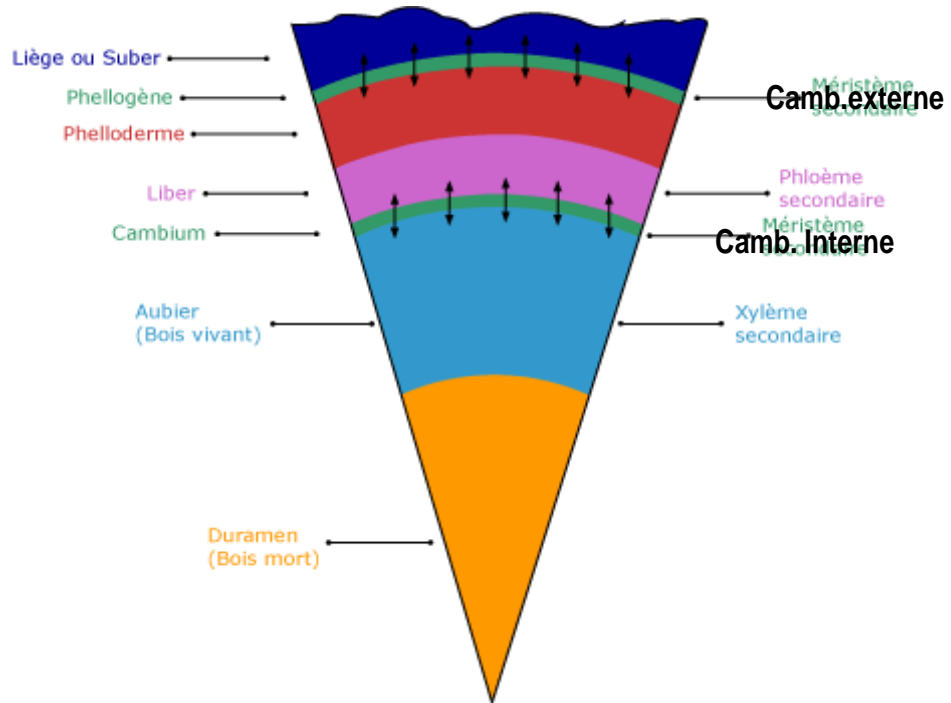


Figure 21. Section transversale d'une tige

====> La croissance secondaire se poursuivant, quelque chose à l'intérieur de la tige doit céder. L'extension du tissu conducteur étire et brise l'épiderme et l'écorce, qui finissent par tomber, comme la chaîne du médaillon.

II) La Graine et la Germination

II.1) La graine

Lorsque la graine est arrivée à maturité, elle contient :

- a) un embryon a priori susceptible de se développer en une nouvelle plante,
- b) des réserves emmagasinées dans des tissus qui varient selon les types de graines (principalement dans l'embryon lui-même ou dans l'albumen),
- c) des téguments protecteurs (parfois doublés par le péricarpe du fruit).

Dans les régions où le climat est marqué par des saisons tranchées, la graine permet la survie de la nouvelle génération pendant la mauvaise saison. Pour cela, elle doit résister à la sécheresse et au froid, jusqu'aux moments favorables pour la germination.

Certaines caractéristiques physiologiques lui permettent cette résistance. En particulier, elle est très déshydratée. Cela lui permet de rester en vie ralentie et lui donne des propriétés de grande résistance et de grande longévité. Mais, plus encore, certains phénomènes d'inhibition et de dormance lui permettent de résister mieux aux variations aléatoires des facteurs du milieu.

II.2) La germination

La germination est le phénomène par lequel l'embryon contenu dans la graine sort de sa période de vie ralentie et se développe grâce aux réserves de la graine.

C'est sur le plan métabolique que les changements les plus importants interviennent.

En effet, s'ajoutant à sa fonction protectrice, la graine remplit également le rôle de garde-manger grâce aux substances de réserve qu'elle accumule au moment de sa formation, soit dans l'albumen, soit directement dans les cotylédons.

L'évènement principal assumé par la plantule consiste en la synthèse des premières molécules de pigments chlorophylliens. En même temps que les réserves s'épuisent, la présence

d'un stock de chloroplastes significatif fait passer ainsi l'organisme d'un mode de vie hétérotrophe à l'autotrophie.

La vitesse de germination est fonction de l'eau, l'oxygène et la température (voir résultats TP).

En absence d'eau, la graine reste sèche et peut être conservée longtemps sans changer d'état.

La première phase de la germination est un gonflement qui est dû à l'imbibition de la graine.

Avec l'oxygène, on constate que les graines qui étaient en vie ralentie, se remettent à respirer. La pellicule d'eau empêche l'oxygène, peu soluble de parvenir à la graine.

La vitesse de la germination est aussi en fonction de la température.

Quand à la lumière, les graines pouvaient germer aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Certaines graines nécessitent de la lumière (elles sont photosensibles +), certaines ne peuvent germer qu'à l'obscurité (elles sont photosensibles -) et d'autres, comme l'haricot, sont indifférentes.

Les graines photosensibles (-) ne pourront germer que si elles sont semées à une certaine profondeur à l'abri de la lumière. Les graines photosensibles (+) ne germeront que si elles sont en surface.

La phase de germination = moment d'intense activité de transformation de la graine : les réserves de la graine sont transformées pour sa croissance, la quantité de vitamines est multipliée par 3 à 12 suivant le type de graine. Les enzymes de croissance sont activés.

La germination est accompagnée de certaines transformations où l'amidon (glucides) se décompose en sucres simples (ex. maltose), les protides en acides aminés, les lipides en acides gras et les vitamines en multiplication des vitamines.

II.3) Contrôle hormonale et mobilisation des réserves

La "couche à aleurone" joue un rôle prépondérant dans le contrôle hormonal de l'utilisation des réserves.

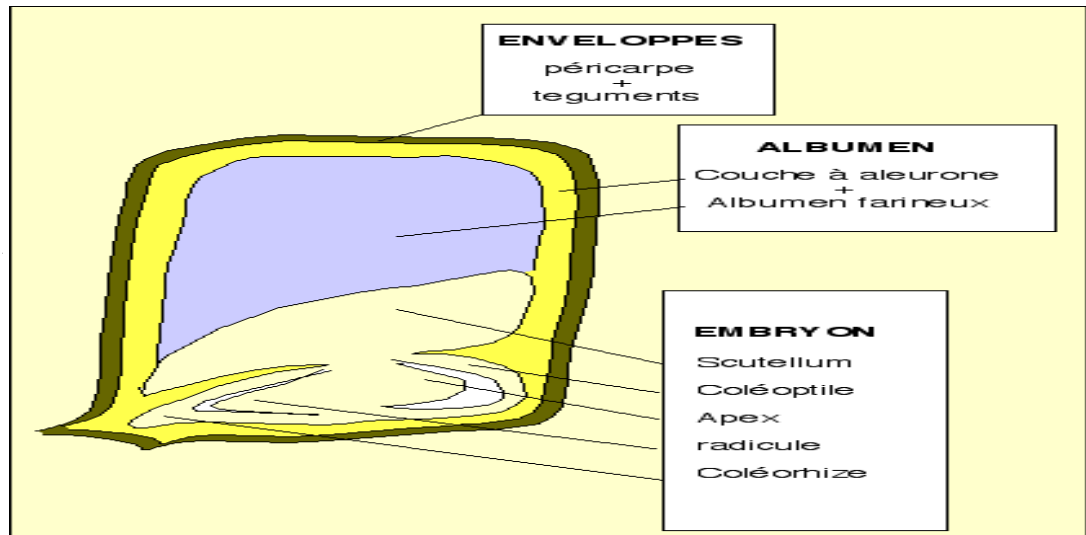


Figure 22. La structure de la graine

a) C'est dans la couche à aleurone que la synthèse d'amylase se réalise. Celle-ci dépend de la série transcription/traduction initiée au niveau du génome. Cette initiation est sous la dépendance d'une hormone, la gibbérelline.

b) l'amylase migre dans l'albumen et permet la digestion de l'amidon en maltose puis en glucose.

c) Le glucose peut diffuser jusqu'au cotylédon puis au reste de l'embryon et servir de nutriment pour son développement.

Pour terminer le cycle, c'est en fait l'embryon qui secrète la gibbérelline. Celle-ci diffuse et arrive dans la couche à aleurone où elle atteint le génome et permet l'initiation de la synthèse

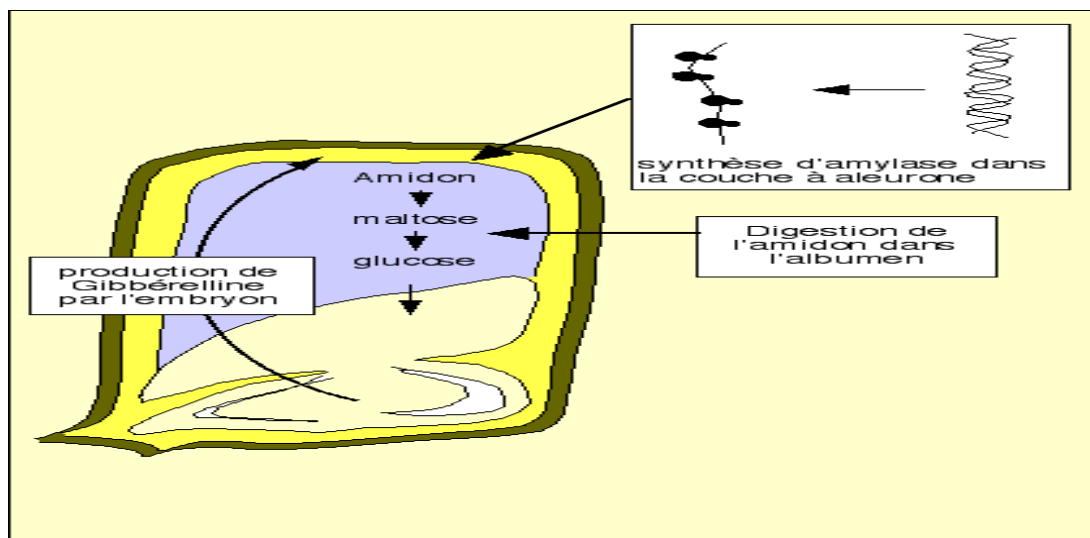


Figure 23. La mobilisation des réserves

Les régulations sont complexes. Une autre hormone, l'acide abscissique, a un rôle antagoniste à celui de la gibberelline. C'est le rapport gibberelline/acide abscissique qui joue le rôle prépondérant dans la digestion des réserves. Dans certains cas, ce rapport peut varier au cours de la maturation du caryopse.

II.4) La Dormance

Chez de nombreuses plantes, la germination des graines n'est pas immédiate, et nécessite le passage par une période de repos pendant laquelle la germination est inhibée par divers mécanismes.

II.5) Les Facteurs de Germinations

a) Dans un certain nombre de cas, des graines mises en conditions favorables ne germent pas.

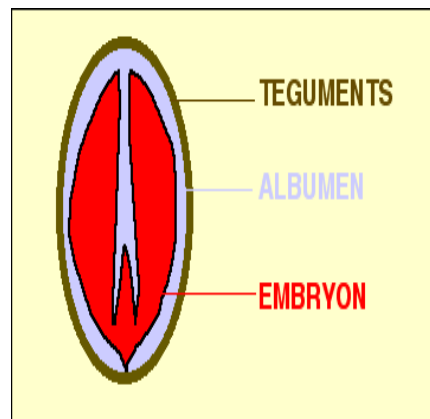


Figure 24. Expérimentation 1

Interprétation : La graine n'a pas encore atteint sa maturité morphologique et /ou sa maturité physiologique

b) La graine est placée dans des conditions favorables (CF = conditions favorables d'humidité, d'oxygénation et de température).

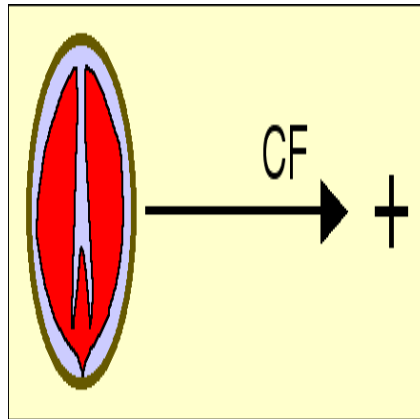


Figure 25. Expérimentation 2

Interprétation : La graine a atteint à la fois sa maturité morphologique et sa maturité physiologique

c) La graine émise par la plante ne germe pas (-) même quand elle est placée en conditions favorables (CF). Conservée un certain temps au sec, elle germera.

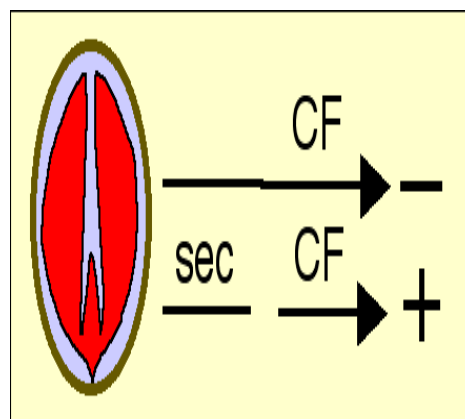


Figure 26. Expérimentation 3

Interprétation : La graine émise par la plante apparaissait mûre morphologiquement mais elle n'avait pas atteint sa maturité physiologique. Ce problème est fréquent chez les céréales. Il empêche en fait la graine de germer en été, ce qui serait catastrophique pour la plantule lorsque l'hiver arrive. On parle souvent de post-maturation.

d) Alors que l'embryon dans la graine ne germait pas, l'embryon isolé germe en conditions favorables sans avoir besoin d'une période de froid.

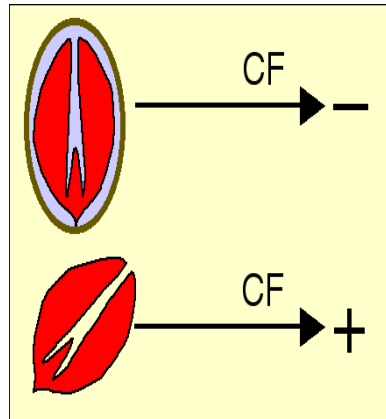


Figure 27. Expérimentation 4

Interprétation : L'embryon a atteint sa maturité physiologique. Il peut germer mais les téguments protecteurs l'en empêchent. On parle alors d'une INHIBITION TEGUMENTAIRE à la germination.

e) La graine ne germe pas (-) lorsqu'elle est placée en conditions favorables (CF). Après l'hiver, elle peut germer. Un séjour à un froid humide artificiel (frigo) remplace l'hiver et lui permet de germer.

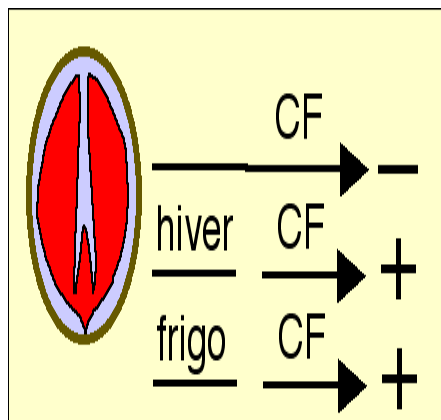


Figure 28. Expérimentation 5

Interprétation : On parle alors d'une inhibition tégumentaire à la germination. Cette inhibition peut être levée par le froid humide de l'hiver. En effet, l'alternance de périodes de gel et de dégel et l'action de champignons peuvent fragiliser les téguments. Ce phénomène permet à la graine de s'adapter aux conditions plus ou moins aléatoires du milieu. Elle aura plus de chance de germer dans des conditions permettant le bon développement de la plantule, après l'hiver plutôt qu'avant l'hiver.

f) Graine complète ne germe pas, si on utilise l'embryon isolé ne germe pas aussi

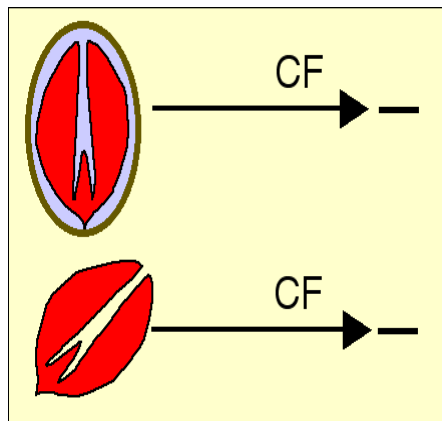


Figure 29. Expérimentation 6

Interprétation : Ce ne sont pas les téguments qui empêchent l'embryon de germer. C'est l'embryon lui-même qui en est incapable. Cette incapacité à germer même en conditions favorables se rapproche d'un manque de maturité physiologique. Donc on parle alors de DORMANCE EMBRYONNAIRE.

III) Transport chez les végétaux

III.1) Absorption et transport de l'eau et des sels minéraux

III.1.1) Absorption et transport de l'eau

Quels sont les mécanismes par lesquels l'eau et les sels minéraux pénètrent dans le corps de la plante à travers les tissus dermiques de la racine, en traversant les tissus parenchymateux et entrent dans la stèle puis montent dans le xylème sous la forme de sève ?

Ni l'eau ni les éléments minéraux ne peuvent se déplacer à travers les tissus de la plante pour pénétrer dans le xylème sans avoir à traverser au moins une membrane plasmique.

L'eau se déplace par osmose à travers une membrane hémiperméable ((membrane ne laissant passer que le solvant (en général l'eau))

Rappelons que l'osmose est un phénomène passif (ne nécessitant pas d'ATP).

A la différence des cellules animales, les cellules végétales sont entourées d'une paroi cellulaire relativement rigide.

Rappelons que l'osmose est un phénomène passif (ne nécessitant pas d'ATP). Après qu'une certaine quantité d'eau est entrée dans une cellule végétale, une pression de turgescence s'oppose à la pénétration d'un supplément d'eau, en raison de la rigidité de la paroi.

Au fur et à mesure que la quantité d'eau à l'intérieur de la cellule augmente, la pression de la turgescence devient de plus en plus forte. Cette pression hydraulique est semblable à la pression de l'air dans un pneu de voiture ; c'est une pression réelle qui peut être mesurée avec un manomètre.

Lorsqu'elles sont placées dans l'eau pure, les cellules qui possèdent des parois n'éclatent pas et ceci grâce à la rigidité des parois (l'eau entre par osmose jusqu'à ce que la pression de turgescence s'équilibre exactement avec le potentiel osmotique). A ce stade, la cellule est turgescence, c'est-à-dire que la pression de turgescence est élevée.

La tendance générale à absorber de l'eau pure est appelée le potentiel hydrique, représenté par Ψ , la lettre grecque psi.

Le potentiel Hydrique est simplement la somme du potentiel osmotique (Ψ_0), qui est négatif, et de la pression de turgescence (P) qui est positive :

$$\Psi = \Psi_0 + P.$$

Par définition, pour de l'eau pure qui n'est soumise à aucune pression, chacun de ces trois paramètres est égal à zéro.

Exemple du mouvement de l'eau dans 2 cellules placées dans une solution de saccharose. La cellule de gauche ne subit aucune pression. L'eau va chercher à entrer provoquant la turgescence de la cellule. La cellule de droite subit une pression ce qui augmente son potentiel hydrique. L'eau va donc quitter la cellule.

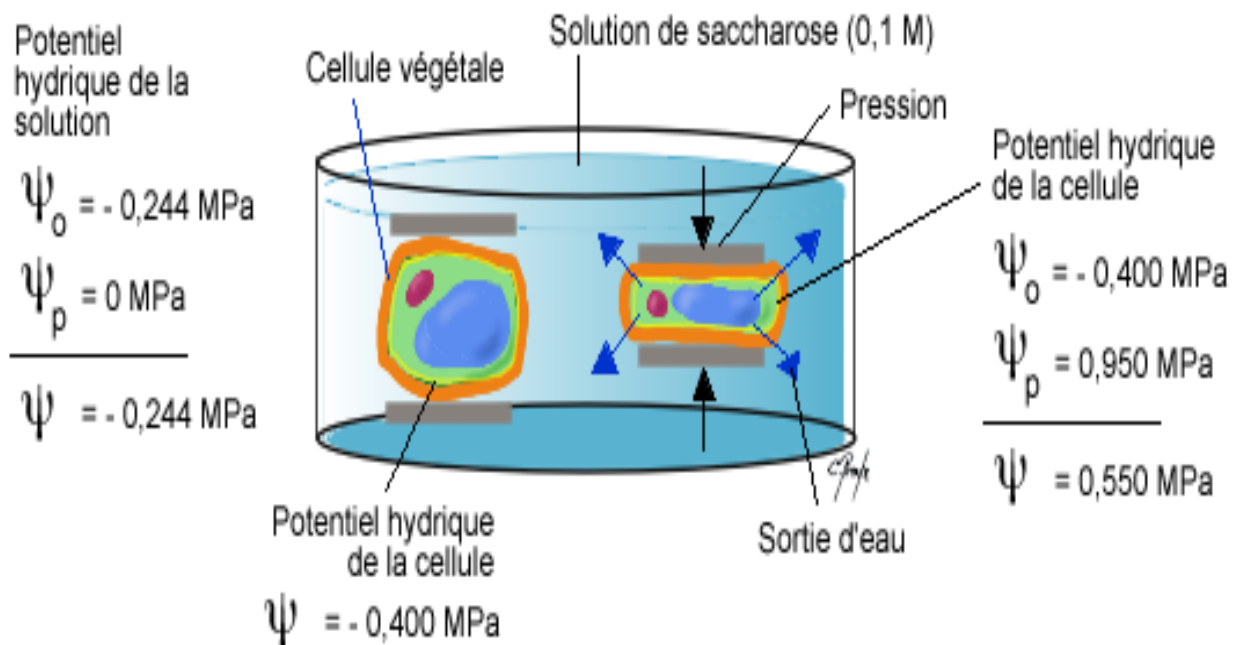


Figure 30. L'eau se déplace toujours en direction du milieu dont le potentiel hydrique est négatif.

Le potentiel osmotique, la pression de turgescence et le potentiel hydrique sont mesurés en méga pascals (MPa), une unité de pression.

Dans tous les cas où l'eau se déplace entre deux cellules, ou entre une cellule et son environnement, ou entre deux solutions séparées par une membrane, elle le fait selon la loi de

l'osmose suivante : l'eau se déplace toujours en direction du milieu dont le potentiel hydrique est négatif.

Les phénomènes osmotiques revêtent une grande importance. Beaucoup de plantes doivent leur structure à la pression de turgescence de leurs cellules ; si la pression est perdue, la plante se flétri.

Le mouvement de l'eau à l'intérieur d'une plante se fait selon un gradient du potentiel hydrique et, comme on verra, le flux de sève du phloème circulant dans les tubes criblés obéit à un gradient de pression de turgescence.

III.1.2) L'absorption des minéraux

L'absorption des minéraux est effectuée comme suit :

a) **Transport facilité** : les sels minéraux passent directement avec l'eau quand elle est abondante.

b) **Transport par diffusion facilitée** : Les nutriments minéraux sous forme ionique sont absorbés à travers les membranes plasmiques grâce à des protéines. Certaines de ces protéines sont des transports qui facilitent la diffusion d'ions spécifiques. La diffusion facilitée ne nécessite pas d'ATP.

Cependant, les concentrations de certains ions dans le sol sont plus faibles que celles requises à l'intérieur de la plante. Ainsi, la plante doit absorber ces ions contre leur gradient de concentration. Un tel transport actif nécessite de l'énergie et dépend donc de respiration cellulaire pour son approvisionnement en ATP.

c) **Le transport actif** nécessite lui aussi des transporteurs protéiques spécifiques qui utilisent directement ou indirectement, de l'ATP.

A la différence des animaux, les plantes ne possèdent pas la pompe à sodium-potassium pour le transport actif. Elles ont plutôt une pompe à protons qui utilise l'énergie obtenu à partir d'ATP pour repousser hors de la cellule les protons, contre leur gradient de concentration.

Les protons ayant une charge positive (H^+), leur accumulation sur l'un des côtés d'une membrane a deux effets. Premièrement, la région à l'extérieur de la membrane acquiert une

charge positive par rapport à la région interne. Deuxièmement, une différence de concentration en protons se crée.

Le transport d'ions modifie le potentiel électrique de part et d'autre la membrane plasmique. La pompe à protons et les activités coordonnées des autres protéines de transport membranaires rendent l'intérieur de la cellule végétale fortement négatif par rapport à l'extérieur.

- La pompe à protons, avec l'aide de l'ATP, expulse les H^+ hors de la cellule, créant un potentiel de membrane négatif à l'intérieur de la cellule.

- Les cations comme le K^+ sont attirés à l'intérieur de la cellule par le potentiel de membrane négatif.

La membrane plasmique possède la propriété de réguler des échanges bidirectionnels de molécules et d'ions entre le milieu extracellulaire et le milieu intracellulaire. Cette propriété est assurée par deux grandes classes de protéines: les protéines Canales et les transporteurs.

L'ensemble de ces protéines se distingue selon deux critères : le nombre et le sens des molécules transportées. Elles se subdivisent en trois catégories :

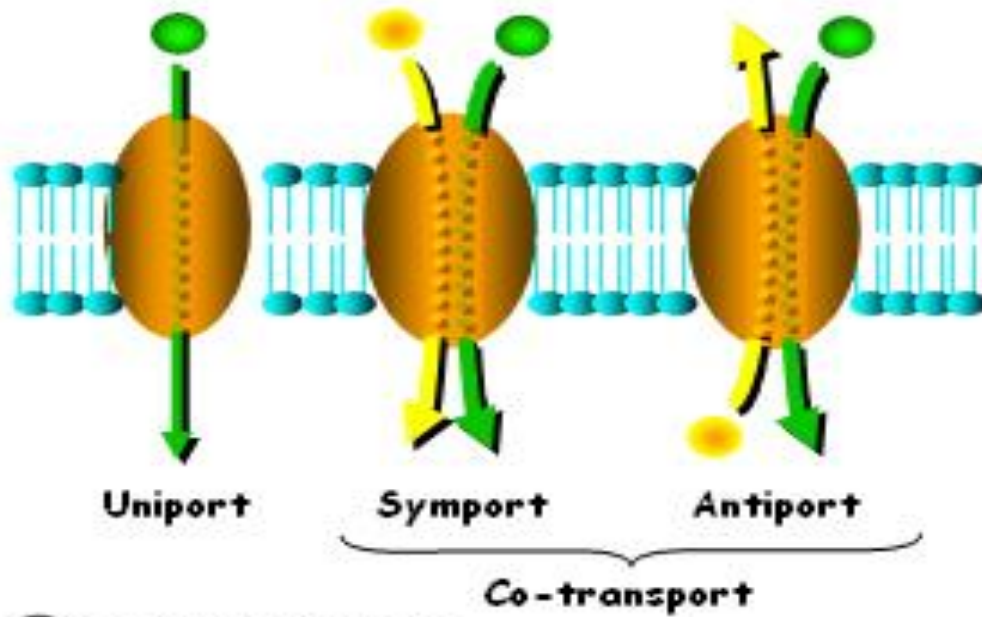
- c1) les protéines de type uniport** (ou uniporteurs) transportent une molécule ou un ion dans une direction.

- c2) Les protons cherchant à retourner à l'intérieur de la cellule entraînent avec eux d'autres molécules comme le saccharose, grâce aux **symporteurs**.**

- c3) parfois un proton retournant dans la cellule est couplée au transport actif d'une autre substance comme le sodium grâce à un **antiporteur**. Protéine membranaire permettant le transport de deux substances dans des directions opposées.**

LES TYPES DE PROTÉINES TRANSPORTEUSES

● Molécule transportée ● Molécule co-transportée



© M. Gilbert pour FacBio

Figure 31. Les types de protéines transporteurs

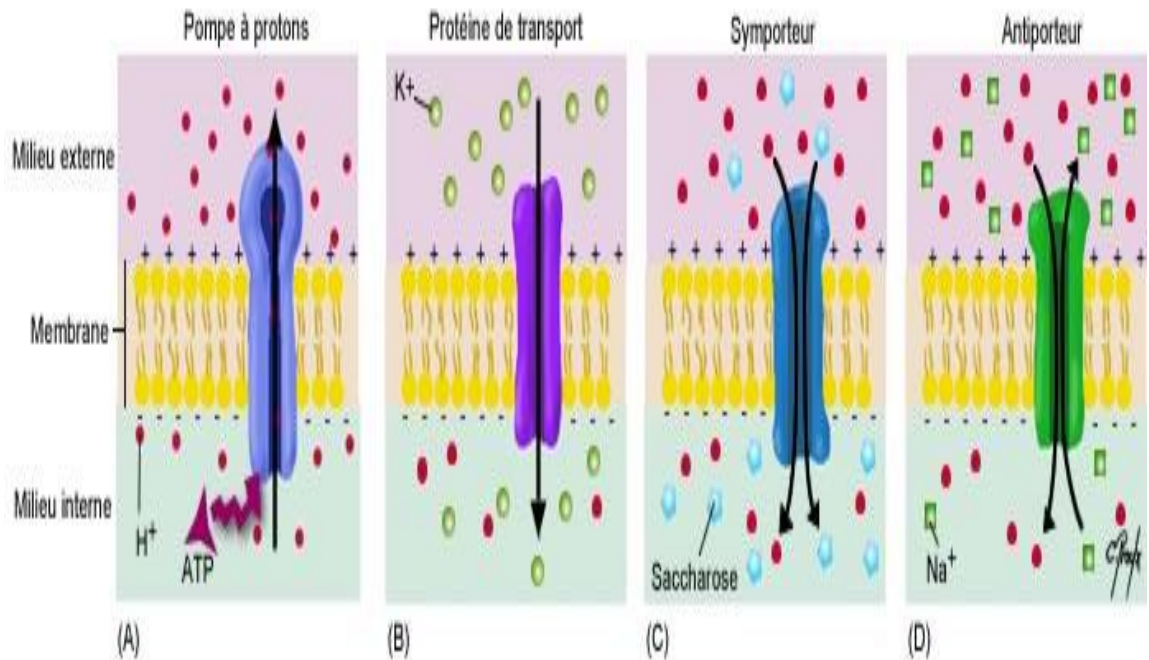


Figure 32. La pompe à protons

Récapitulation :

1) L'eau se déplace en suivant un gradient de potentiel hydrique, allant vers des régions toujours plus négatives. L'eau pénètre dans la stèle de la racine car le potentiel hydrique de la stèle est plus négatif que celui du cortex.

2) Les sels minéraux pénètrent et se déplacent dans les plantes de plusieurs façons (par voie transmembranaire).

** Là où l'eau est abondante, les sels minéraux dissous sont transportés avec elle.

** Là où l'eau se déplace plus lentement, les sels minéraux pénètrent par diffusion.

** A des endroits nécessitant le passage à travers des membranes cellulaires, le transport de certains minéraux est accéléré par un mécanisme de transport actif.

III.2) L'eau et les ions atteignent le xylème en passant par l'apoplasme et le symplasme

L'eau et les sels minéraux du sol peuvent emprunter deux voies pour traverser les tissus dermiques et parenchymateux et atteindre la stèle : le symplasme et l'apoplasme.

a) **La voie du symplasme** : Le symplasme est constitué de l'ensemble du cytoplasme des cellules. Les substances passent donc d'une cellule à l'autre en empruntant les plasmodesmes.

b) **La voie de l'apoplasme** : L'ensemble des parois + espaces intercellulaires et des cellules mortes du xylème constitue l'apoplasme (du grec : « loin du matériel vivant »).

Donc, Les substances peuvent emprunter divers moyens de transport. Toutefois, pour entrer dans la stèle, elles doivent d'abord franchir l'endoderme par la voie (1) du symplasme ((car la bande de Caspary, constituée de cire (subérine), les empêche de traverser)).

Ensuite par (2) L'apoplasme qui forme un réseau continu à travers lequel l'eau et les substances dissoutes peuvent circuler ou diffuser sans jamais avoir à traverser une membrane. Le mouvement de substances à travers l'apoplasme n'est donc soumis à aucun contrôle.

Le reste du corps de la plante constitue le symplasme (du grec « avec le milieu vivant »), c'est-à-dire, un réseau continu de cellules vivantes reliées par des plasmodesmes.

N.B.1) Les membranes plasmiques hémiperméables des cellules contrôlent l'accès au symplasme ; le mouvement de l'eau et des substances dissoutes à l'intérieur du symplasme est donc étroitement contrôlé.

N.B.2) Ainsi, les protéines de transport membranaire présentes entre l'apoplasme et le symplasme déterminent quels sels minéraux passent et à quel débit. C'est l'un des moyens dont disposent les plantes pour contrôler leur composition chimique et assurer un équilibre adéquat de leurs constituants. Cet équilibre est essentiel pour la vie de la plante.

N.B.3) La bande de Caspary : structure cireuse contenant de la subérine et qui tapisse le sommet, la base et les côtés des cellules endodermiques, jouant le rôle de joint d'étanchéité afin d'empêcher l'eau et les ions de se déplacer entre les cellules.

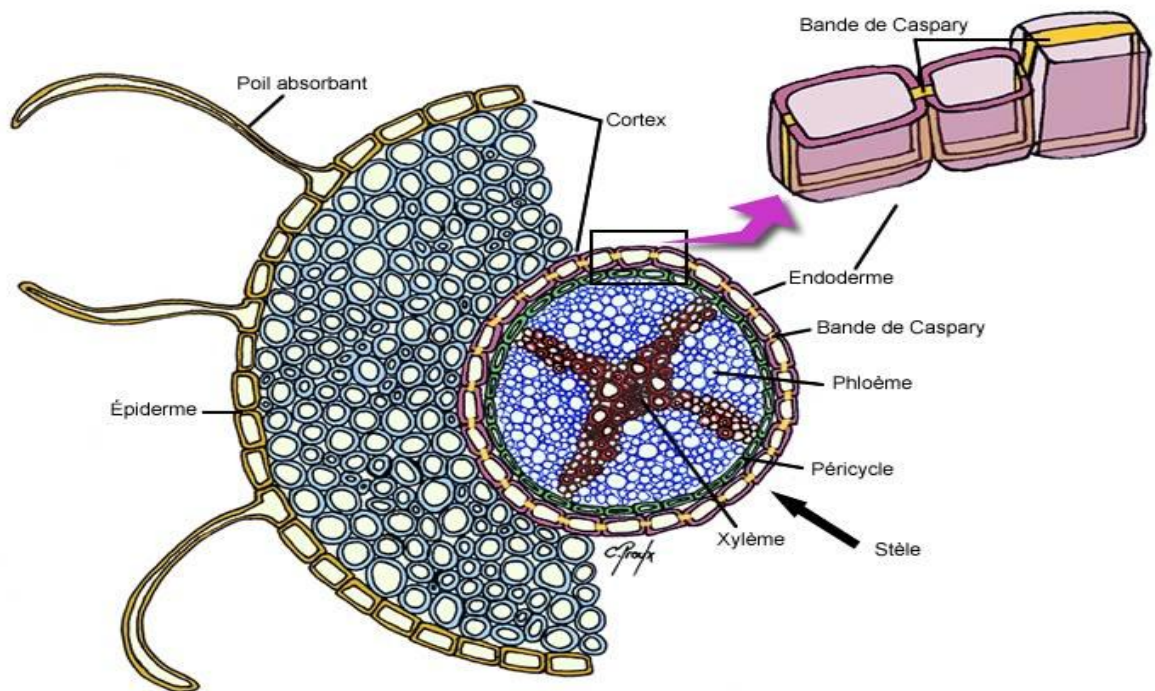


Figure 33. L'eau et les ions atteignent le xylème en passant par l'apoplasme et le symplasme

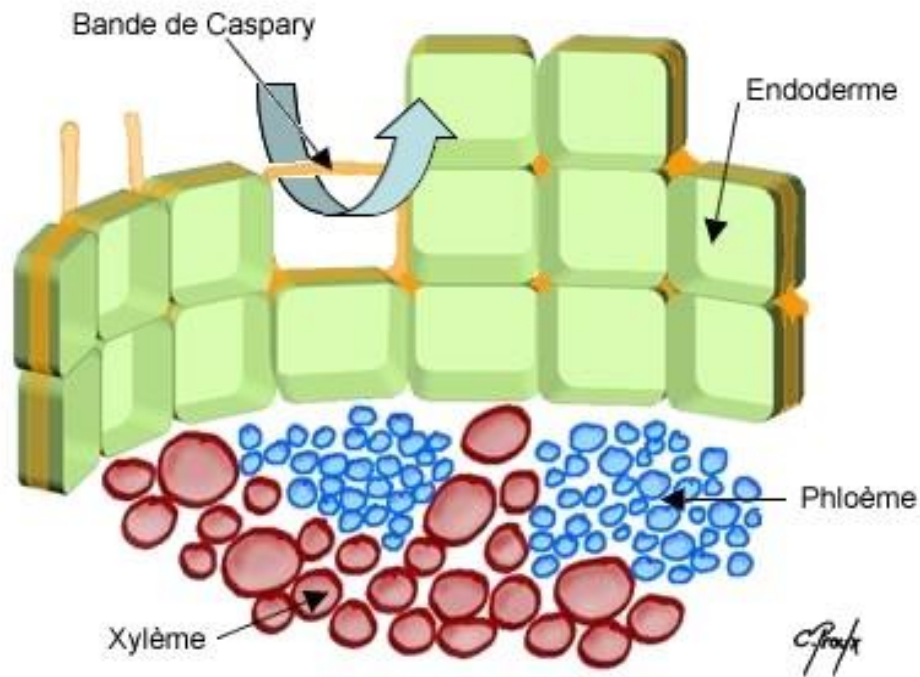


Figure 34. Schéma de la bande de Caspary

III.3) Transfert de l'eau et des sels minéraux dans le xylème

Le résultat final est que l'eau et les sels minéraux se retrouvent dans le xylème où ils constituent la sève. Comment la sève monte-t-elle une fois formée ?

a) **La poussée radiculaire** ne rend pas compte de la majeure partie du transport dans le xylème. C'est une pression exercée par les tissus racinaires et qui ferait monter en force les liquides dans le xylème.

La poussée radiculaire est basée sur le fait que la concentration de solutés est plus grande dans la sève brute qu'elle ne l'est dans la solution du sol et que, par conséquent, le potentiel hydrique de la sève est plus négatif.

Ce potentiel négatif attire l'eau dans la stèle et, une fois là, l'eau ne peut plus aller nulle part sauf vers le haut.

Ainsi le phénomène de guttation au cours duquel de l'eau, sous forme liquide, ressort par des ouvertures dans les feuilles. La guttation n'a lieu que sous certaines conditions réunissant une forte humidité atmosphérique et une abondance d'eau dans le sol.

Gouttelles d'eau



Figure 35. La guttation

La poussée radiculaire est aussi à l'origine de la sève qui suinte au niveau des souches coupées de certaines plantes.

La poussée radiculaire ne peut cependant pas expliquer la montée de la sève dans les arbres. Si elle était responsable de la montée de la sève dans le xylème, comment alors les substances peuvent être soumises à un transport ascendant dans le xylème même lorsque les racines ont été supprimées.

b) Le mécanisme d'évaporation-cohésion rend compte du transport dans le xylème

À la fin de la succession de déplacement (en arrivant à la feuille), l'eau s'évapore des parois humides des cellules du mésophylle, diffuse à travers les espaces aérifères de la feuille et s'échappe par les stomates ouverts sous la forme de vapeur d'eau.

L'évaporation de l'eau à travers les cellules du mésophylle rend leur potentiel hydrique plus négatif (au fur et à mesure de la perte d'eau, une tension se développe dans l'eau qui reste et qui adhère aux parois cellulaires), donc d'avantage d'eau pénètre en provenance de la minuscule nervure la plus proche.

La suppression de l'eau du xylème des nervures établit une tension, ou appel, sur toute la colonne d'eau contenue à l'intérieur du xylème jusqu'aux racines, et la colonne est ainsi tirée vers le haut. C'est à sa cohésion remarquable – la tendance des molécules d'eau à adhérer les unes aux autres par les liaisons hydrogènes – que l'eau doit sa capacité à répondre à un appel et à remonter par un tube minuscule.

Plus que le tube est étroit, plus grande est la tension que la colonne d'eau peut supporter sans se rompre. L'énergie de la colonne est également maintenue par l'adhésion de l'eau aux parois cellulaires.

Au fur et à mesure que la colonne d'eau dans le xylème subit un appel vers le haut, davantage d'eau, venues des cellules environnantes, pénètre dans le xylème au niveau de la racine.

En résumé, les éléments clés du transport de l'eau dans le xylème sont l'évaporation à partir de cellules humides au niveau des feuilles et la tension qui en résulte dans l'eau restante du xylème grâce à sa cohésion ; ces mécanismes tirant l'eau vers le haut afin de remplacer l'eau perdue

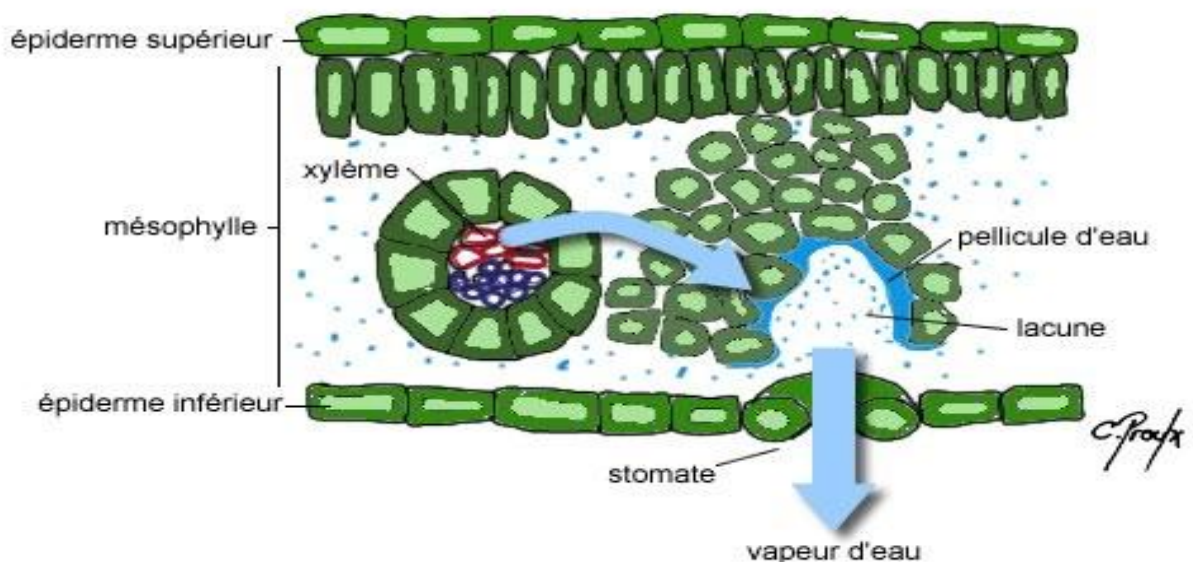


Figure 36. Le transport de l'eau par évaporation et cohésion à partir de cellules humides au niveau des feuilles

Les ions minéraux contenus dans la sève montent passivement avec la solution lors de son ascension des racines aux feuilles. De cette façon, les besoins nutritionnels de la plante en croissance sont assurés.

La perte d'eau par évaporation au niveau de la pousse est appelée transpiration. Non seulement la transpiration favorise le transport des minéraux, mais elle contribue à la régulation de la température.

L'évaporation de l'eau à partir des cellules du mésophylle s'accompagne d'une perte de chaleur dans ces cellules, et la température de la feuille tombe. Cet effet de refroidissement est important car il permet aux plantes de vivre dans des milieux chauds.

IV) La nutrition minérale

Selon Aristote (382-325 av J.-C.), les plantes se forment à partir des éléments du sol. Tout vient du sol. Quand pousse une plante, c'est la terre, en quelque sorte, qui se transforme en plante.

IV.1) Conclusion de Van Helmont

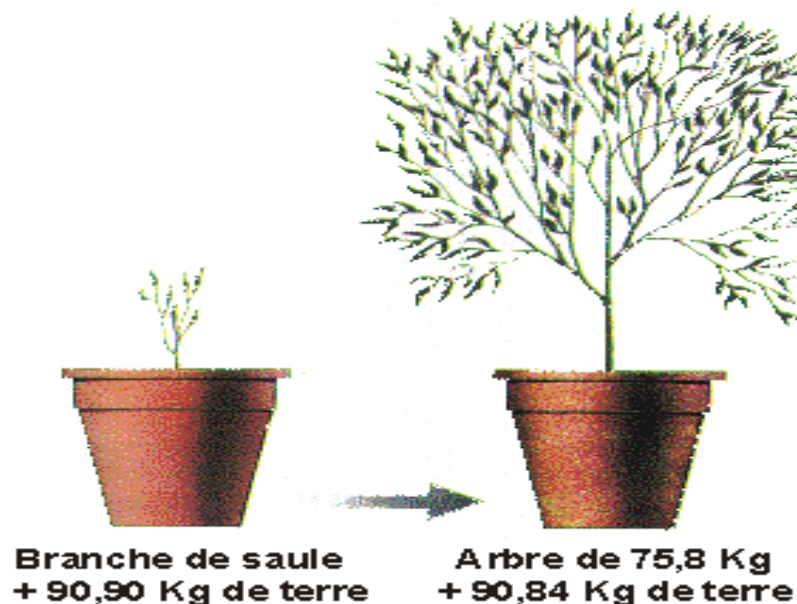


Figure 37. Expérience de Van Helmont (1577-1644)

Après 5 ans, la branche est devenue un arbre de plus de 75Kg, mais le sol n'a perdu que 60 g. L'arbre s'est formé surtout à partir de l'eau d'arrosage (le reste venant du sol). Van Helmont ne pouvait pas imaginer que l'air, une substance qui ne semble rien peser, puisse contribuer de quelque façon que ce soit à la masse végétale.

Donc, comme la seule chose ajoutée à la terre c'était l'eau, il fallait conclure que l'eau se transforme en matière végétale. En fait, ce n'est pas totalement faux. Une petite partie du poids de l'arbre vient de l'eau. L'eau fournit les atomes d'hydrogène de la matière organique de l'arbre. Les 12 H de chacun des glucoses de l'arbre viennent de l'eau.

Un siècle plus tard, suite aux développements de la chimie, on démontre que la matière organique contient du carbone. Puisque l'eau ne contient pas de carbone, alors la masse végétale ne peut pas uniquement venir de l'eau. Hales suppose qu'une part importante du végétal vient du gaz carbonique (CO₂).

Woodward : une culture sur sable ne peut se maintenir en vie si elle est seulement arrosée avec de l'eau distillée.

De Saussure – Tous les minéraux ne sont pas absorbés de façon identique par les plantes; certains sont plus importants.

Sprengel – Les plantes ont besoin d'une balance particulière de minéraux et l'absence même un seul d'entre eux va gêner leur croissance. Début de Nutrition minérale végétale l'absence même un seul d'entre eux va gêner leur croissance. Début de l'agriculture en tant que science.

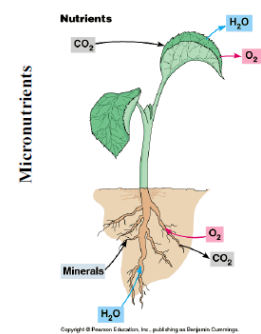
Boussingault : poursuit les travaux de Sprengel. Le sol à besoin de se renouveler en substance minérales.

Von Sachs en Culture sans sol, appelée maintenant culture en hydroponie – Identifie N, P, K, Mg, Ca, S & Fe comme important.

	Essential Element	Available Form(s)	Relative Concentration
Organics elements (90% DW)	Hydrogen	H ₂ O	60,000,000
	Oxygen	CO ₂ and H ₂ O	30,000,000
	Carbon	CO ₂	30,000,000
Minerals elements (10% DW)	Nitrogen	NO ₃ ⁻ and NH ₄ ⁺	1,000,000
	Potassium	K ⁺	400,000
	Calcium	Ca ²⁺	200,000
	Magnesium	Mg ²⁺	100,000
	Phosphorus	H ₂ PO ₄ ⁻ and HPO ₄ ²⁻	30,000
	Sulfur	SO ₄ ²⁻	30,000
	Chlorine	Cl ⁻	3,000
	Iron	Fe ²⁺ and Fe ³⁺	2,000
	Boron	H ₃ BO ₃	2,000
	Manganese	Mn ²⁺	1,000
	Zinc	Zn ²⁺	300
	Copper	Cu ⁺ and Cu ²⁺	100
	Molybdenum	MoO ₄ ²⁻	1
		Silicium	

Macronutrients

Micronutrients

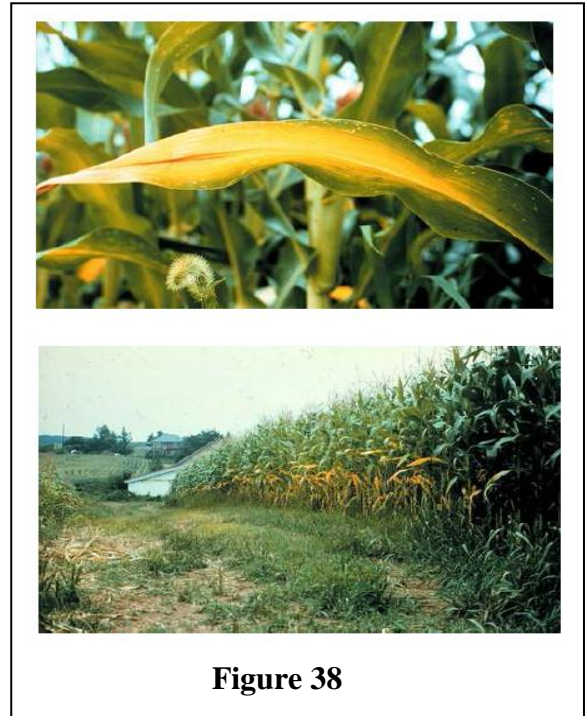


	Éléments	% Poids sec	Forme(s) disponible(s)
Eléments organiques (90% Pd. sec)	Eléments majeurs		
	Oxygène	43	O ₂ , CO ₂ , H ₂ O
	Carbone	42	CO ₂
	Hydrogène	5	H ₂ O
Eléments minéraux (10% Pd. sec)	<hr/>		
	Azote	3	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺
	Potassium	3	K ⁺
	Calcium	1,5	Ca ²⁺
	Magnésium	0,5	Mg ²⁺
	Phosphore	0,3	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻
	Soufre	0,2	SO ₄ ²⁻
	Eléments mineurs		
	Chlore		Cl ⁻
	Fer		Fe ³⁺ , Fe ²⁺
	Bore		H ₂ BO ₃ ⁻
	Manganèse	1,5	Mn ²⁺
	Zinc		Zn ²⁺
Cuivre		Cu ⁺ , Cu ²⁺	
Molybdène		MoO ₄ ²⁻	
Nickel		Ni ²⁺	

IV.2) Les macroéléments

a) L'Azote (N)

Azote (N)	<ul style="list-style-type: none">• Absorbé sous forme de nitrate (NO_3^-) et d'ammonium (NH_4^+)
1 - 5% N	<ul style="list-style-type: none">• Élément des acides aminés et des protéines.• Élément des acides nucléiques (ADN et ARN)• Élément de la chlorophylle• Réutilisé continuellement (Dégradation des protéines)• Mobile dans la plante



=> Organismes vivants du sol

1 Kg de sol fertile contient:

- ~ 3,000 milliards de bactéries
- 400 millions de Mycètes
- 50 millions d'algues • 50 millions d'algues
- 30 millions de Protozoaires, Nématodes, autres vers et insectes



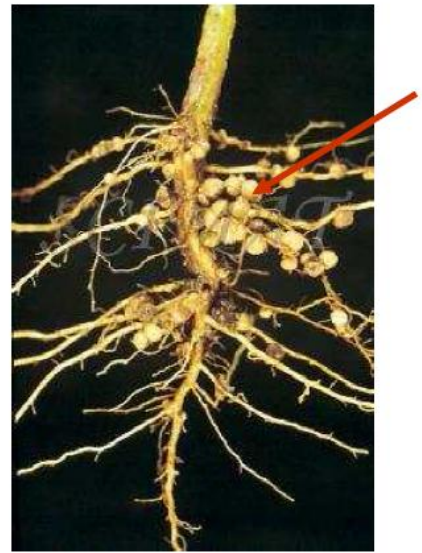
Figure 39.

Figure 40. Les nodosités des racines de légumineuses

(Légumineuses = famille de plantes)

Ex. Pois, fèves, luzerne, trèfle, haricots, soja, arachides.

Racines infectées par des bactéries du genre *Rhizobium*



Nitrogénase

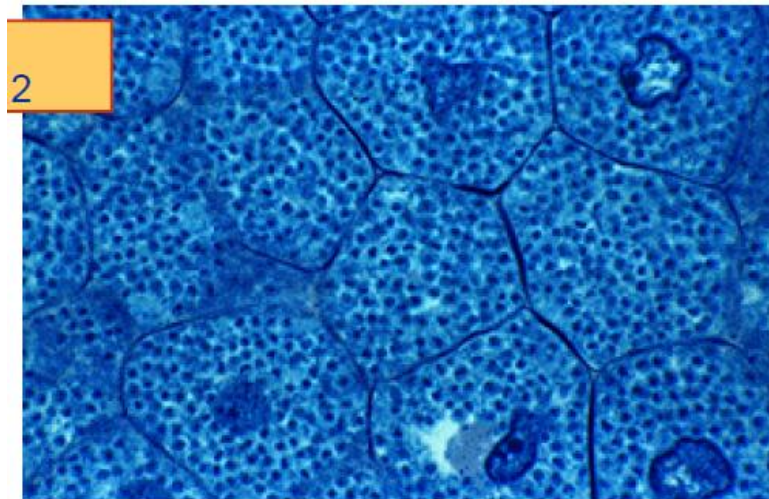
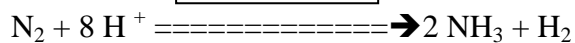


Figure 41. Sur cette photo on peut voir des cellules de la racine d'une légumineuse envahies par des bactéries *Rhizobium* (ce sont les petits points noirs visibles dans les cellules).

Cette association entre des bactéries et des plantes constitue un cas de mutualisme (association entre deux espèces qui est bénéfique pour chacun des deux partenaires). Ici, la plante fournit abris et nourriture aux bactéries et les bactéries fournissent la plante en engrais azoté.

Une grande partie de l'engrais produit par les bactéries des nodules diffuse dans le sol. Les légumineuses produisent plus d'engrais azotés qu'elles en utilisent. Leur culture enrichit le sol en engrais azotés surtout si on enfouit une partie de la récolte dans le sol.

La culture de la luzerne peut apporter au sol plus de 300 Kg d'azote par hectare (45 fois ce qui est produit par les bactéries fixatrices d'azote).

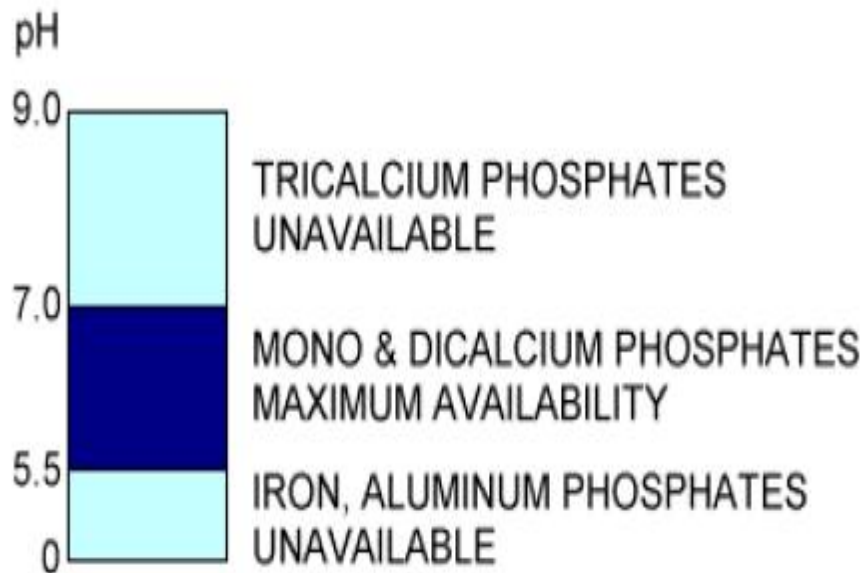
b) Le Phosphore (P)

<p>Phosphore (P)</p> <p>0.1 -0.5% P (P₂O₅)</p>	<ul style="list-style-type: none">• Absorbé sous forme de H₂PO₄⁻ et HPO₄²⁻• Important dans le stockage de l'énergie et de son transfert (ADP et ATP)• Acides nucléiques (ADN et ARN)• Phosphoprotéines et phospholipides• Régulation enzymatique.• Important dans la croissance racinaire et la production des graines.• Mobile dans la plante
--	---

=> Assimilation du Phosphate

Le Phosphore se trouve sous 2 formes : organique et inorganique

- Jusqu'à 80% du P est non disponible
- Très peu mobile (1 attometre par s)
- Disponibilité dans le sol inférieure à 10 μM
- P Organique est lentement minéralisé



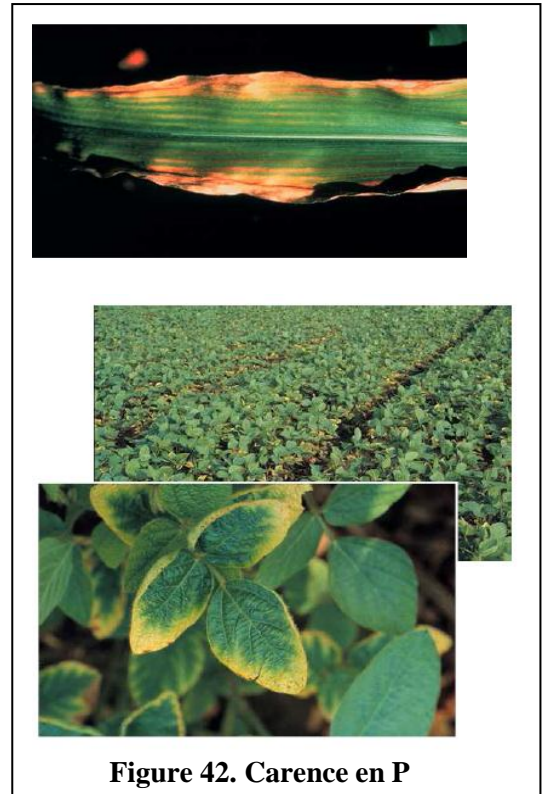
N.B) Les Mycorhizes (Myco = champignon ; rhize = racine) = une forme de symbiose mutualiste entre un champignon et une plante. Ancienne association. Dans la nature, 90% des plantes sont mycorhizées.

- 83% des Eudicotylédones sont mycorhizées.
- 79% Monocotylées sont mycorhizées.
- 100% Gymnospermes sont mycorhizées.

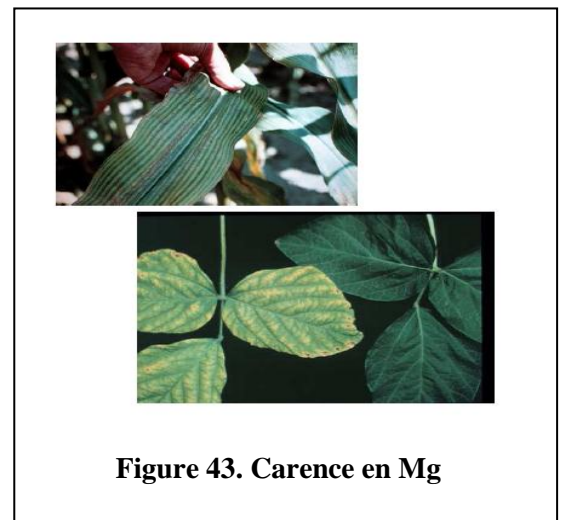
Ce phénomène augmente l'absorption de l'eau dans la plante, l'absorption minérale, plus particulièrement P, Cu & Zn ainsi que la qualité du sol (texture).

c) Le Potassium (K)

Potassium (K) 0.5 – 6 %	<ul style="list-style-type: none">• Absorbé comme K^+• Rôle dans le transfert de l'eau et par action sur le potentiel osmotique• Balance cationique pour le transport d'anion• Cofacteur de nombreuses enzymes• Processus de synthèse des protéines, ATP, et dans la photosynthèse• mobile dans la plante
--------------------------------	---



Magnesium (Mg) 0.1 – 0.4 %	<ul style="list-style-type: none">• Absorbés comme Mg^{2+}• Composant de la chlorophylle• Activation de nombreuses enzymes• Composant des ribosomes, important pour la synthèse protéique• Mobile dans la plante
-----------------------------------	---



e) Le Souffre (S)

Sulfur (S) 0.1-0.5 %S	<ol style="list-style-type: none">1. Absorbé comme SO_4^{2-}2. Composant des acides aminés (cystéine and méthionine) et donc des protéines3. Important pour la synthèse des vitamines, hormones, et d'autres métabolites de la plante4. Composant de glycosides donnant une odeur à l'ognion, moutarde, etc.5. Immobile dans la plante
---------------------------------	--



Figure 45. Carence en S

Molybdène (Mo) < 1 ppm	<ul style="list-style-type: none">• MoO_4^{2-}• Important dans la nutrition azotée (réduction du NO_3^- en NH_4^+ dans la symbiose)• Absorption et transport du Fe• Non mobile
----------------------------------	---



Figure 46. Carence en Mo

f) Le Chlore (Cl)

Chlore (Cl)	<ul style="list-style-type: none">• Cl^-• Photosynthèse• Rôle dans l'équilibre hydrique (K^+)• N'est impliqué dans aucune molécule• Résistance aux maladies• mobile
0.2 – 2 %	



Figure 47. Carence en CL

IV.2) Les microéléments

a) Le Fer (Fe)

Iron (Fe)	<ul style="list-style-type: none">• Fe^{2+} et Fe^{3+}• Contrôle de l'état redox• Photosynthèse• Synthèse protéique et chlorophylle• Non mobile
10 – 1000 ppm	



Figure 48. Carence en Fe

=> Assimilation du fer

Le Fe est disponible dans les sols acides.

2 stratégies pour l'absorption dans des sols non acides

✓ Stratégie I : Eudicotylédones

- Modification de la rhizosphère par acidification
- Conversion Fe(III) (insoluble) en Fe(II) (soluble)
- Utilisé pour l'assimilation du Zn, Cu, et Mn

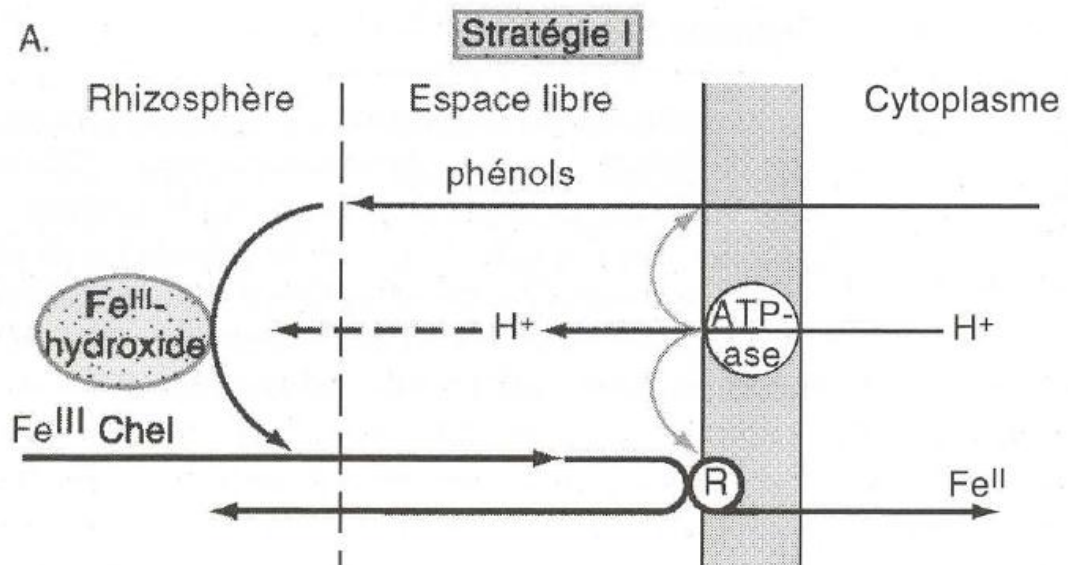


Figure 49. Stratégie d'absorption de Fe chez les Eudicotylédones

✓ Stratégie II : Graminées

- Sécrétion de phytosidérophores
- Les phytosidérophores chélatent le Fe (III) et permettent son assimilation
- Mécanisme employé aussi pour Zn et Cu
- Utilisation de l'EDTA comme chélateur de Fe dans les milieux de cultures

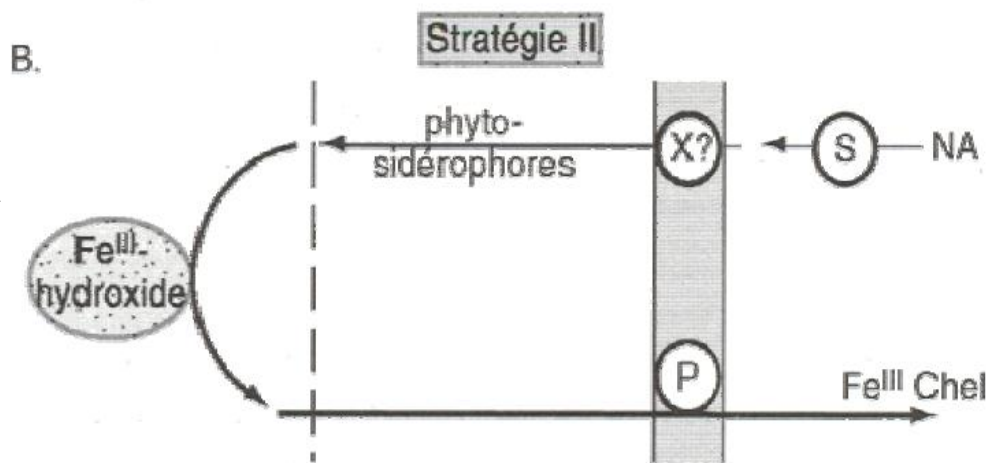


Figure 50. Stratégie d'absorption de Fe chez les graminées

b) Le Cuivre

Cuivre (Cu)	<ul style="list-style-type: none"> • Cu^{2+} • Réactions redox • Activation enzymatique
5 – 20 ppm	<ul style="list-style-type: none"> • Formation de la paroi • Non mobile

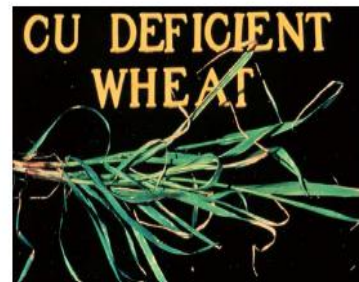


Figure 51. Carence en Cu

Zinc (Zn)	<ul style="list-style-type: none"> • Zn^{2+} • Synthèse et activation enzymatique
25 – 150 ppm	<ul style="list-style-type: none"> • Auxine • Non mobile



Figure 52. Carence en Zn

Manganèse (Mn)	<ul style="list-style-type: none"> • Mn^{2+} • Réactions redox • Photosynthèse (formation de l'O_2) • Peut substituer le Mg^{2+} (activation enzymatique) • Non mobile
20 – 500 ppm	

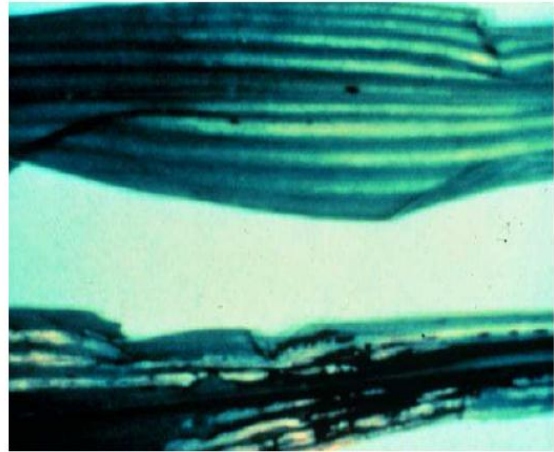


Figure 53. Carence en Mn

c) Cobalt, Vanadium & Sodium : Eléments non essentiels chez tous les végétaux

=> Co : Fixation d'azote chez les plantes légumineuses

=> V : Essentiel pour les algues vertes et favorise la croissance du riz, orge, maïs

=> Na : peut substituer le K dans la balance ionique et favorise la croissance de nombreux légumes vert (épinard, salade, ...)

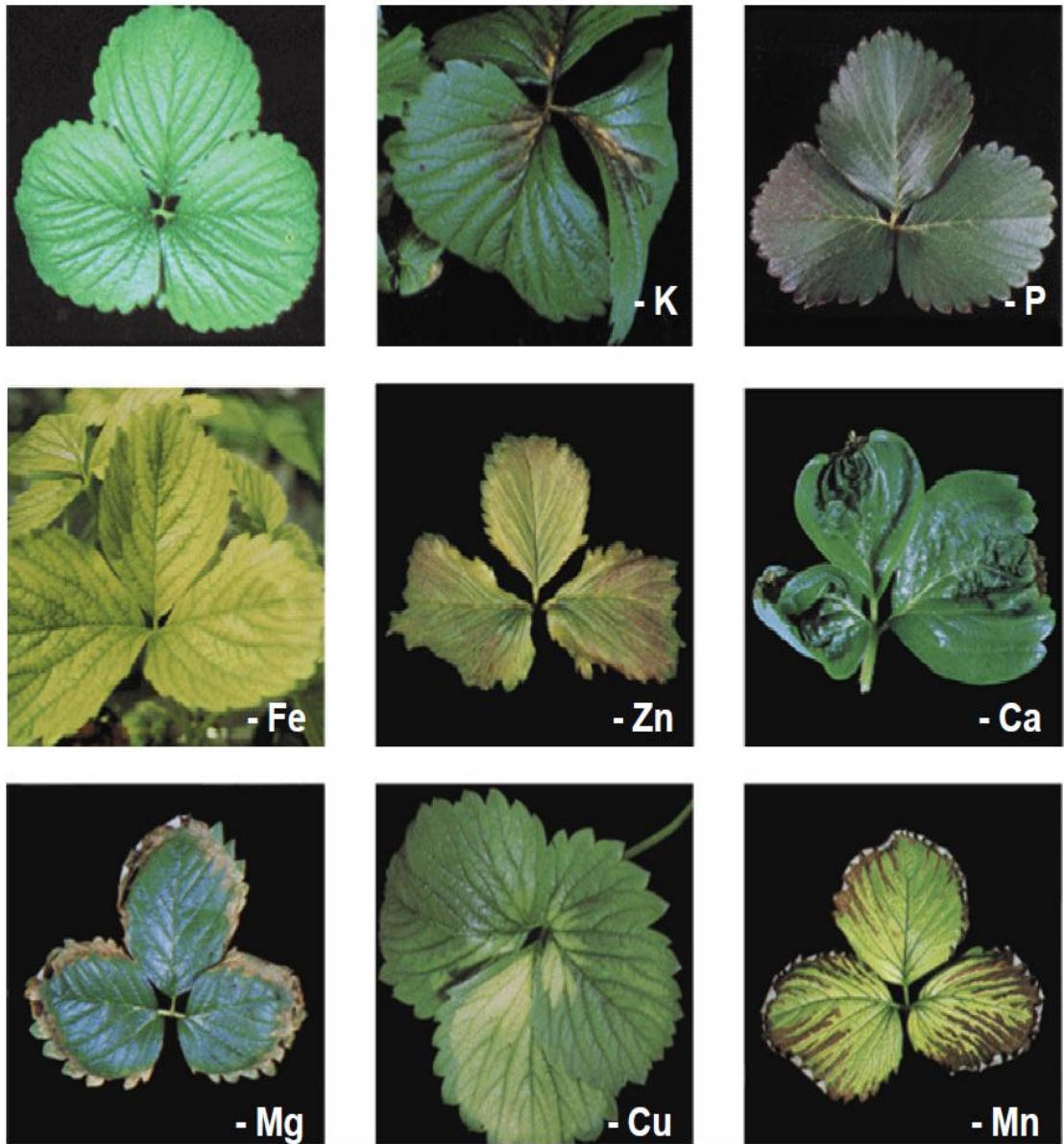


Figure 54. Symptômes des carences en quelques éléments minéraux

V) La nutrition carbonée

V.1) Introduction

Dans la nature, on trouve le carbone sous deux formes assimilables :

Le carbone minéral (CO_2 ou H_2CO_3).

Le carbone organique qui se trouve des les molécules organiques. On trouve deux types de végétaux :

Ceux qui convertissent le carbone minéral en carbone organique. Ce sont les autotrophes. Ils utilisent l'énergie solaire pendant la photosynthèse grâce à la chlorophylle.

Ceux qui n'assimilent que le carbone organique. Ce sont les hétérotrophes (c'est le cas des champignons et de quelques plantes parasites).

Tous les végétaux chlorophylliens peuvent utiliser le carbone organique (souvent celui de l'urée).

Tous les végétaux sont capables de réactions de beta-carboxylation (fixation du CO_2 sur des molécules organiques). C'est une voie à faible rendement.

Tous les autotrophes passent par un stade hétérotrophe pendant leur germination. C'est une période où l'oxygène est absent.

V.2) Photosynthèse ou assimilation chlorophyllienne

V.2.1) Définition

La photosynthèse est un processus physiologique par lequel les végétaux qui contiennent certains pigments (en particulier de la chlorophylle) sont capables de capter l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur NADPH, H^+) afin de réaliser la nutrition carbonée à partir du CO_2 atmosphérique, de (bi) carbonate, ... Ce processus est

accompagné d'un dégagement de dioxygène. Ce phénomène se déroule chez les végétaux évolués et chez les algues bleues.

V.2.2) Historique

A l'origine de la découverte de la photosynthèse, il y a les études sur les échanges gazeux.

- En 1754, Bonnet montre que les plantes dégagent de l'air «vital ».
- En 1771, Priestley découvre l'oxygène.
- En 1779, Ingen-Houz met en relation la lumière, l'oxygène et les parties vertes de la plante.
- En 1864, Sacchs montre que les parties vertes synthétisent l'amidon.
- En 1937, Hill fait la première expérience avec la chlorophylle. Il montre qu'il y a deux phases, une photochimique et une assimilatrice.
- En 1939, Willstater et Stolle établissent la formule de la chlorophylle.
- En 1954, Arnon montre que les chlorophylles réduisent le NADP et produisent de l'ATP.
- En 1955, Calvin montre que l'APG (acide phospho-glycérique) est le premier produit formé (c'est un C3).
- En 1970, Hatch met en évidence qu'une molécule en C4 pouvait être assimilée (dans le maïs).
- En 1976, Tolber met en évidence le fonctionnement des centres réactionnels (prix Nobel).
- En 1988, Mitchell et son équipe mettent en évidence les centres réactionnels des photosystèmes. Les études sur les photosystèmes peuvent se faire de différentes manières et à différents niveaux :

* Mesure des échanges gazeux

* Gain de biomasse

* Mesure de la synthèse d'amidon ou de saccharose

* Etudes de chloroplastes isolés (conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique).

Le chloroplaste ne suffit pas à lui tout seul pour réaliser toute la photosynthèse. La phase d'assimilation se déroule dans le chloroplaste alors que la phase d'assimilation se déroule dans d'autres compartiments cellulaires et même parfois, dans d'autres cellules.

V.2.3) Le chloroplaste

A) Structure et ultra structure

C'est un organite à double membrane, de forme ovoïde, de quelques dizaines de micromètres de long. Selon les espèces, on a de 10 à 100 chloroplastes par cellule (plus ils sont nombreux, plus ils sont petits). L'ensemble des chloroplastes s'appelle le plastidome qui est sensiblement constant en masse. Les chloroplastes évoluent en fonction de l'âge de la plante et de son environnement.

Les mitochondries et le peroxysoxe participent à la phase d'assimilation. Les chloroplastes sont généralement situés au niveau des feuilles, dans le mésophylle (ensemble de parenchymes palissadiques et lacuneux). On ne trouve jamais de chloroplastes dans l'épiderme sauf dans les stomates. Ils sont au niveau des pétioles, des tiges herbacées et de certains organes floraux. Chez chlamydomonas (algue unicellulaire), il y a un chloroplaste en forme de croissant. Chez ulothrix, il y a un chloroplaste en forme d'anneau. Chez le zygéma, il y a deux chloroplastes en forme d'étoile. Chez spirogyne, les chloroplastes sont en forme de lames spiralées. Au cours du développement de la plante, des protoplastes se différencient en chloroplastes par des voies différentes selon les conditions externes :

- ✓ Les chloroplastes matures avec de l'amidon transitoire et un granum ;
- ✓ Les chromatoplastes colorés (comme dans les fruits et les fleurs) ;
- ✓ Les leucoplastes où sont présentes des protéines ;
- ✓ Les amiloplastes qui sont des réserves d'amidon (situés dans les feuilles et dans les racines).

Quand la cellule se divise, ses plastes vont se répartir au hasard mais ils peuvent se multiplier par divisions dans les cellules. Ces plastes sont des organites autonomes qui sont responsables de l'hérédité maternelle cytoplasmique. Le chloroplaste possède une double membrane comme la mitochondrie. Entre ces deux membranes on trouve une phase aqueuse où il n'y a pas de réactions enzymatiques. La membrane externe est relativement perméable (elle est

composée de protéines et de phospholipides). La membrane interne est imperméable : c'est une barrière sélective. Dans cette membrane, on trouve un fort taux de protéines, l'organisation moléculaire est complexe. Les lipides présents dans cette barrière sont particuliers (ce sont des galactolipides et des sulfolipides), les enzymes que l'on y trouve sont souvent des ATP-ases.

A l'intérieur du chloroplaste, on trouve le stroma (le cytoplasme) dans lequel se situe un système lamellaire formé par le développement de la membrane interne repliée sur elle-même pour former des sacs (les thylacoïdes) où sont les pigments.

Dans les thylacoïdes, l'espace est appelé lumen : c'est une phase aqueuse.

L'empilement des sacs (granum) donne une surface importante de membranes accolées qui contiennent les pigments et qui permettent une meilleure récupération de l'énergie lumineuse.

Remarque : les plantes se trouvant à l'ombre, développent fortement la surface de contact de leur granum pour avoir un apport en énergie lumineuse à peu près normal. Chez les plantes soumises à une grande luminosité, cette surface diminue.

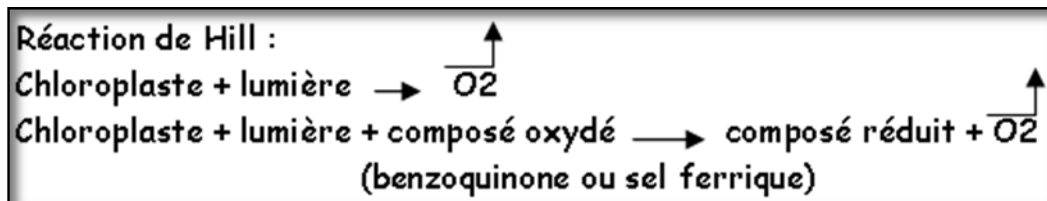
B) Obtention de chloroplastes et réaction de Hill

Pour isoler les chloroplastes, on réalise un fractionnement cellulaire. On part de protoplastes ou de tissus chlorophylliens. On effectue un broyage mécanique dans un milieu tamponné, avec un agent osmotique (saccharose ou manitol), des composés protecteurs (antioxydant). On travaille à faible température (dans la glace) et sous lumière verte. On filtre sur une gaze, puis on centrifuge pour éliminer les débris. On a plusieurs méthodes de centrifugation :

- Centrifugation fractionnée : on réalise des centrifugations successives de plus en plus rapides (à 600 tours/mn, on enlève les parois et les noyaux ; à 1800 tours/mn, on enlève les chloroplastes et les mitochondries).

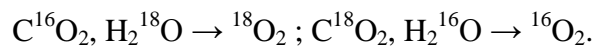
- Centrifugation sur gradient (discontinue ou non). On utilise un gradient de saccharose. On dépose l'homogénat sur le dessus puis on réalise une centrifugation de plusieurs heures. A la fin, on récupère la phase intéressante.

Une fois isolés, les chloroplastes sont capables de transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique et de réaliser le début de la phase d'assimilation du CO₂.



Conclusion : L'eau est la source du pouvoir réducteur et est à l'origine du dégagement d'O₂.

Il y a deux phases. Une pendant laquelle l'eau est photodissociée (photochimique) et une autre pendant laquelle le CO₂ est incorporé (assimilatrice).



Réactif de Hill : tout corps pouvant être réduit par un chloroplaste isolé, en présence d'eau (in vivo, c'est le NADP).

Equation de Van Niel :

- ✓ $\text{CO}_2 + 2 \times \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{HCOH}] + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ (chez les végétaux supérieurs)
- ✓ $\text{CO}_2 + 2 \times \text{H}_2\text{S} \rightarrow [\text{HCOH}] + \text{H}_2\text{O} + \text{S}_2$ (chez les bactéries).

Grâce à l'action des thylacoïdes, la phase photochimique produit de l'ATP, du NADP et de un dégagement d'oxygène. Cette phase est sensible à la lumière mais insensible à la température.

La phase assimilatrice se déroule dans le stroma et exclusivement à la lumière. L'enzyme qui intervient principalement est la Rubisco qui n'est active qu'à la lumière. Une fois le CO₂ fixé, le NADP et l'ATP sont utilisés.

C) Les thylacoïdes: structure et fonction.

C1) Composition chimique

Les lipides : ils représentent 30 % de la masse des thylacoïdes. On trouve 75 % de galactolipides, 15 % de phospholipides et 10 % de sulfolipides.

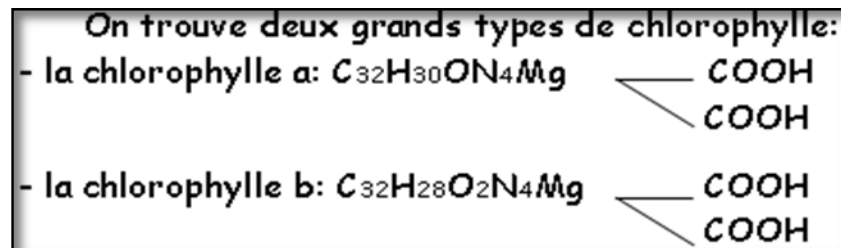
Les phospholipides proviennent de glycérol estérifié en 1 et 2 par des acides gras et en 3 par un composé phosphaté.

Les galactolipides sont estérifiés de la même façon en 1 et 2 et en 3 par du galactose.

Les sulfolipides diffèrent par le carbone 3 du glycérol qui est estérifié par un ose sulfaté.

Les pigments : seule une partie du spectre sera utilisée ($E = h.v = h.[c/\lambda]$) . On a de la chlorophylle (de deux types a et b) et des caroténoïdes qui sont toujours présents. On trouve des phycobillines qui sont des pigments additionnels chez certaines algues ou cyanobactéries.

La chlorophylle est un pigment vert facilement extractable par un solvant organique (elle représente 3% de la masse des chloroplastes).



On trouve des fonctions méthyl (CH_3) en 1, 3, 5, 8. En 4, on trouve une fonction éthyl (C_2H_5). En 2, on trouve une double liaison ($CH=CH_2$). En 6 et 7, on trouve une fonction C_2H_4COOH .

Les fonctions carboxyles sont oxydées par le méthanol ou par le phytol.

La chlorophylle A à une couleur bleu-vert alors que la B à une couleur vert-jaune. Ce pigment est composé d'une queue hydrophobe et d'une tête hydrophile. Une molécule de chlorophylle est composée de 20 acides aminés. Les deux versions de la chlorophylle absorbent la lumière à différentes longueurs d'ondes : la forme a absorbe à 680 nm, alors que la forme b absorbe à 700 nm. L'absorption est réalisée grâce à l'existence de doubles liaisons conjuguées. - Les caroténoïdes: (p.4) ils ont une couleur jaune-orangé et sont des polymères de l'isoprène (C_5H_8). 2-méthylbut1,3 diène : $C=C-CH_3-C=C-C$; cette forme peut-être ou non cyclisée.

Parmi les caroténoïdes, on trouve les carotènes qui sont orangés, de formule brute $C_{40}H_{56}$. Ce sont des hydrocarbures polyéniques. Ils sont présents sous trois formes α , β et γ . La forme la plus répandue est le β -carotène : c'est une molécule symétrique. Le demi β -carotène va former la vitamine A. Le lycopène non-cyclisé va donner le pigment rouge de la tomate.

On trouve aussi les xanthophylles qui sont des carotènes oxydés ($C_{40}H_{56}O_n$). Ils sont plutôt de couleur jaune. On trouve la luthéine ($C_{40}H_{56}O_2$) chez les végétaux supérieurs, la fucoxanthine ($C_{40}H_{56}O_6$) chez les algues, la zéaxanthine qui est un pigment du maïs.

Les phycobillines: ces pigments sont de couleur bleue ou rouge (chez les algues). Ce sont des pigments accessoires, hydrosolubles, se comportant comme les noyaux de chlorophylle (ils ont quatre noyaux de pyrrole alignés). On retrouve deux types majeurs de phycobillines : les phycoérythrobillines que l'on retrouve chez les algues rouges et qui absorbent les radiations vert-jaune, et les phycocyanobillines, possédés par les algues bleues et qui absorbent les radiations vert-orange. Selon les différents constituants, la molécule aura des propriétés d'absorption particulières. On peut dire que l'on a deux catégories de pigments :

Les pigments primaires qui sont : la *chlorophylle a* chez les végétaux supérieurs. On retrouve deux types majeurs de phycobillines : les *phycoérythrobillines* que l'on retrouve chez les algues rouges et qui absorbent les radiations vert-jaune, et les *phycocyanobillines*, possédés par les algues bleues et qui absorbent les radiations vert-orange. Selon les différents constituants, la molécule aura des propriétés d'absorption particulières. On peut dire que l'on a deux catégories de pigments :

- Les pigments primaires qui sont : la *chlorophylle a* chez les végétaux supérieurs et un pigment bactériochimique chez les bactéries.

- Les pigments accessoires. Ce sont les autres chlorophylles, xanthophylles, phycobillines et caroténoïdes.

Le pigment primaire est le seul qui participe à la phase photochimique. Les autres pigments ne sont pas des composants de cette chaîne mais ils permettent d'augmenter l'absorption des quanta de lumière.

Ces pigments sont organisés en antennes collectrices au niveau de la membrane des thylacoïdes et leur rôle est de transférer de l'énergie vers les pigments primaires en comblant les

lacunes d'absorption de ce dernier. • Les protéines : on a deux types de protéines. Des protéines réceptrices de l'énergie lumineuse qui forment des antennes et qui sont associées aux pigments.

Des protéines qui servent aux transferts des électrons en formant les cytochromes. -Les cytochromes sont des chromoprotéines constituées par des métalloporphyrines. Elles possèdent un noyau tétrapyrolique (un hème) comme celui de la chlorophylle mais où le magnésium est remplacé par du fer. Les protéines qui servent à la photosynthèse ne font que transporter les électrons. Les cytochromes ont leurs six liaisons de coordination (du fer) utilisées ($\text{Fe}^{3+} + e^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$).

On trouve deux familles de cytochromes. Les cytochromes F de type C (dans les Feuilles) et les cytochromes de type B. Ce qui différencie ces cytochromes sont les substituants sur le noyau et les parties protéiques.

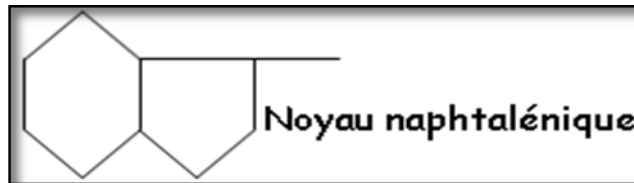
Les protéines Fe, S (non hémique). Leur centre actif est constitué par des atomes de fer et de soufre reliés à la partie protéique (ferrédoxine [Fd] et les protéines de Rieske). On trouve des protéines renfermant du cuivre : les plastocyanines. On trouve des complexes enzymatiques Fd, flavoprotéines (ce sont des protéines qui ont comme cofacteur FMN ou FAD) et qui fonctionnent avec du NAD ou du NADP. Il y a alors, formation d'un complexe oxydoréductase (on parle de Fd-NADP oxydoréductase).

On peut aussi trouver des protéines impliquées dans la photodissociation de l'eau (protéines mal connues). Et qui fonctionnent avec les ions Mn^{2+} , Cu^{2+} et Cl^- .

Il y a d'autres protéines qui sont impliquées dans la synthèse de l'ATP (facteur de couplage, ATP synthétase, ATP synthase). Ce sont des complexes enzymatiques relativement gros (visibles en microscopie électronique).

F₀ est la partie qui forme le canal par lequel se déplacent les protons. F₁ est la partie enzymatique (dans le cas du chloroplaste, c'est celle qui est responsable de la production d'ATP).

Les quinones : les quinones ont un noyau benzénique et des substituants différents. Elles sont aussi des transporteurs d'électrons et de protons. Elles fonctionnent seules et n'ont pas de partie protéique. Parfois, elles n'ont pas de noyau benzénique mais de type naphthalénique.



C2) Les photosystèmes

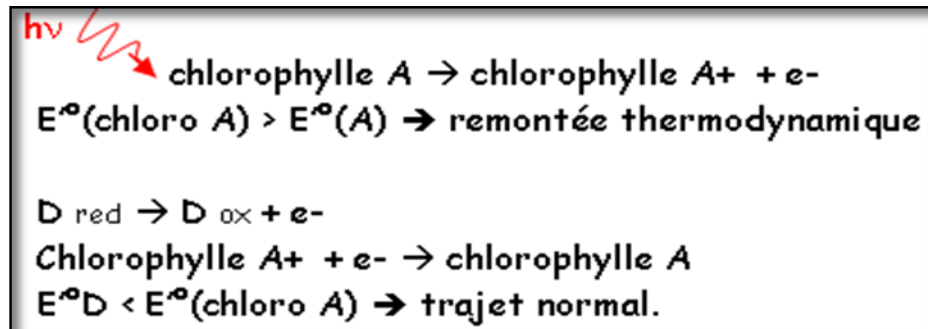
Les pigments des antennes collectrices sont sur les membranes des thylacoïdes (là où ils sont fonctionnels). L'ensemble antenne collectrice et pigment primaire (dans le centre réactionnel) constitue un photosystème (ou piège à électrons).

L'antenne sert de capteur et les pigments primaires ont le rôle de récepteurs. Les pigments des antennes absorbent les photons et les transmettent aux centres réactionnels où le pigment primaire (chlorophylle A) transforme cette énergie lumineuse en énergie chimique.

Deux photosystèmes distincts sont reliés au pigment primaire : PS I et PS II. Au niveau de l'antenne, le transfert de photons se fait de molécules à molécules. La lumière produit l'énergie d'excitation, qui de pigment en pigment, arrive au pigment primaire (piège). La particularité du pigment primaire est qu'il peut expulser un ou plusieurs électrons pour les transférer à un accepteur.

Ce pigment primaire fait parti d'un système rédox, de plus, il doit retrouver son ou ses électrons pour revenir à l'état initial. Les liaisons pqui deviennent des p* pour le passage à un état d'énergie supérieur. Il y plus d'énergie avec le bleu qu'avec le rouge. Pour le bleu, le passage de l'état initial au deuxième état singulé se fait par donation de chaleur. Enfin, le passage du premier état excité à l'état initial se fait par transfert d'énergie (au niveau des antennes) ou par un travail chimique (au niveau du centre réactionnel), ou bien, par une émission de lumière (fluorescence).

$\Delta G = -n.F\Delta E$ (ne pas oublier que $\Delta G < 0$). Il faut que le système qui va effectuer la réduction ait un potentiel plus électronégatif que le potentiel de celui qui va être réduit. Certaines réactions sont impossibles sans l'aide de l'énergie lumineuse.



Grâce aux photosystèmes, l'énergie lumineuse permet le déplacement d'électrons.

Définition d'un photosystème : un photosystème est une unité membranaire thylacoïdale chargée de capter et de transmettre leur énergie jusqu'au centre réactionnel ou à une molécule de chlorophylle A (spéciale) afin d'expulser un électron.

Les photosystèmes ont été mis en évidence par Emerson. On a le PS I avec une chlorophylle P700 et PS II avec une chlorophylle P680 qui ont des spectres d'absorption différents.

Le photosystème II est associé à la photodissociation de l'eau alors que le PS I est associé à la réduction de Fd et du NADP.

Ces deux photosystèmes sont capables de prélever du pouvoir réducteur dans la molécule d'eau. ($E^{\circ} = 810\text{mV}$).

C3) Trajets des électrons au cours des « réactions claires »

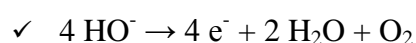
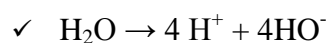
On a deux types de trajets : cycliques et non cycliques.

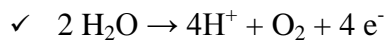
***** Le trajet non cyclique**

Eau \rightarrow PS II \rightarrow \rightarrow PS I \rightarrow NADP

On aura, soit le trajet normal, soit le trajet thermodynamique.

Photodissociation de l'eau :





Bilan

- un O_2 émis pour 2 NADP réduits
- remontée thermodynamique de $2 \times 4 \text{e}^- = 8$ photons
- exigence quantique = 8
- rendement quantique = nombre d' O_2 dégagé(s) par les quanta absorbés = 1/8

Par la phosphorylation, on obtient +2 ATP (c'est la somme des ATP couplés au transfert des électrons activés par la lumière).

***** Le trajet cyclique**

Plastocyanine → PS I → 20 chloro-13-hydroxychlorophylle → → PS I

Remontée thermodynamique de deux électrons → +1 ATP par la phosphorylation.

Ce trajet se réalise en parallèle au trajet non cyclique et apporte un complément d'ATP.

Trajet non cyclique : A= phéophytine

D= H_2O

Trajet cyclique : D = plastocyanine

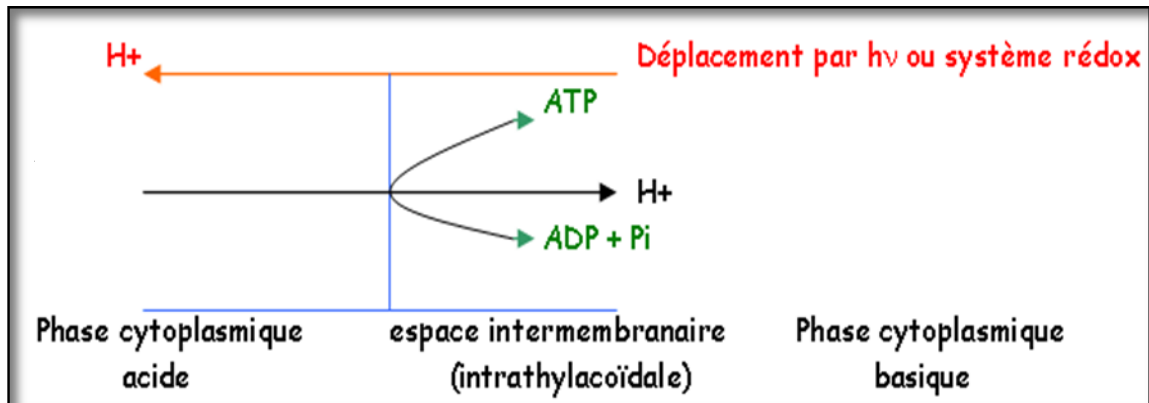
A = 20 chloro-13-hydroxychlorophylle

Couplage chimio-osmotique

La synthèse d'ATP et le transfert d'électrons sont couplés chimiosmotiquement. Pendant la photosynthèse, les transferts des électrons au niveau de la membrane sont à l'origine d'un gradient électrochimique de protons ($\Delta\mu$). Ce gradient est compensé par les facteurs de couplage des thylacoïdes, ce qui entraîne la production d'ATP.

On obtient une différence de concentration de protons de part et d'autre de la membrane thylacoïdale. Au niveau stromatique, le milieu devient plus alcalin (pH=8), alors que du côté du Lumen, le pH est de 5.

Les complexes d'ATP synthase peuvent fonctionner dans les deux sens.



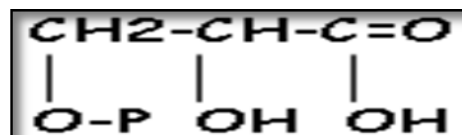
Le retour des protons permet la récupération d'énergie. La phosphorylation réalisée dans le chloroplaste est 10 fois supérieure à l'énergie produite par la mitochondrie.

- ✓ Trajet non cyclique : 8 photons \rightarrow 2 NADPH, H^+ + 2 ATP + 2 x $\frac{1}{2}O_2$
- ✓ Trajet cyclique : 2 photons \rightarrow 1 ATP

Les produits de ces deux réactions vont permettre l'intégration d'un CO_2 Par exemple, dans un champs de tournesol, la production de dioxygène est de 180 kg/ha/h.

D) Le stroma : la Rubisco et le cycle de Calvin

L'ATP est libéré dans le stroma. On trouve dans celui-ci, toutes les enzymes nécessaires au métabolisme ainsi que tous les métabolites. Une partie de la phase d'assimilation du CO_2 se déroule dans le stroma. Le premier produit formé est l'Acide PhosphoGlycérique (APG).



L'élévation de la quantité d'APG correspond à la diminution du RubP (ribulose 1,5 diphosphate). $CH_2O(PO_3^{2-})\text{-C(=O)-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2O(PO_3^{2-})$. Il y a ensuite, mise en évidence de l'enzyme responsable : la RubP carboxylase. ($C_5 + CO_2 \rightarrow C_6 \rightarrow 2 C_3$ ou 2 APG). C'est la première phase de la fixation de la photosynthèse qui est rendue possible grâce à la fonction carboxylasique de la RubP (la Rubisco a deux activités : carboxylase et oxygénase).

Dans les réactions qui vont suivre, le carbone va être assimilé puis incorporé dans des molécules d'oses phosphates. Cet ensemble de réactions constitue le cycle de Calvin (cycle réducteur se déroulant en trois phases).

- ✓ *Phase 1* : carboxylation de RubP → APG (fixation de CO₂)
- ✓ *Phase 2* : réduction des APG → trioses-P (réduction du carbone fixé)
- ✓ *Phase 3* : régénération du RubP

La phase 2 est une réduction de l'APG en triose. La phosphorylation est réalisée par une kinase (à partir d'ATP). Quand cette réaction a lieu à partir de Pi, l'enzyme est une phosphorylase. On obtient la forme 1,3diphosphoglycérique, puis, la déshydrogénase (qui fonctionne avec du NADP) va former le glyceraldéhyde 1,3diphosphate qui est en équilibre avec la forme cétose (CH₂OP-CO-CH₂OP). Le passage de l'une à l'autre des deux formes est réalisée par une isomérase. Ces deux formes forment les trioses phosphates.

Pendant la phase 3 (de régénération), la Rubisco est réglée par la lumière (elle ne fonctionne que le jour). Un des six trioses phosphates part vers la synthèse de matière organique.

5 trioses phosphates donnent 3 pentoses phosphates

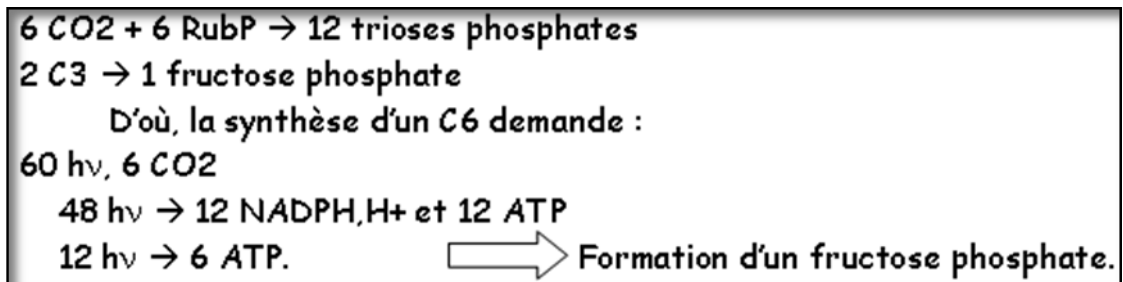
- C₃ + C₃ → C₆ (aldolase)
- C₃ + C₆ → C₅ + C₄ (trancétolase)
- C₃ + C₄ → C₇ (aldolase)
- C₃ + C₇ → C₅ + C₅

Le ribose est transformé en ribulose par une isomérase.

Dégagement d'un O₂ (ou assimilation d'un CO₂) :	
10 hν	
8 hν → 2 NADPH, H ⁺ et 2 ATP	
2 hν → 1 ATP	⇒ un O ₂ dégagé permet de fixer un CO ₂ .

Synthèse d'un C₃ :	
30 hν, 3 C O ₂	
24 hν → 6 NADPH, H ⁺ et 6 ATP	
6 hν → 3 ATP	⇒ formation d'un triose phosphate.

Les hexoses primaires sont les produits terminaux de l'assimilation du CO₂ pendant la photosynthèse. Un fructose phosphate se forme à partir de 6 CO₂ et de 6 RubP.



La Rubisco est un ensemble de deux sous-unités (A et B), répétée chacune, 8 fois. Elle résulte de l'activité des deux génomes (cellulaire et chloroplastique).

La grosse sous-unité A (55 kDa) est formée dans le chloroplaste et sert de site catalytique.

La petite sous-unité B (15 kDa) est sous la forme de précurseurs synthétisés dans le cytoplasme puis qui pénètrent dans le chloroplaste.

A8B8 a un poids moléculaire de 560 kDa et représente jusqu'à 50 % des protéines solubles d'une feuille. [CO₂]_{air} (0,03%) correspond à 10 μmol. Depuis 1971, on sait que cette enzyme permet la fixation d'O₂.

$\text{C}_5 + \text{O}_2 \rightarrow [\text{C}_5] \rightarrow \text{C}_2 + \text{C}_3 \rightarrow \text{APG}$ (C₂ est l'Acide PhosphoGlycolique). C'est le début de la photorespiration : c'est un processus biochimique qui s'associe au cycle de Calvin (dans le stroma).

Remarque : pour que la photosynthèse fonctionne, il faut que l'affinité de la Rubisco pour le CO₂ soit beaucoup plus grande que l'affinité pour O₂. (Si l'affinité augmente, le K_m diminue).

V.2.4) Les plantes de type photosynthétique C₃

Les deux activités de la Rubisco s'expriment en même temps et s'expriment en fonction des quantités d'O₂ et de CO₂. On a, à la fois, les cycles de Calvin et la photorespiration.

a) Activité de la carboxylase

→ 2 C3 donnent 2 acides phosphoglycériques par le cycle de Calvin.

b) Activité de l'oxygénase

→ 1 C3 par le cycle de Calvin

→ 1 C2 par la photorespiration

Au cours du cycle photorespiratoire, deux acides phosphoglycoliques (des C2) vont sortir du chloroplaste, subir le cycle photorespiratoire et à la fin de celui-ci, on obtient un C3 (APG) qui va être récupéré par le chloroplaste (c'est le cycle de Tolber).

On tient compte des mouvements gazeux pour pouvoir quantifier la photosynthèse. Le taux d'assimilation est équivalent à la photosynthèse nette (PN) et la capacité d'assimilation est identique à la photosynthèse brute (PB).

→ $PN = PB - R$. On peut donc dire que les végétaux poussent plus vite quand leur respiration est faible. Ce cycle en C3 existe chez la majorité des plantes.

c) Bilan de la photorespiration

Il y a consommation d'O₂ (Rubisco et glycolate oxydase) et dégagement de CO₂ (passage de 2 acides phosphoglycoliques à un APG).

c1) les aspects positifs :

- ✓ On a l'élimination de l'acide phosphoglycolique, qui est toxique pour la plante, par la photorespiration.
- ✓ Elle permet la biosynthèse d'acides aminés (protéogénèse).
- ✓ Biosynthèse d'acide glycérique qui va alimenter le cycle de Calvin.
- ✓ Biosynthèse de NADPH, H⁺ dans la mitochondrie (phosphorylation oxydative).
- ✓ Elle permet le fonctionnement du cycle de Calvin avec les stomates fermés.

c2) les aspects négatifs :

- ✓ On assiste à la perte de CO_2 , d'où une diminution de la photosynthèse nette chez les plantes en C3.
- ✓ Il y a formation de NH_4^+ à partir des fonctions amines, qui, pour sa réassimilation demande de l'ATP et du pouvoir réducteur.

V.2.5) Les plantes de types photosynthétiques C4

Chez le maïs, on trouve un produit stable en C4 : le malate ($\text{COOH-CHOH-CH}_2\text{-COOH}$). C'est un produit qui dérive de l'oxaloacétate ($\text{COOH-C=O-CH}_2\text{-COOH}$). On a le même résultat chez les graminées, les monocotylédones et chez quelques dicotylédones comme l'amarante et l'euphorbe.

Ces plantes ont une anatomie foliaire particulière : c'est une structure en anneau ou en couronne. Le parenchyme médulaire (mésophylle) est en contact avec les gaz. Autour des vaisseaux, on trouve des cellules spécialisées qui forment la gaine périvasculaire. Ces cellules sont fortement accolées.

Ces tissus particuliers ont des fonctions particulières : les cellules du mésophylle sont en contact avec le CO_2 atmosphérique et c'est à leur niveau qu'a lieu la fixation primaire du CO_2 . On assiste à une double carboxylation séparée dans l'espace.

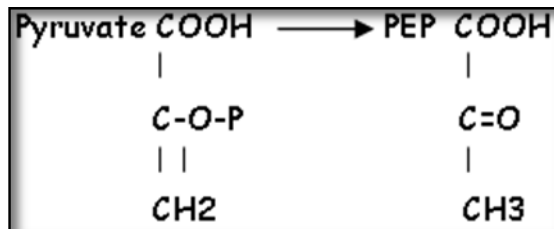
Mésophylle Chloroplastes granaires PS I et PS II CO_2 atmosphérique PEP Carboxylase	Cellules de la gaine Chloroplastes agranaires (pas d'empilement de granum) PS I CO_2 malique Rubisco
--	--

Conséquence : les deux types de cellules vont absorber la lumière et donc, avoir une phase photochimique, mais, pour les cellules de la gaine, il n'y a pas de PS II, ce qui empêche la phase acyclique d'où l'absence de pouvoir réducteur.

Le mésophylle : il y a fixation du CO_2 atmosphérique par le phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP) qui est une enzyme cytoplasmique à très forte affinité pour le CO_2 . Cette affinité entraîne l'existence de cellules avec des chloroplastes sans Rubisco ; phénomène qui lui, entraîne le transport de l'acide malique vers les cellules de la gaine.

La gaine : dans le stroma, on note la présence de Rubisco, mais éloignée de l'atmosphère. Cet éloignement oblige la fixation de CO₂ (malique) par décarboxylation de l'acide malique.

AOA = Acide Oxalo Acétique.



L'enzyme malate déshydrogénase est NADP dépendante. Elle se trouve dans la gaine où le malate est décarboxylé et déshydrogéné par l'enzyme malique. Malate → CO₂ + Pyruvate + NADPH

Le pyruvate est phosphorylé par la pyruvate phosphate dikinase dans le mésophylle. Le CO₂ qui retourne dans la gaine est pris par la Rubisco pour faire tourner le cycle de Calvin, puis celui de Tolbert.

Conséquences : les plantes en C₄ fixent plus de CO₂ que les C₃, donc, leur production de biomasse est plus importante. Cette supériorité est expliquée par l'activité de la PEP carboxylase, par le système de transport du malate vers les cellules de la gaine qui entraîne une augmentation de concentration du CO₂ dans les chloroplastes des cellules de la gaine. Ici, la concentration en CO₂ des cellules de la gaine est vingt fois supérieures à la concentration de l'atmosphère en CO₂.

La diminution de l'activité oxygénante de la Rubisco entraîne une faible photorespiration. De plus, le CO₂ libéré par cette respiration doit traverser les cellules du mésophylle par la PEP carboxylase. On obtient chez les C₄, une photosynthèse nette égale à la photosynthèse brute.

Les C₄ utilisent la lumière forte, ce qui leur permet d'importantes synthèses en ATP et NADP.

Le système de fixation contribue à économiser l'eau. Ces plantes peuvent donc maintenir leurs stomates fermés afin de diminuer l'évapotranspiration. L'efficacité est suffisante, car il y a assez de CO₂ pénétrant qui est fixé par la PEP.

Remarque : Si les C4, en plein soleil et avec beaucoup d'eau ont une forte productivité, ils colonisent en général des milieux fortement exposés au soleil mais faibles en eau. Les C4 sont toujours des angiospermes.

V.2.6) Les plantes de types photosynthétiques CAM

CAM : Métabolisme Acide Crassulacéens.

On trouve ce type photosynthétique chez les cactacées et chez quelques liliacées et broméliacées (plantes des régions arides). Ces plantes ferment leurs stomates le jour, pour éviter les pertes d'eau. Elles sont donc obligées de fixer le CO₂ la nuit alors que la Rubisco ne fonctionne pas. On assiste au développement d'un mode de fixation, comme chez les C4, sur une double carboxylation. Toutefois les deux carbones sont séparés dans le temps et non dans l'espace.

Pendant la phase nocturne, La PEP carboxylase fixe le CO₂ sur l'AOA. Cette enzyme fonctionne dans le cytoplasme et avec du NAD. Il y a accumulation d'acide malique dans la vacuole (par un transport actif). Le pH de la vacuole diminue et se stabilise entre 3 et 4.

Le jour, l'acide malique sort de la vacuole par un transport passif (le pH de la vacuole remonte jusqu'à 6). Le malate repris par l'enzyme malique (dans le chloroplaste) libère des CO₂ qui vont rentrer dans le cycle de Calvin grâce à la Rubisco. Il y a aussi photorespiration.

L'accumulation d'acide malique a ses limites (l'espace est limité). Le PEP vient de la dégradation d'amidon, formé pendant la photosynthèse le jour.

Il y a des problèmes de régulation pour les enzymes. Ici, tout se passe dans la même cellule. Il faut tout réguler pendant la journée. Pendant le jour, la PEP carboxylase est inhibée par le malate. C'est une adaptation physiologique à la faible disponibilité en eau. Le cycle de Calvin est indépendant du CO₂ atmosphérique.

L'augmentation de la concentration en acide malique entraîne l'augmentation de la pression osmotique qui provoque une attraction pour l'eau (notamment, l'eau atmosphérique). Il y a une importante absorption de rosée.

On retrouve le système CAM chez certaines fougères. C'est une adaptation physiologique non-évolutive. Dans ce cas, on retrouve un peu de photorespiration qui reste faible, car il y a peu d'eau.

→ C3 : $1 \text{ CO}_2 \rightarrow 3 \text{ ATP et } 2 \text{ NADPH, H}^+$

→ C4 : $1 \text{ CO}_2 \rightarrow 5 \text{ ATP et } 1 \text{ NADPH, H}^+$

V.2.7) Biosynthèse de l'amidon et du saccharose

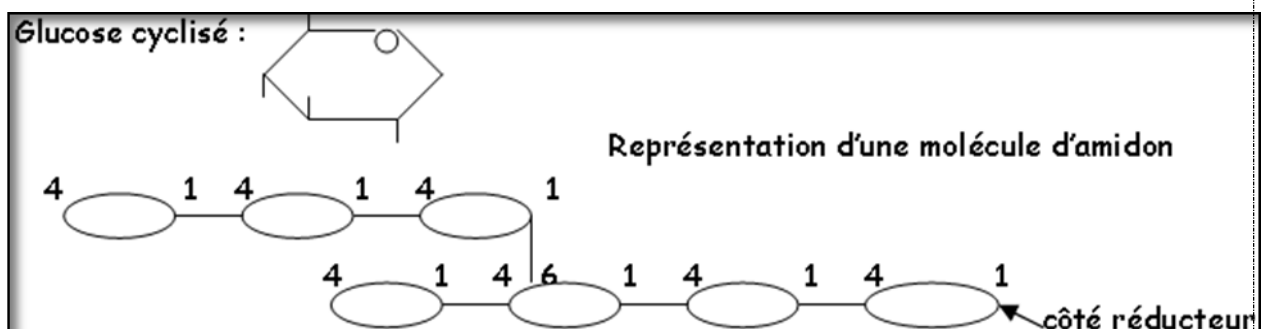
C'est l'utilisation du sixième triose du cycle de Calvin.

Chez les C3, C4 et CAM, le sixième triose part former du fructose qui donnera des polysaccharides. En général, les glucides formés sont de l'amidon (pour le stockage) ou du saccharose pour le transport.

L'amidon :

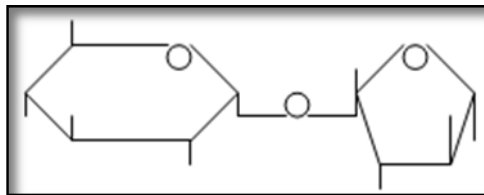
- ✓ C'est un glucane avec des liaisons en $\alpha_{1 \rightarrow 6}$ et $\alpha_{1 \rightarrow 4}$.
- ✓ L'amylase coupe les liaisons en α D glucane $1 \rightarrow 4$.
- ✓ Les amilopectines : Coupent les liaisons des chaînes ramifiées en $\alpha_{1 \rightarrow 4}$ et $\alpha_{1 \rightarrow 6}$.
- ✓ La synthèse de l'amidon se fait par l'amidon-synthase associé à l'enzyme Q.
- ✓ La dégradation de l'amidon se fait par l'amidon phosphorylase associé à l'enzyme D. Pendant la germination, on peut avoir l' α et β -amylase ; l'isoamylase est associée à l'enzyme R.

Glucose : $\text{CHO}-(\text{CHOH})_4-\text{CH}_2\text{OH}$; Fructose $\text{CHO}-\text{C}=\text{O}-(\text{CHOH})_3-\text{CH}_2\text{OH}$.



L'amylose est facilement soluble. L'amidon, lui, n'est pas soluble ; il s'accumule toute la journée dans les chloroplastes (**amidon transitoire**) et est rapidement utilisé. S'il est synthétisé

en grande quantité, il sera stocké dans les amyloplastes. Le saccharose est soluble. C'est une association de glucose et de fructose.



Pour pouvoir être utilisé, l'amidon est transformé en saccharose pour son transport (par la sève élaborée). Pour être synthétisé dans les chloroplastes, l'amidon demande l'utilisation d'ATP. Le saccharose synthétisé dans le cytoplasme demande de l'énergie qui vient de l'UTP.

Pour la synthèse du saccharose : il y a transport du triose à travers la membrane chloroplastique sous la forme DiHydroAcétonePhosphate (DHAP). Le passage de la membrane demande une entrée de Pi dans le chloroplaste.

- ✓ 4 DHAP → Fructose
- ✓ (4) 2 DHAP → (2) 1 Fructose 1,6 BP

Il y a ensuite déphosphorylation du fructose BP qui donne du fructose 6P. Quand on a deux fructose 6P, un reste fructose et l'autre passe sous la forme de glucose 6P grâce à une isomérase.

Glucose 6P → glucose 1P grâce à une phosphoglucomutase. Le glucose 1P est activé grâce à l'UDP en donnant de l'UDP-glucose (l'enzyme est une uridylyltransférase).

UDG-gluc + Fr6P → saccharose P grâce à une saccharose synthase.

Saccharose P → Saccharose + Pi (grâce à l'action d'une saccharose 6phosphatase). Le saccharose va rejoindre les vaisseaux du phloème.

L'amidon est formé dans le chloroplaste :

2 trioses P → 1 Fructose1,6BP → Glucose 1P.

La régulation de la synthèse de l'amidon et du saccharose : Quand il y a beaucoup de trioses dans le chloroplaste, il y a activation de la formation d'amidon. Quand il y a beaucoup de

Pi dans le chloroplaste, c'est le signe d'un besoin en saccharose qui inhibe la voie de synthèse de l'amidon.

V.2.8) La photosynthèse au niveau de la plante

Les manifestations les plus visibles de la photosynthèse sont une augmentation de biomasse (matière organique) et une augmentation des échanges gazeux (O_2/CO_2).

A) Intensité de la photosynthèse

On mesure l'augmentation de la biomasse et les concentrations en glucides, lipides et protides. Par le calcul, on voit la quantité de CO_2 nécessaire à cette augmentation de biomasse. Le plus simple est de mesurer les échanges gazeux par différentes méthodes (appareils manométriques de Warburg, analyseur de gaz à infrarouge, dosage de produits radioactifs). La quantité de CO_2 est la résultante du CO_2 absorbé moins la quantité de CO_2 émis : c'est la mesure de la photosynthèse nette. L'intensité de la photosynthèse est exprimée en μmol ou mmol par surface assimilatrice et par unité de temps.

Pour les C_3 , on a $20 \text{ mg de } CO_2 / \text{dm}^2/\text{h}$.

Pour les C_4 , on a $40 \text{ mg de } CO_2 / \text{dm}^2/\text{h}$.

Pour les CAM, on a $8 \text{ à } 10 \text{ mg de } CO_2 / \text{dm}^2/\text{h}$.

Un champs de blé fabrique environ 10 tonnes de matière sèche/ha/an. Un champs de maïs fabrique, lui, environ 25 tonnes de matière sèche/ha/an.

Grâce à la photosynthèse, les végétaux élaborent 100 milliards de tonnes de biomasse. Cette quantité de biomasse représente 150 milliards de tonnes de CO_2 , d'où l'importance des hétérotrophes et leur production de CO_2 . Toutefois, le rendement de la photosynthèse est relativement simple.

$10 h\nu \rightarrow 1 CO_2$

$1 h\nu (700nm) \rightarrow 171kJ$; $10 h\nu (\text{à } 700nm) \rightarrow 1710kJ$

$CO_2 + H_2O \rightarrow [CH_2O] + O_2 \quad \Delta G^\circ = +480kJ$

Donc, $1 CO_2 \rightarrow 480kJ$ et $10 h\nu \rightarrow 1710kJ$

Le rendement théorique est $\rho = 28\%$. Le rendement total réel est estimé à $\rho = 0,1\%$

En fait, très peu de lumière va être utilisée par les pigments.

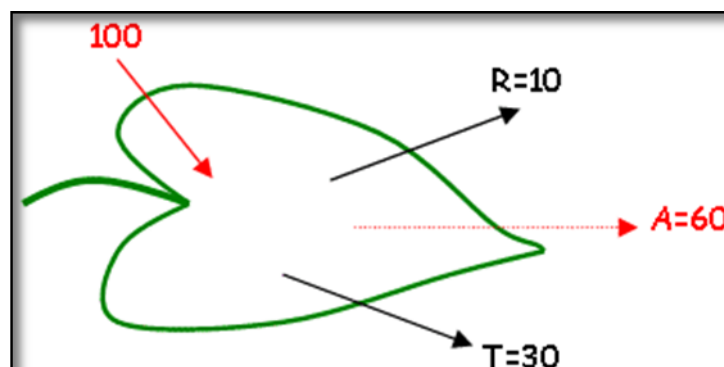
B) Influence des facteurs du milieu

Sur une plante, chaque fonction physiologique va être influencée par différents facteurs. En fonction de ces facteurs, va s'appliquer la loi des facteurs limitants de Liebig : l'intensité d'une fonction qui dépend de plusieurs facteurs n'est augmentée que par le facteur qui se trouve au niveau le plus faible car c'est un facteur limitant.

La photosynthèse est limitée par la lumière, la concentration en CO_2 , la température, la concentration en oxygène, l'eau, la pollution et l'alimentation minérale.

B1) L'éclairement

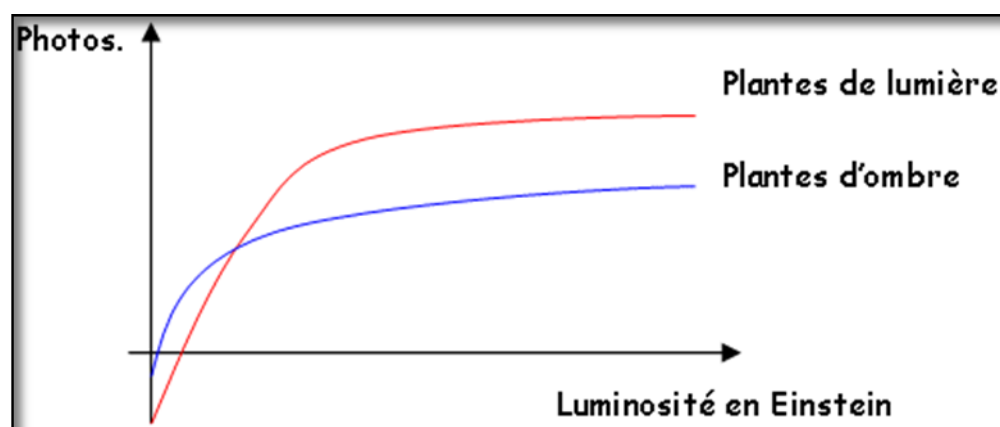
C'est le flux énergétique, transporté par la lumière et reçu par unité de surface (il s'exprime en W/m^2). L'éclairement solaire maximum représente $950W/m^2$, mais seulement 54% se trouve dans le visible (soit $510W/m^2$). Les radiations actives pour la photosynthèse (PAR) sont entre 400 et 700nm. On parle de flux de photons, $510 W/m^2$ représentent $1800\mu\text{einstein}/m^2/s$. L'œil évalue l'intensité lumineuse qui est exprimée en Lux. $510W/m^2 \leftrightarrow 100.000Lux$.



Au niveau de la feuille : $A=60=40$ (évaporation) + 19 (chaleur) + 1 (photosynthèse).

La quantité d'éclairement intervient et les plantes comme les sciaphilles (plantes d'ombres) vont accepter un faible éclairement. Les plantes héliophiles vont demander un éclairement plus important. Les plantes d'ombre ont des feuilles peu épaisses avec peu de parenchymes. Toutefois, les chloroplastes sont pourvus de nombreux thylacoïdes qui leur permettent de compenser ce manque de lumière.

Le point de compensation lumineux est la valeur de l'éclairement pour laquelle la photosynthèse nette est nulle (donc photosynthèse brute = photorespiration). C'est seulement au-dessus de cette valeur que la plante va croître. On obtient des courbes de saturation différentes selon le type de plantes :

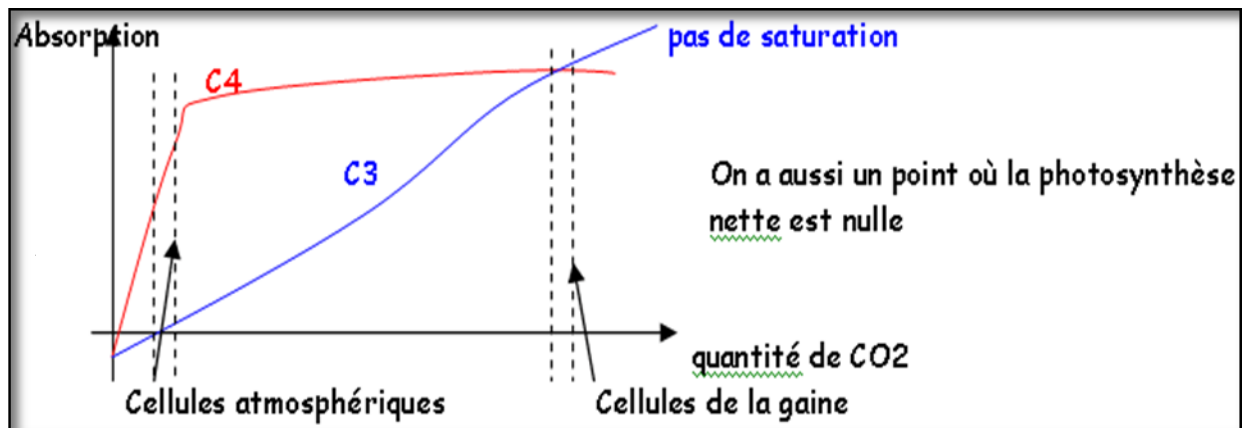


Les plantes en C3 arrivent à saturation au tiers du plein soleil. Les C4 ne sont pas gênés par une intensité lumineuse maximale. La qualité de la lumière joue un rôle dans l'assimilation. Dans certaines serres, on ajoute certaines radiations pour améliorer les cultures.

B2) la teneur en CO₂

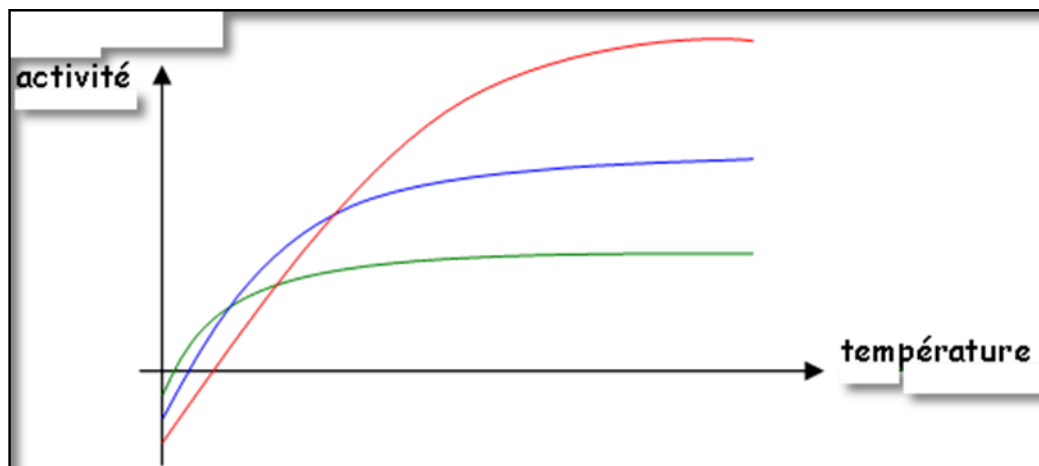
La concentration de l'atmosphère en CO₂ est de 0,03%.

Artificiellement, on peut augmenter la teneur en CO₂ jusqu'à 1% (au-dessus, la concentration devient toxique). C'est le principal facteur limitant de la croissance des plantes. A température élevée, les stomates se ferment, empêchant donc l'entrée du CO₂. Les stomates des plantes sont ouverts le jour et fermés la nuit (inversement pour les CAM). Si on mesure l'assimilation en fonction du CO₂, on a aussi des courbes de saturation.



C) La température

La température agit sur les réactions enzymatiques (sur la phase assimilatrice). La réaction photochimique est sensible la lumière alors que les réactions enzymatiques sont sensibles à la température.



D) la teneur en O₂

La concentration moyenne en O₂ de l'atmosphère est de 21%.

Cette concentration est néfaste pour les C₃ car elle va faire photorespirer les plantes. Le déficit hydrique fait diminuer la photosynthèse à cause de la fermeture des stomates (il y a toujours un fort déficit en eau).

E) Les autres facteurs

La nutrition minérale : c'est le besoin de minéraux essentiels comme Mg, Fe, ...

Les facteurs de pollution : les oxydes vont inhiber des enzymes ou dégrader la chlorophylle.

VI) Hétérotrophie par rapport au carbone

Dans le cas des végétaux incapables d'utiliser l'énergie lumineuse pour réduire l'oxygène, l'énergie provient de la matière organique (du catabolisme). Ces plantes sont obligées d'utiliser des composés carbonés (le plus souvent, ce sont des glucides, mais les lipides et protides peuvent aussi être utilisés). Pour pouvoir absorber cette matière organique, le végétale doit avoir à sa surface, des molécules capables de fixer les substrats.

Ces organismes doivent être capables d'excréter des enzymes qui vont pré-dégrader la matière organique. Il faut que les substrats puissent pénétrer dans l'organisme hétérotrophe. Une fois dans l'organisme, les substrats doivent être entièrement dégradés.

On a différents types d'hétérotrophes :

VI.1) Les saprophytes

Ce sont des organismes qui vivent au dépend de la matière morte. On les trouve au niveau du sol, sur des végétaux morts (ils vont transformer la matière organique en humus). Ils participent au recyclage des éléments minéraux. Ce sont essentiellement des mycètes.

VI.2) Les parasites

Ce sont des organismes qui vivent au dépend de végétaux vivants (les hôtes). Ils sont en général à l'origine de maladies chez cet hôte. On trouve :

VI.2.1) Les parasites obligatoires : Ce sont les champignons qui ne peuvent se développer que sur un hôte vivant et qui est spécifique d'une espèce ou d'une variété. On ne sait pas bien les cultiver in vitro. On trouve par exemple *Puccinia graminis* qui est la rouille du blé (et de l'orge)(voir le cours de BV), *Ustilgo maydes* qui donne le charbon du maïs.

VI.2.2) Les parasites facultatifs : Ce sont soit des saprophytes, soit des parasites qui « attaquent » les végétaux. On trouve, par exemple, *Colletotrichum lindemuthianum* qui provoque l'antracnose (pourriture sèche) chez le haricot, *Phytophthora* qui est une famille de champignons qui attaquent le tabac et l'horticulture.

VI.2.3) Les haloparasites (plantes parasites de plantes) : ce sont des plantes qui ne synthétisent pas de chlorophylle. On trouve la cuscute qui se développe sur les parties aériennes en formant des réseaux de filaments blancs. On a aussi l'orobanche qui se fixe sur les racines en formant des fleurs brun/rouge.

La **cuscute**, possèdent des suçoirs, sorte de racines qui pénètrent dans la tige de l'hôte jusqu'aux faisceaux conducteurs et aspirent la sève élaborée.

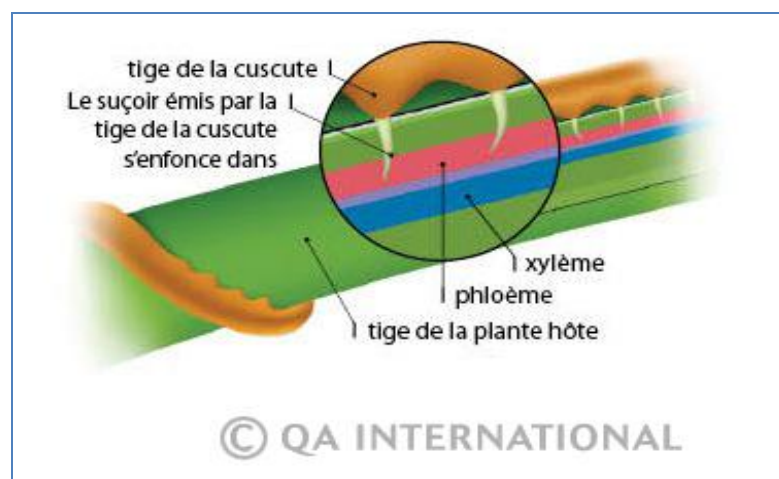


Figure 55. *Cuscuta campestris*

VI.2.4) Les hémiparasites (*semi-parasites*) : Ces végétaux possèdent de la chlorophylle et peuvent donc fabriquer leur nourriture par photosynthèse. Cependant, comme ils sont dépourvus de racines, ils doivent puiser l'eau et les sels minéraux de base auprès d'un hôte, en pompant sa sève brute. C'est le cas du gui (*Viscum album*), par exemple. Ce semi-parasite pousse en touffes sur les branches de nombreux arbres.



Figure 56. Gui (*Viscum album*)

Le gui plonge ses suçoirs jusqu'aux vaisseaux du xylème de son hôte afin d'y puiser la sève brute. Il utilise ensuite cette matière première pour fabriquer sa nourriture par photosynthèse.

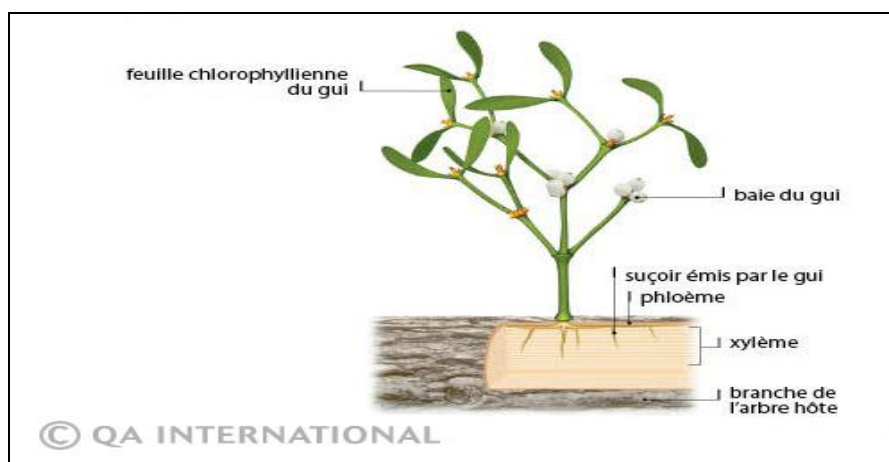


Figure 57. les suçoirs du Gui (*Viscum album*) s'enfoncent jusqu'aux xylèmes

Le monotrope de pin, une autre plante semi-parasite, qui obtient ses nutriments sur des plantes voisines pratiquant une photosynthèse active, grâce à des champignons. Par conséquent, c'est également un parasite.



Figure 58. Monotrope : (*Monotropa uniflora*)

VI.2.5) Les végétaux symbiotiques

La symbiose désigne l'association de deux organismes qui bénéficient mutuellement de leur vie commune. Nous pouvons distinguer :

a) La symbiose lichénique : c'est une association de Mycobiontes (mycètes) et de photobiontes (algues) ou cyanobactéries. En général, ces espèces peuvent vivre seules, mais ils s'associent pour former les lichens. Leurs relations métaboliques sont mal connues. Les algues amèneraient les produits de la photosynthèse (il y a association quand les conditions deviennent difficiles). Les lichens sont des formes très résistantes aux conditions extérieures (eau et température). Ils sont sensibles aux pollutions (surtout au SO₂).

b) Les symbioses mycorhiziennes : ce sont des associations de champignons et de racines de cormophytes. C'est la symbiose la plus répandue dans la nature mais la plus difficile à étudier. Les champignons assurent la fonction de poils absorbants (pour l'eau et les sels

minéraux). Les Ectomycorhizes sont des champignons dont les hyphes restent à l'extérieur des cellules racinaires (le mycélium se développe entre ces cellules). On trouve les ascomycètes (*Tuber melanosporum* : truffe) qui mycorhizent le chêne, les basidiomycètes (comme le bolet) mycorhizent les chênes et les pins, les Endomycorhizes sont des mycètes qui envoient des suçoirs dans les cellules de l'hôte.

c) Les symbioses bactériennes : certaines bactéries (parmi, les cyanobactéries, les actinomycètes, les rhizobiacées) vont s'associer à des plantes et fixer l'azote atmosphérique (on parle d'engrais « verts »). Les cyanobactéries ont peu d'organisation, elles forment des amas cellulaires. Les actinomycètes forment des nodules (excroissances souvent au niveau aérien) où la bactérie transforme l'azote. On trouve dans cette dernière classe, *Frankia* qui s'associe aux arbres des pays chauds comme le Sahel. *Rhizobium* affecte uniquement les légumineuses.

VI.2.5) Le commensalisme (du latin *cum-*, « avec » et *mensa*, « table », e.g. « compagnon de table ») est une variante du parasitisme, fréquente ou systématique entre deux êtres vivants dans laquelle l'hôte fournit une partie de sa propre nourriture au commensal : il n'obtient en revanche aucune contrepartie évidente de ce dernier (le bénéfice de cette relation n'est pas réciproque).

Le commensalisme est une exploitation non-parasitaire d'une espèce vivante par une autre espèce.

N.B) Le mutualisme est une interaction entre deux ou plusieurs espèces, dans laquelle le symbiote et l'hôte tirent tous les deux profits de cette relation qui est obligatoire pour les deux espèces (bénéfices réciproques). Il exprime la coopération.

La symbiose est une forme de mutualisme dans laquelle ces espèces vivent en contact direct les uns avec les autres.

VI.2.6) Les plantes carnivores

Parmi les autres plantes ne vivant pas uniquement de la photosynthèse se trouvent les quelques 450 espèces de plantes carnivores (celles qui augmentent leur apport d'azote et de phosphore en capturant et dégradant des mouches et autres insectes).

Les plantes carnivores les plus connues sont *les dionées gobe-mouches* (genre *Dionaea*), *les rosées de soleil* (genre *Drosera*) et les plantes à urne (genre *Sarracenia*).



Figure 59. *Les dionées gobe-mouches*



Figure 60. *Drosera-mange*



Figure 61. *Cephalotus-rouge*



Figure 62. *Sarracenia-leucophylla*



Figure 63. *Nepenthes-ventricosa*



Figure 64. *Pinguicula-afleur*

On trouve généralement ces plantes dans les régions marécageuses où le sol est acide. Dans ces sols, la quantité d'azote recyclé disponible est relativement faible car la plupart des organismes décomposeurs ont besoin d'un pH plus neutre pour dégrader les corps des organismes morts.

Les plantes carnivores présentent par conséquent des adaptations leur permettant d'augmenter leur apport d'azote grâce à des protéines animales.

Les feuilles de *Sarracenia* ont la forme d'urnes au fond desquelles l'eau de pluie est retenue en petites quantités. Les insectes sont attirés dans les urnes par des couleurs brillantes ou des odeurs, et des poils rigides pointés vers le bas les empêchant alors d'en ressortir. Ils finissent par y mourir et sont digérés par une combinaison d'enzymes et de bactéries présentes dans l'eau.

Les rosées de soleil (*Drosera-mange*) ont des feuilles couvertes de poils qui sécrètent un liquide clair et collant riche en sucres. Lorsqu'un insecte touche l'un de ces poils, il y reste collé et d'autres poils se recourbent alors sur l'insecte pour l'engluer également. La plante sécrète des enzymes pour digérer sa proie, puis absorbe les produits carbonés et azotés fournis par la digestion de l'insecte.

Un insecte qui pénètre dans la dionée gobe-mouches déclenche un piège mécanique actionné électriquement par trois poils situés au centre d'un lobe foliaire partiellement fermé. Les deux moitiés de la feuille se referment et des excroissances épineuses sur les bords des feuilles s'entrecroisent pour emprisonner l'insecte pris au piège.

Aucune plante carnivore n'est obligée de se nourrir d'insecte, elles se développent de façon adéquate sans insecte. Mais lorsque dans la nature, elles peuvent se procurer des insectes, elles poussent plus vite et sont d'un vert plus foncé. Ce supplément d'azote est utilisé pour fabriquer davantage de protéines, de chlorophylles ainsi que d'autres substances azotées.

Conclusion

On pourrait penser que les hétérotrophes sont des parasites pour les autotrophes, mais en fait, ce sont des formes complémentaires. Les autotrophes sont appelés «producteurs primaires», ils sont mangés par les herbivores, eux-mêmes, mangés par les carnivores puis par d'autres carnivores... Les déchets sont recyclés par les bactéries et les mycètes. Ces éléments retraités sont repris par les producteurs primaires (recyclage de l'O₂ et du CO₂).

VII) Régulation du développement chez les plantes

Les plantes sont des organismes dotés de formidables capacités d'adaptation. Elles modifient leurs modes de développement afin de faire face aux accidents et aux changements du milieu, saisissant les occasions qu'elles rencontrent.

Par exemple, certaines plantes possèdent des vrilles (des structures fines qui s'enroulent) sensibles au toucher.

Si une vrille parvient au contact d'un objet, elle s'enroule autour de celui-ci, permettant à la plante de croître, d'accéder davantage à la lumière pour la photosynthèse et de faire de l'ombre aux plantes concurrentes situées en dessous d'elle.

Lorsqu'un herbivore (ou un jardinier) prélève un bourgeon sur une plante, la tige produit de nouvelles branches afin de réparer celle qui a été endommagée.

Si une graine germe dans les profondeurs du sol, la pousse croît rapidement jusqu'à ce qu'elle atteigne la surface et puisse « se nourrir » de la lumière du soleil.

Ainsi que vous l'avez sans doute observé, les pousses se développent en direction d'une source lumineuse, obtenant ainsi davantage de lumière pour la photosynthèse.

Bien qu'il soit plus difficile à observer, le développement des racines se fait dans la direction opposée à la source lumineuse.

Si une plante est renversée par le vent ou des mouvements de terrain, le développement des pousses s'effectuera vers le haut et celui des racines vers le bas.

La réponse d'hypersensibilité aux pathogènes constitue un autre exemple de réponse de développement des plantes à un déficit du milieu.

Ces adaptations, ces changements, ces relations sont sous l'influence des régulateurs internes et externes du développement des plantes.

VII.1) Les principaux régulateurs du développement des végétaux

Le développement d'une plante (les changements progressifs qui prennent place au cours de sa vie) est contrôlé de façon complexe par quatre principaux régulateurs.

Quatre facteurs principaux participent à la régulation du développement des végétaux :

- ✓ le milieu (et / ou l'environnement),
- ✓ les hormones,
- ✓ le pigment *phytochrome*,
- ✓ le génome de la plante.

1) Les indices du milieu : comme les changements de lumière ou de températures qui déclenchent des événements importants du développement, *tels que la floraison et le début ou la fin de la dormance*.

2) Les hormones : On appelle hormone des substances régulatrices actives à de très faibles concentrations. Elles influencent de nombreux phénomènes de développementaux, comme la croissance des tiges et la chute des feuilles à l'automne.

Les hormones végétales comprennent les gibbérellines, les auxines, les cytokinines, l'éthylène et l'acide abscissique.

A la différence des animaux chez lesquels chaque hormone est produite à un endroit précis du corps, les plantes produisent des hormones dans la plupart de leurs cellules.

Chaque hormone joue un rôle dans de nombreuses régulations, intervenant dans différents aspects du développement (tableau ci-dessous). Les interactions entre hormones sont souvent complexes.

Pour ne pas les confondre, il est bon d'apprendre, pour chacune d'elle, le rôle majeur qui la particularise (voir tableau).

a) Les gibbérellines ont sur le développement des plantes de nombreux effets autres que celui de déclencher la synthèse d'enzyme de digestion.

Les plantes produisent normalement des gibbérellines. Les plantes qui ne peuvent pas produire des quantités normales de gibbérellines sont naines : leurs tiges sont plus courtes que celles des plantes sauvages.

b) L'Auxine est une hormone aux effets multiples : Le transport de l'auxine est souvent polarisé. Le mouvement latéral de l'auxine détermine les réponses des pousses et des racines à la lumière et à la gravité : il s'agit du phototropisme et du gravitropisme, respectivement. L'auxine intervient dans la formation des racines, l'abscission des feuilles, la dominance apicale et le développement des fruits parthénocarpiques. Certaines auxines synthétiques sont des herbicides sélectifs.

c) Les Cytokinines : des hormones actives de la graine à la sénescence.

La première cytokinine, la kinétine, fut isolée à partir d'un échantillon détérioré d'ADN. La zéatine et l'isopentényladénine sont des cytokinines naturelles.

C'est tout d'abord leur effet favorisant la division des cellules végétales qui a été étudié, mais les cytokinines favorisent également la germination des graines chez certaines espèces, inhibent l'élongation de la tige, favorisent le gonflement latéral des tiges et des racines,, stimulent la croissance des bourgeons latéraux retarde la sénescence des feuilles et participent à la redistribution des substances à l'intérieur du corps de la plante.

d) L'Éthylène : une hormone gazeuse qui favorise. Elle favorise la sénescence et la maturation des fruits.

L'équilibre entre l'auxine et l'éthylène (une hormone gazeuse), contrôle l'abscission des feuilles.

La sénescence de parties de plantes ou de plantes entières n'est pas un phénomène aléatoire mais programmé ; il en est de même d'autres aspects du développement des végétaux. La sénescence et l'abscission sont cruciales à la survie, de nombreuses plantes.

L'éthylène provoque la formation d'un crochet apical protecteur chez les plantules de dicots qui n'ont pas vu la lumière ; il inhibe l'élongation des tiges, favorise leur gonflement latéral et provoque une perte de leur sensibilité gravitropique.

e) L'Acide abscissique : l'hormone de stress, semble maintenir la dormance hivernale des bourgeons terminaux. Il peut également contrôler d'autres effets en rapport avec la dormance, dans s'autres parties de la plante.

Par l'intermédiaire de ces effets sur l'ouverture des stomates, l'acide abscissique contrôle également les échanges d'eau et de gaz entre les feuilles et l'atmosphère. De plus, il inhibe l'élongation de la tige.

Hormone	Site de production	Activité				
		Dormance des graines	Germination des graines	Croissance de la plante	Dominance apicale	Abscission des feuilles
Gibbérellines	Embryon, jeunes feuilles, apex racinaire et caulinaire	brisent	favorisent	Favorisent la division et l'expansion cellulaires	/	/
Auxine	Embryon, jeunes feuilles, méristème apical caulinaire	/	/	Favorise l'expansion cellulaire	Inhibe les bourgeons latéraux	inhibe
Cytokinines	Racines	/	/	Favorise la division cellulaire	Favorisent les bourgeons latéraux	inhibent
Ethylène	Fruits entrain de mûrir, tissus vieillissant, nœuds des tiges	/	/	/	/	favorise
Acide abscissique	Coiffe, feuilles plus âgées, tige	impose	inhibe	/	/	/

3) Le phytochrome : Comme les hormones, le pigment phytochrome participe à la régulation de nombreux processus.

A la différence des hormones, qui sont de petites molécules, le phytochrome est une protéine.

La lumière (un indice du milieu) agit directement sur le phytochrome qui contrôle certains processus du développement, tels les nombreux changements accompagnant la croissance d'une plantule hors du sol et dans la lumière, ainsi que la période de floraison.

Cette protéine bleuée présente dans le cytosol. Il existe sous deux formes, P_r et P_{fr} , qui sont interconvertibles par la lumière. La forme P_r absorbe la lumière rouge (avec un maximum à 660 nm) et la forme P_{fr} absorbe la lumière rouge lointain (730 nm).

4) Le Génome : Quels que soit les facteurs qui dirigent le développement, c'est le génome de la plante qui détermine les limites à l'intérieur desquelles la plante et ses différentes parties se développeront.

Le génome est le schéma directeur de la plante, mais il est interprété différemment en fonction de l'état du milieu.

Le génome code le phytochrome ainsi que les enzymes catalysant la synthèse d'hormones et relayant certaines de leurs actions ; il est aussi la cible de certaines actions hormonales.

Pendant plusieurs décennies, la majorité des travaux sur le développement des plantes ont porté sur les hormones et le phytochrome, mais les progrès récents de la génétique moléculaire permettent maintenant d'examiner les processus sous-jacents.

VII.2) De la graine à la mort : un aperçu du développement des végétaux

Il faut garder à l'esprit qu'au cours du développement des plantes, le milieu, les hormones et le phytochrome interviennent dans trois processus fondamentaux : la division cellulaire, l'expansion des cellules et leurs différenciation.

La graine germe et donne naissance à une plantule qui se développe.

Dans les graines dormantes, les cellules ne se divisent pas, ne s'agrandissent pas ni ne se différencient.

La dormance des graines peut être levée par plusieurs mécanismes physiques (une griffure mécanique, le feu, le lessivage des inhibiteurs par l'eau).

Au cours de la germination, l'embryon en croissance doit obtenir les matériaux constitutifs dont il a besoin (les monomères) par la digestion des réserves de polymères stockées dans les cotylédons ou l'albumen.

Chez certaines espèces l'embryon secrète des gibbérellines qui contrôlent la mobilisation de ces réserves.

1) La germination de la graine débute avec l'imbibition d'eau : Dans les graines de certaines espèces, la principale réserve d'énergie et de carbone est un carbohydrate, l'amidon. Cependant, les espèces qui accumulent dans leurs graines des réserves sous forme de lipides (graisses ou huiles) sont plus nombreuses. En général, l'albumen de la graine contient des réserves d'acides aminés sous la forme de protéines, plutôt que sous celle d'acides aminés libres.

Les molécules géantes d'amidon, les lipides et les protéines doivent être digérées en monomères avant de pouvoir pénétrer dans les cellules de l'embryon et d'y être utilisées comme éléments constitutifs et sources d'énergie.

La digestion des protéines et de l'amidon, au cours de la germination des graines d'orge et d'autres céréales s'effectue de la façon suivante. Au fur et à mesure que l'embryon devient actif, il secrète des gibbérellines.

Les gibbérellines diffusent à travers l'albumen et gagnent un tissu environnant appelé la couche à aleurone, qui se trouve juste sous le tégument. Là, les gibbérellines déclenchent une série cruciale d'évènements.

Tout d'abord, des corpuscules protéiques appelés grains d'aleurone, se dégradent, libérant des acides aminés pour l'assemblage d'enzyme de digestion, dont des amylases (dégradant l'amidon), des protéases (dégradant les protéines) et des ribonucléases (dégradant les ARN). Ces enzymes, ainsi que d'autres qui sont déjà présentes dans la couche à aleurone, sont ensuite sécrétées dans l'albumen où elles catalysent la libération, à partir des polymères de réserves, de monomères de sucres et d'acides aminés qui seront utilisés par l'embryon en croissance.

Si la graine germe sous le sol, les nouvelles plantules doivent s'allonger rapidement et affronter la vie en l'absence de lumière. Cette étape, contrôlée par le phytochrome, prend fin

lorsque la plantule atteint la lumière, fait également intervenir des hormones : l'auxine et les gibbérellines.

On sait que l'auxine contrôle la formation des tissus et des organes, mais elle le fait toujours en coordination avec d'autres hormones.

Ainsi, l'auxine influence la différenciation cellulaire.

D'autres informations, fournies par les cytokinines, participent à la régulation des ces phénomènes.

La plante finit par fleurir et produire des fruits: La floraison peut être déclenchée lorsque la plante atteint un âge ou un développement approprié. Cependant, certaines espèces de plantes fleurissent à des moments particuliers de l'année, ce qui signifie que la plante doit pressentir le moment venu. Ces plantes sont photopériodiques ; elles mesurent la longueur de la nuit (plus courte en été, plus longues en hiver) avec une grande précision.

Ce que l'on sait c'est que les feuilles mesurent la longueur de la période d'obscurité, qu'il existe une horloge interne biologique (elle-même une énigme) et que la lumière absorbée par le phytochrome peut influencer ce processus de mesure du temps.

Lorsque la feuille a déterminé, en mesurant la longueur de la nuit, qu'il est temps pour la plante de fleurir, cette information doit être transportée sous la forme d'un signal aux endroits où les fleurs seront formées.

Les moyens par lesquels le signal est transmis reste un mystère, mais il est probable qu'une « hormone de floraison » (appelée florigène, mais non encore isolée) se déplace de la feuille au point de formation de la fleur. Si l'information relative à la floraison voyage sous une forme différente, cette forme n'a pas été identifiée.

Certaines hormones, en particulier l'auxine et la gibbérelline interviennent de nouveau après que les fleurs sont formées. La croissance du tube pollinique le long du style d'un pistil est contrôlée par des hormones ainsi que par d'autres substances. Le développement du fruit à l'issue de la fécondation est contrôlé de plusieurs façons par la gibbérelline et l'auxine.

La maturation du fruit est également sous contrôle chimique, en général de l'éthylène (une hormone gazeuse).

2) Dormance, sénescence et mort : Certaines plantes vivaces possèdent des bourgeons qui entrent en état de dormance hivernale pendant la saison froide. (Les plantes vivaces sont celles qui continuent à pousser année par année.). L'acide abscissique participe au maintien de cette dormance. Finalement, la plante entre en phase de sénescence (détérioration due au vieillissement) et meurt.

Les changements intervenant au cours de la sénescence et menant à la mort (qui peut être déclenchée par des signaux venant du milieu) sont contrôlés par des substances régulatrices comme l'éthylène.

VIII) Réponse des végétaux aux défis de l'environnement

VIII. 1) Introduction

Les plantes peuvent tomber malades. Leurs milieux grouillent d'agent pathogène pour les végétaux.

Un plan de tomate, peut être provoqué par plusieurs agents pathogènes : Le virus de la mosaïque de la tomate attaque les feuilles. Tout comme le mildiou poudreux ainsi que certaines bactéries.

Un nématode est un ver rond minuscule qui s'attaque aux nœuds des racines.

Certains champignons attaquent la tige.

La bactérie de galle du collet *Agrobacterium tumefaciens* attaquent toutes les parties de la plantes, produisant une tumeur qui donne naissance à d'autres tumeurs,

Les pathogènes ne sont pas les seuls défis auxquels les plantes ont à faire face. Des herbivores consomment certaines parties des plantes et parfois même des plantes entières.

Certains milieux physiques posent des problèmes exceptionnels, limitant ainsi considérablement les types de plantes qui peuvent y vivre.

Parmi les milieux présentant le plus d'obstacle sont les milieux très secs (les déserts), ceux qui se situent à l'autre extrême (qui sont gorgés d'eau, limitant ainsi le taux d'oxygène disponible), ceux qui sont dangereusement salés et ceux qui contiennent de fortes concentrations de substances toxiques comme les métaux lourds.

Et comme les animaux, les plantes possèdent de nombreux mécanismes de défense contre toutes ces contraintes citées ci-dessus.

VIII. 2) Interactions entre les végétaux et les pathogènes

Les pathogènes ont développé des mécanismes pour attaquer les plantes et les plantes ont développé des mécanismes de défense.

Ces deux groupes de mécanismes reposent sur les substances chimiques fournissant des informations à l'adversaire.

Les enzymes utilisées par le pathogène pour détruire les parois cellulaires de la plante alertent celle-ci sur ce que le pathogène s'apprête à faire. De même, les défenses de la plante préviennent le pathogène qu'il est attaqué.

Les plantes utilisent des défenses à la fois mécaniques et chimiques.

1) Certaines défenses de plantes sont de type mécanique

Les parties externes des plantes sont protégées par des tissus *tels que l'épiderme ou le liège*, qui sont généralement recouverts de *cutine*, de *subérine* ou de *cires*.

L'une des premières réponses de défense est le dépôt rapide des polysaccharides contre les parois cellulaires, afin de former une barrière contre l'invasion par le pathogène.

Ces polysaccharides bloquent les plasmodesmes, limitant la capacité des pathogènes viraux à se déplacer de cellule en cellule.

Les polysaccharides servent également de support à la formation de la lignine dont les composants de la lignine sont toxiques pour certains pathogènes.

2) Certaines défenses de plantes sont de type chimique : Les plantes possèdent de puissantes défenses chimiques contre les pathogènes.

Lorsqu'elles sont infectées par certains champignons et bactéries, les plantes produisent diverses molécules de défense parmi lesquelles se trouvent de petites molécules appelées phytoalexines ainsi que des protéines plus grandes appelées *protéines PR* (liées au pathogène).

Ces phytoalexines sont toxiques pour beaucoup de champignons et bactéries. La production de phytoalexines peut également être exprimée par des blessures, des infections virales et même par certaines substances chimiques.

Il existe plusieurs types de protéines PR. Certaines d'entre elles sont des enzymes qui peuvent détruire les parois cellulaires des pathogènes.

D'autres protéines PR peuvent servir des signaux d'alarme pour les cellules qui n'ont pas encore rencontré le pathogène.

La réponse d'hypersensibilité associe plusieurs tactiques de défense. Les végétaux qui sont résistants aux maladies fongiques, bactériennes ou virales, doivent en général cette résistance à ce que l'on appelle la réponse d'hypersensibilité.

Au cours de cette réponse, des cellules entourant le site de l'infection microbienne produisent les phytoalexines ainsi que d'autres substances chimiques, puis meurent en laissant un « endroit mort » appelé lésion nécrotique, qui contient ce qui reste de l'invasion microbienne. Le reste de la plante n'est pas affecté par le microbe.

On se rend compte à l'heure qu'il est que toutes les plantes semblent contenir au moins une petite quantité d'acide salicylique (aspirine). Cette substance joue des rôles variés chez les plantes elles-mêmes (notamment dans la réponse d'hypersensibilité).

Les feuilles et l'écorce de saule sont utilisées depuis des temps reculés par des peuples d'Asie, d'Europe et des Amériques pour soulager la douleur et la fièvre. Le principe actif du saule (*salix*) est l'acide salicylique.

La résistance acquise qui suit parfois la réponse d'hypersensibilité est accompagnée par la synthèse de protéines PR.

Le traitement des plantes à l'acide salicylique ou à l'aspirine entraîne la production de protéines PR et une résistance aux pathogènes.

Un traitement à l'acide salicylique fournit une protection substantielle contre le virus de la mosaïque du tabac (un pathogène des végétaux qui fait l'objet de nombreuses études) et contre certains autres virus.

L'acide salicylique servait aussi de signal de résistance à la maladie.

L'acide salicylique entraîne la production de protéines PR avant que l'infection s'étende.

Ainsi, les protéines PR limiteraient l'étendue de l'infection.

3) Certaines défenses de plantes sont de type génétique : Certains gènes des végétaux correspondent à des gènes pathogènes.

Les plantes possèdent un grand nombre de gènes R (gènes de résistance) et beaucoup de pathogènes possèdent des groupes de gènes Avr (gènes d'avirulence). Les allèles R dominants favorisent la résistance, et les allèles Avr rendent un pathogène moins efficace.

Chez les pathogènes, les gènes Avr sont simplement des gènes entraînant la production d'une substance par le pathogène, laquelle provoque une réponse de défense chez la plante. Une interaction gène à gène qui déclenche la réponse d'hypersensibilité.

VIII. 3) la relation Plantes et herbivores : avantages et désavantages

Les herbivores (animaux qui se nourrissent des plantes) sont dépendants des végétaux pour obtenir leur énergie et leurs nutriments.

Le fait d'être broutées augmente la productivité de certaines plantes

Le broutement est le phénomène au cours duquel un prédateur animal mange certaines parties de sa proie, comme les feuilles d'une plante, mais sans tuer l'organisme, qui peut ainsi pousser

1) Quelles sont les conséquences du broutement ?

Certaines plantes et leurs prédateurs ont évolué en accord, chacun agissant comme agent de la sélection naturelle sur l'autre.

En raison de cette évolution, la production photosynthétique de certaines espèces de plantes augmente lorsqu'elles sont broutées.

Lorsqu'un animal broute les feuilles ou les parties de feuilles plus âgées, mourantes (ou même mortes), les ombres que projetaient ces feuilles sur les feuilles plus jeunes diminuent. Ce qui fait du bien pour la croissance des graminées; qui se fait à partir de la base et non pas de l'extrémité de leurs tiges et de leurs feuilles, comme c'est le cas chez la plupart des autres plantes.

Un cas évident d'augmentation de la productivité par le broutement fut publié en 1987 par Ken Paige, de l'université de l'Utah, et Thomas Whitham, de l'université de l'Arizona du Nord.

Les cerfs et les élans de l'ouest américains broutent de nombreuses plantes, dont la gilia écarlate perd près de 95 % de sa partie aérienne cependant sur chaque plante repoussent rapidement non pas une mais quatre tiges de remplacement.

A la fin de la saison de pousse, les plantes taillées (broutées) ont produit trois fois plus de fruits que les plantes non broutées.

Lorsque Paige et Whitham taillèrent certaines gilies écarlates en laboratoires, ces plantes produisent également plus de fruit que les plantes non taillées.

Broutés, certains arbres et arbustes poursuivent leur croissance bien plus tard dans la saison que des plantes qui ne sont pas broutées.

Cette prolongation de la saison de pousse est due en partie à la suspension des bourgeons apicaux par les animaux brouteurs, ce qui stimule l'activation des bourgeons latéraux et produit une plante aux ramifications plus abondantes.

A l'augmentation de la productivité s'ajoutent, pour ces plantes, les avantages de leur attrait pour des animaux susceptibles de disperser leur pollen ou de manger leurs fruits et d'en distribuer les graines dans leurs déjections.

2) les plantes possèdent des mécanismes de défense pour se protéger contre les herbivores

Certaines plantes produisent des défenses chimiques contre les herbivores.

Rhus diversiloba est une plante magnifique. Ses fleurs n'ont rien d'extraordinaire, mais ses feuilles sont vertes et chatoyantes au printemps, chauds et rouges à la fin de l'été. Elle pousse avec vigueur, comme une mauvaise herbe. C'est une mauvaise herbe. Elle devrait constituer un reps de choix pour plus d'un animal, mais *Rhus diversiloba* est toxique.

Cette plante, ainsi que le sumac vénéneux qui lui est proche, sont de bons exemples de plantes dotées d'un système de défense invisible. Leurs feuilles ne portent aucune marque, aucun insecte ne les mord, aucun cervidé ne les broute.

Qu'est ce qui met *Rhus diversiloba* à l'abri des animaux ravageurs et des prédateurs ? Cette plante produit une substance chimique qui est fortement toxique pour les animaux et mortelle pour certains d'entre eux.

Chez la plupart des êtres humains, cette substance déclenche une éruption cutanée extrêmement désagréable qui dure plusieurs jours. Peut être avez-vous été victime de l'une de ces plantes.

Ce n'était que deux exemples parmi des milliers d'autres de l'évolution de substances chimiques bénéfiques au règne végétal.

Les plantes attirent, résistent, ou inhibent d'autres organismes souvent grâce à la production de substance chimique particulières connues sous le nom de produits secondaires. (les produits primaires sont des substances, comme les protéines, les acides nucléiques, les hydrates de carbone et les lipides, qui sont produites et utilisées par tous les êtres vivants).

Ces substances aident les plantes à compenser leur incapacité à se mouvoir.

Bien qu'une plante ne puisse fuir ses ennemis herbivores, elle peut être capable de se défendre chimiquement.

Les produits secondaires de défense ont sur les animaux des effets variés. Certains agissent sur le système nerveux des insectes, des mollusques ou des mammifères herbivores.

D'autres miment les hormones naturelles des animaux, empêchant certaines larves d'insectes de se transformer en adultes.

D'autres encore causent des dégâts dans l'appareil digestif des herbivores. Certains produits secondaires sont toxiques aux champignons nuisibles.

Utilisés comme fongicides, insecticides et produits pharmaceutiques, certains produits secondaires des plantes sont commercialisés.

Classe	Quelques rôles
-Alcaloïdes	-Affectent le système nerveux des herbivores
-Autres substances azotés et soufrés	-Provoquent cancers, endommagent le nerveux et causent les douleurs chez les herbivores
-Composés phénoliques	-Goût désagréable pour les herbivores ; affectent leurs systèmes nerveux ; agissent comme fongicides
-Quinones	-Inhibent la croissance des plantes concurrentes
-Terpènes	-Agissent comme fongicides et insecticides ; attirent les pollinisateurs
-Stéroïdes	-Miment les hormones animales ; empêchent le développement normal des insectes herbivores
-Flavonoïdes	-Attirent les pollinisateurs et les animaux disperseurs de graines

VIII. 4) Pourquoi les plantes ne s’empoisonnent-elles pas ?

Les plantes qui produisent des produits secondaires toxiques se protègent généralement par l’une des mesures suivantes :

- En isolant le matériel toxique dans un compartiment spécial, comme la vacuole centrale ;
- En ne produisant la substance toxique qu’après que la plante a déjà été abîmée ;
- Ou en utilisant soit des enzymes modifiées, soit des récepteurs modifiés qui ne connaissent pas la substance toxique. La première mesure est la plus courante.

Les laitérons, comme *Asclepias syriaca* sont des plantes productrices du latex (plantes laticifères). Lorsqu’il est abîmé, un laiteron libère d’abondantes quantités de latex toxique à partir de ses laticifères.

On a depuis longtemps suspecté le latex d’empêcher les insectes de manger la plante, car les plantes laticifères ne sont pas attaquées par les insectes qui se nourrissent sur les plantes voisines appartenant à d’autres espèces.

Le latex est un caractère de défense qui apparaît dans de nombreuses familles différentes sous forme de résines, de gommes ou d’une sécrétion laiteuse. Le latex est utilisé dans l’industrie du caoutchouc.

Le latex a une double fonction de défense. Quand un insecte ravageur (termite, chenille, larve de charançon...) pénètre dans l'écorce d'un arbre en bonne santé et producteur de latex ou mange l'une de ses feuilles, l'arbre envoie à la tête de l'insecte un jet de gel collant. Celui-ci se solidifie dans les pièces buccales de l'insecte qui ne peut plus se nourrir et meurt rapidement. Ceci stoppe la plupart des insectes non spécialisés dans la lutte contre le latex. Même si l'insecte survit à cette première forme de défense, le latex contient des substances chimiques qui le tuent.

Cependant certains insectes ont trouvé une parade contre cette forme de défense: ils coupent les vaisseaux des feuilles, le latex s'écoule. Les insectes mangent la feuille une fois drainée. Mais certaines plantes ont résolu ce problème: *Carita papaya*, par exemple, a un réseau de vaisseaux comportant des dérivations. Le latex peut alors passer d'un vaisseau endommagé à un vaisseau voisin, ce qui empêche le drainage de la feuille.

VIII. 5) La relation plantes et milieux secs

Dans les milieux terrestres, l'eau disponible pour les plantes et les autres organismes est souvent limitée. Les plantes adaptées aux milieux secs sont appelés xérophytes. Certaines plantes échappent à la sécheresse :

Elles effectuent la totalité de leur cycle de développement (de la graine à la graine) dans une courte période dans laquelle le sol du désert environnant est suffisamment humide. Au cours des longues périodes sèches qui surviennent entre les périodes d'humidité, seules les graines restent vivantes, jusqu'à ce que l'humidité soit suffisante pour déclencher le cycle de développement suivant.

Certaines feuilles présentent des adaptations spécifiques aux milieux secs. La sécrétion d'une couche de cuticule plus épaisse sur l'épiderme foliaire, dans le but de retarder les pertes en eau est une modification adaptative commune consiste à former une couverture dense de poils épidermiques.

Certaines espèces ne possèdent des stomates que dans des cavités enfouies sous la surface de la feuille, ce qui réduit les effets desséchants des courants aérifères. Souvent, ces cavités stomatales contiennent également des poils.

Les plantes cailloux et celles qui leur sont apparentées possèdent des feuilles charnues dans lesquelles l'eau peut être stockée.

D'autres, tel l'écotillo, produisent des feuilles seulement lorsque l'eau est abondante et les perdent au fur et à mesure que le sol s'assèche.

Les cactus et autres plantes semblables ont des épines plutôt que des feuilles, et la photosynthèse est limitée aux tiges charnues.

Les épines peuvent éviter les radiations incidentes ou bien dissiper la chaleur.

Le maïs et certaines graminées qui lui sont apparentées possèdent des feuilles qui s'enroulent pendant les périodes sèches, diminuant ainsi la surface foliaire par laquelle les pertes d'eau en lieu.

Certains arbres qui poussent dans des régions arides ont des feuilles qui pendent verticalement en permanence, échappant ainsi au soleil de midi. Les eucalyptus en sont des exemples caractéristiques.

Les adaptations foliaires des xérophytes minimisent la perte en d'eau par la plante. Cependant de telles adaptations minimisent en même temps l'absorption du gaz carbonique et limitent ainsi la photosynthèse.

En conséquence, la plupart des xérophytes poussent lentement, mais elles utilisent l'eau de façon plus efficace que les autres plantes, c'est-à-dire que pour chaque gramme d'eau perdu par la transpiration, elles fixent d'avantage de grammes de carbone par la photosynthèse que les autres plantes.

VIII. 6) Il existe d'autres adaptations à un apport limité en eau

Les racines peuvent également être adaptées aux milieux pauvres en eau. Le désert d'Atacama dans le nord du Chili connaît souvent plusieurs années sans chute de pluie notable. Le paysage y est presque nu, à l'exception d'un nombre important d'arbres, appartenant au genre Prosopis, et dont la grande taille surprend. Ces arbres obtiennent l'eau d'une part en enfonçant leur racine pivot à des profondeurs suffisantes pour atteindre la nappe phréatique, mais aussi par condensation au niveau de leurs feuilles.

Une modification adaptative plus commune des plantes désertiques est la possession d'un système racinaire qui pousse pendant la période de pluie mais meurt à la saison sèche. Les cactus ont des systèmes racinaires fasciculés peu profonds mais étendus qui récupèrent efficacement l'eau à la surface du sol même après des pluies légères.

Les xérophytes et les autres plantes qui ne reçoivent pas suffisamment d'eau peuvent accumuler des concentrations importantes de proline, un acide aminé, dans leurs vacuoles. Cette accumulation a pour conséquence de rendre le potentiel osmotique et le potentiel hydrique des cellules plus négatifs, permettant à ces plantes d'extraire du sol davantage d'eau que ne pourrait le faire des plantes ne possédant pas cette adaptation.

Comme on l'a vu, les plantes disposent de plusieurs tactiques leur permettant de vivre dans des milieux où l'eau est rare. Que se passe-t-il s'il y a trop d'eau ?

VIII. 7) Quand l'eau est abondante et l'oxygène rare

Lorsque les sols se gorgent d'eau, il devient plus difficile d'en extraire de l'oxygène. La plupart des plantes ne peuvent pas tolérer cette situation bien longtemps. Certaines espèces sont cependant adaptées à la vie dans les milieux marécageux. Leurs racines poussent lentement et, par conséquent, ne pénètrent pas profondément. Le taux d'oxygène étant trop faible pour permettre la respiration aérobie, les racines pratiquent la fermentation alcoolique, qui fournit l'ATP pour les activités du système racinaire.

Les systèmes racinaires de certaines plantes adaptées aux milieux marécageux possèdent des pneumatophores, des extensions poussant hors de l'eau et se dressant dans les airs. L'oxygène diffusant dans les pneumatophores aère les parties submergées du système racinaire. Les cyprès et certains palétuviers sont des exemples de plantes possédant des pneumatophores.

Les plantes aquatiques totalement ou en partie submergées possèdent souvent dans les parenchymes de leurs feuilles et dans leurs pétioles de grandes lacunes aérifères. Un tissu possédant de telles lacunes aérifère est appelé aerenchyme.

L'aerenchyme stocke de l'oxygène produit par la photosynthèse et permet sa diffusion aisée aux endroits qui en ont besoin pour la respiration cellulaire. L'aerenchyme permet également aux plantes de flotter.

Il a été question jusqu'à présent de l'approvisionnement en eau (soit insuffisant, soit trop important) comme facteur limitant la croissance des végétaux.

D'autres substances peuvent également rendre un milieu inhospitalier à la croissance des plantes. Parmi ces substances se trouve le sel.

VIII. 8) La relation plantes et milieux salins

Il n'existe de par le monde aucune autre substance toxique limitant autant la croissance des plantes à fleurs que le sel (chlorure de sodium). Les milieux salins (salés) ne permettent, au mieux, qu'une végétation clairsemée. Des groupes très divers de plantes à fleurs sont représentés chez les halophytes (les plantes adaptées à un tel habitat).

Les milieux salins sont eux même diversifiés, allant des déserts salés, secs et chauds aux marais salés, frais et humides.

Les embruns créent des milieux salés sur les côtes océaniques.

L'océan lui-même est un milieu salin, de même que les estuaires des fleuves où les eaux douces et les eaux salées se rencontrent et se mêlent. La salinisation des terres cultivables est un problème mondial de plus en plus préoccupant. Même aux endroits où l'irrigation des cultures se fait avec de l'eau douce, pauvre en sel, les ions sodium présents dans l'eau s'accumulent dans le sol à des concentrations de plus en plus élevées.

En Israël et ailleurs dans le monde, les biologistes ont obtenu un certains succès dans le développement de cultures pouvant être irriguées avec de l'eau de mer, diluée ou non.

Les milieux salins posent un problème osmotique. En raison de la forte concentration en sel, le potentiel hydrique d'un tel milieu est extrêmement négatif.

Pour obtenir de l'eau d'un tel milieu, le potentiel hydrique des plantes qui y vivent doit être encore plus négatif que celui des plantes vivant en milieux non salins ; sinon, ces plantes perdraient leur eau et se faneraient. Un second problème posé par les milieux salins est la toxicité potentielle de fortes concentrations de certains ions, notamment le sodium. Les ions chlore peuvent aussi être toxiques à de fortes concentrations.

Certaines halophytes stockent le sel ; parce qu'elles possèdent des glandes à sel. La plupart des halophytes présentent la même modification adaptative : elles accumulent le sodium et, en général, les ions chlore, puis elles les transportent jusqu'aux feuilles.

Les plantes non halophytes accumulent relativement peu de sodium, même en milieu salin ; une toute petite partie du sodium absorbé par leurs racines est transportée jusqu'à la tige. Leur concentration en sel étant plus importante, le potentiel hydrique des halophytes est encore plus négatif, ce qui leur permet d'absorber de l'eau dans un milieu salin. Le mécanisme permettant aux halophytes de tolérer d'aussi fortes concentrations internes en sodium et en chlore sans en être empoisonnées demeure un mystère.

Certaines halophytes présentent d'autres modifications permettant leur adaptation à la vie dans les milieux salins. Par exemple, certaines possèdent des glandes à sel dans leurs feuilles. Ces glandes excrètent le sel, lequel s'accumule à la surface de la feuille jusqu'à ce que la pluie ou le vent le disperse.

Ce type d'adaptation, qui réduit le danger d'empoisonnement par accumulation de sel, se trouve à la fois chez certaines plantes désertiques, comme le tamaris et chez certains palétuviers des mangroves tropicales.

Les glandes à sel peuvent remplir de multiples rôles, comme chez *Atriplex halimus*, un arbuste poussant dans les zones arides, qui possèdent des glandes sécrétant du sel dans de petites vésicules sur les feuilles. En augmentant le gradient du potentiel hydrique, cette sécrétion de sel permet aux feuilles de mieux puiser l'eau des racines. Et en rendant le potentiel hydrique des feuilles plus négatif, le sel réduit la perte d'eau dans l'atmosphère par transpiration.

Ces modifications adaptatives sont spécifiques des halophytes. D'autres types d'adaptation se retrouvent à la fois chez les halophytes et les xérophytes.

Certaines adaptations sont communes aux halophytes et aux xérophytes

De nombreux halophytes accumulent un acide aminé, la proline, dans les vacuoles de leurs cellules. A la différence du sodium, la proline n'est relativement pas toxique. Comme chez les xérophytes, l'accumulation de proline rend le potentiel hydrique plus négatif.

La succulence (la possession de feuilles charnues, accumulatrices d'eau) représente une adaptation aux milieux secs. Ce même type d'adaptation se retrouve chez les halophytes, comme

on pourrait s'y attendre, puisque les milieux salins rendent également l'absorption d'eau difficile pour les plantes.

La succulence caractérise de nombreux halophytes vivants dans les marais salants. Ce sont des endroits où la concentration en sel dans le sol peut changer au cours de la journée ; à marée basse, par exemple, l'évaporation augmente la concentration de sel.

La succulence peut fournir à la plante une réserve d'eau pour les périodes où la salinité atteint son maximum ; lorsque la salinité diminue avec l'arrivée de la marée haute, la feuille reconstitue ses réserves en eau (à la fois des xérophytes et des halophytes) utilisent le métabolisme acide des crassuléscentes (CAM) et présentent des cycles stomatiques inversés leur permettant de conserver l'eau par la fermeture de leurs stomates pendant la journée.

D'autres modifications adaptatives à un milieu salin sont semblables à celles observées chez les xérophytes. On y retrouve l'importance de l'appareil racinaire par rapport à l'appareil caulinaire, l'enfoncement des stomates, la réduction des surfaces foliaires et l'épaississement de la cuticule.

Certaines halophytes s'ajustent à différents niveaux de salinité : *Triglochin maritima* est une halophyte peu commune car elle est capable de s'adapter à des niveaux très différents de salinité du milieu.

D'après des études effectuées à Toronto, au Canada, lorsqu'on transplante des plants de *T. maritima* dans des milieux où la concentration en sel est soit plus faible, soit plus forte, cela entraîne de nombreuses modifications. Des chercheurs arrosèrent certains plants avec de l'eau de mer et d'autres avec de l'eau de mer diluée. Les plantes arrosées avec de l'eau de mer pure produisaient des feuilles beaucoup plus petites, aux cellules plus petites, que ceux arrosés avec de l'eau de mer diluée, mais ils gardaient leurs feuilles plus longtemps.

Quelque soit la salinité du milieu, les feuilles étaient produites à un même taux, mais le type de feuilles variait en fonction de la modification du milieu.

Ces modifications morphologiques chez les feuilles de *T. maritima* s'accompagnaient de modifications physiologiques. Les cellules des feuilles des plantes que l'on faisait pousser avec de l'eau de mer non diluée contenaient de plus fortes concentrations d'ions sodium et chlore, et de proline.

Les taux de photosynthèse dans les feuilles des plants arrosées avec de l'eau de mer non diluée étaient aussi plus élevés.

Le sel n'est pas le seul soluté toxique présent dans les sols. A concentration égale, quelques autres solutés sont plus toxiques que le sel.

VIII. 9) La relation plantes et Habitats riches en métaux lourds

Même si les plantes ont besoin de faibles concentrations de certains métaux lourds, de fortes concentrations d'ions métalliques lourds, comme le cuivre, le plomb, le nickel et le zinc empoisonnent la plupart des plantes. A la suite de processus géologiques normaux, certains sites deviennent naturellement riches en métaux lourds. Les pluies acides entraînent la libération dans le sol d'ions d'aluminium toxiques.

D'autres activités humaines, en particulier l'exploitation minière des minerais métalliques, laissent autour d'elles des régions (des haldes) où les concentrations en métaux lourds sont importantes et celles des nutriments faibles. De tels sites sont hostiles à la plupart des plantes, et les graines qui y tombent ne produisent généralement pas de plantes adultes.

Cependant, les haldes minières, riches en métaux lourds, ne sont généralement pas totalement dépourvues de vie. Il peut y pousser certaines populations de plantes génétiquement différentes des populations appartenant à la même espèce et poussant sur les sols normaux environnant.

Comment ces plantes peuvent-elles survivre ? A l'intérieur de certaines espèces, quelques individus peuvent posséder des génotypes leur permettant de survivre dans des sols riches en métaux lourds. Ces individus peuvent pousser avec difficulté sur ces sols par rapport à la façon dont ils pourraient croître sur des sols plus normaux, mais ils sont néanmoins capables de survivre.

Ces plantes peuvent même y prospérer car, la plupart des plantes ne pouvant pas survivre dans de tels habitats, la compétition y est beaucoup plus faible.

On a d'abord pensé que certaines plantes toléraient les métaux lourds en les excluant : en n'absorbant pas les ions métalliques, la plante pouvait éviter l'empoisonnement. Des mesures ont

cependant montré que les plantes tolérantes poussant sur les haldes minières absorbent les métaux lourds, les accumulant à des concentrations qui tueraient la plupart des plantes.

Les plantes tolérantes doivent donc posséder un mécanisme pour combattre les métaux lourds qu'elles absorbent. Certaines plantes tolérantes pourraient être utiles comme agents de la réparation biologique permettant de diminuer les taux de métaux lourds de certains sols.

Le biologiste britannique D. Jowett fit une découverte intéressante à propos des plantes tolérant les métaux lourds. Au pays des Galles et en Ecosse, des agrostides (*Agrostis*) poussent au voisinage de nombreuses mines. D'une mine à l'autre, ce ne sont pas les mêmes métaux lourds qui sont présents dans le sol.

Jowett préleva des échantillons d'agrostides provenant de plusieurs de ces sites et testa leur capacité à pousser dans des solutions variées dont chacune ne contenait qu'un seul métal lourd (celui qui était le plus abondant là où elles vivaient), mais elles étaient sensibles aux autres métaux lourds. Cela signifie qu'elles ne toléraient qu'un ou deux métaux lourds et non pas les métaux lourds dans leur ensemble.

Des populations tolérantes peuvent évoluer et coloniser une région de façon étonnamment rapide.

Aux alentours d'une mine de cuivre du pays de Galles pousse une population d'agrostides relativement abondante et résistante au cuivre, bien que l'enrichissement du sol en cuivre date d'exploitations minières remontant à la fin du dix-neuvième siècle, il y a seulement un siècle. Si des populations peuvent évoluer et venir à bout de sols toxiques, peuvent-elles aussi affronter de façon similaire des sols dans lesquels les nutriments sont rares ou mal équilibrés ?

VIII. 10) La relation plantes et serpentines

Un autre type de sol improductif, que l'on trouve dans de nombreuses parties du monde, est dérivé d'une roche, la serpentine. Les serpentines sont des sols déficients en calcium, ainsi qu'en quelques autres nutriments essentiels aux végétaux. Les concentrations de magnésium sont plus importantes que celle de calcium, ce qui réduit la croissance des plantes. Le chrome, le nickel et certains autres métaux lourds peuvent être abondants. Ces facteurs rendent les serpentines inhospitalières à de nombreuses plantes. La végétation poussant sur la plupart des

serpentine diffère fortement de celle des sols immédiatement adjacents, mais qui ne sont pas des serpentine ; elle est généralement plus dispersée et moins diversifiée.

Le manque de calcium et la forte concentration de magnésium sont probablement les principaux défis auxquels des colonisateurs potentiels des serpentine ont à faire face.

Plusieurs espèces végétales présentent des modifications adaptatives leur permettant de relever ces défis. Ces espèces réagissent à la teneur en calcium du sol de façons très différentes.

Pour tester ces différences, des biologistes divisèrent des serpentine en plusieurs échantillons, ajustèrent le taux de calcium de chacun et firent pousser sur chaque échantillon des crucifères annuelles de Californie (*Streptanthus glandulosus*) qui poussent sur la serpentine, ainsi que des plants de tomate (une plante cultivée qui ne tolère pas la serpentine).

La croissance des plants de tomate dépendait fortement de la concentration en calcium, alors que celle des crucifères y était remarquablement insensible.

Les plantes résistantes à la serpentine comme cette crucifère peuvent absorber le calcium de façon efficace même dans des sols déficients en calcium. Elles sont également capables soit d'éliminer le magnésium en excès, soit d'en tolérer de fortes concentrations internes.

De telles adaptations permettent aux plantes résistantes à la serpentine de pousser dans un environnement hostile à la plupart des autres plantes. Les plantes sont pourvues de mécanismes efficaces pour affronter de nombreux types de défis environnementaux. Leur succès est évident : il suffit de regarder autour de soi.

Sommaire

1^{er} cours : V.H = 4h.30

I) Rappel des notions de base de biologie cellulaire et végétale	3
I.1) Appareil Végétatif des plantes	3
I.1.3) Rôle et structure des tiges	5
I.1.4) Rôle et structure des feuilles	8
I.1.5) L'anatomie foliaire favorise la photosynthèse	9
I.2) Les Cellules végétales	16
I.2.1) Les cellules parenchymateuses remplissent les diverses fonctions de la plante	17
I.2.2) Les cellules sclérenchymateuses assurent un soutien rigide après leur mort	18
I.2.3) Les cellules collenchymateuses, vivantes, permettent la souplesse du soutien	19
I.4) La croissance : les méristèmes et leurs produits	22
I.4.1) Trois méristèmes primaires cylindriques qui donnent naissance aux trois tissus de la racine	23
I.4.2) Trois méristèmes primaires donnent naissance aux tissus de la tige.....	26
I.4.3) Beaucoup de tiges et de racines sont soumises à une croissance secondaire	27

2^{ème} cours : V.H = 1h.30

III) La Graine et la Germination	30
II.1) La graine	30
II.3) Contrôle hormonale et mobilisation des réserves	31
II.4) La Dormance	33
II.5) Les Facteurs de Germinations	33

3^{ème} cours : VH = 4h.30

IV) Transport chez les végétaux	37
III.1) Absorption et transport de l'eau et des sels minéraux	37
III.1.1) Absorption et transport de l'eau	37
III.1.2) L'absorption des minéraux	39
III.2) L'eau et les ions atteignent le xylème en passant par l'apoplasme et le symplasme	42
III.3) Transfert de l'eau et des sels minéraux dans le xylème	44

4^{ème} cours : V.H = 3h

IV) La nutrition minérale	48
IV.2) Les macroéléments	51
IV.2) Les microéléments	57

5^{ème} cours : V.H = 4h.30

V) La nutrition carbonée	62
V.1) Introduction	62
V.2) Photosynthèse ou assimilation chlorophyllienne	62
V.2.1) Définition	62
V.2.3) Le chloroplaste	64
V.2.4) Les plantes de type photosynthétique C3	75
V.2.5) Les plantes de types photosynthétiques C4	77
V.2.6) Les plantes de types photosynthétiques CAM	79

V.2.7) Biosynthèse de l'amidon et du saccharose	80
V.2.8) La photosynthèse au niveau de la plante	82

6^{ème} cours : V.H = 1h.30

VI) Hétérotrophie par rapport au carbone	87
VI.1) Les saprophytes	87
VI.2) Les parasites	87
VI.2.1) Les parasites obligatoires	87
VI.2.2) Les parasites facultatifs	87
VI.2.3) Les haloparasites	88
VI.2.4) Les hémiparasites (<u>semi-parasites</u>)	89
VI.2.5) Les végétaux symbiotiques	90
VI.2.5) Le commensalisme	91
VI.2.6) Les plantes carnivores	91

7^{ème} cours : V.H = 3h.00

VII) Régulation du développement chez les plantes	95
VII.1) Les principaux régulateurs du développement des végétaux	96
VII.2) De la graine à la mort : un aperçu du développement des végétaux	99

8^{ème} cours : V.H = 4h.30

VIII) Réponse des végétaux aux défis de l'environnement	103
VIII. 1) Introduction	103
VIII. 2) Interactions entre les végétaux et les pathogènes	104
VIII. 3) la relation Plantes et herbivores : avantages et désavantages	106
VIII. 4) Pourquoi les plantes ne s'empoisonnent-elles pas ?	109
VIII. 5) La relation plantes et milieux secs	110
VIII. 6) Il existe d'autres adaptations à un apport limité en eau	111
VIII. 7) Quand l'eau est abondante et l'oxygène rare	112
VIII. 8) La relation plantes et milieux salins	113
VIII. 9) La relation plantes et Habitats riches en métaux lourds	116
VIII. 10) La relation plantes et serpentines	117

Références

- 1) Hamza Kacem Hamza. 1984. Cours de physiologie végétale. Université d'Alep (Syrie). Faculté d'agriculture.
- 2) Marcel Bournérias & Christian Borck, 2006. Le génie des végétaux : des conquérants fragiles. Belin. Pour la science.
- 3) Roger Dajoz. 2006. Précis d'écologie : Cours et questions de réflexion. 8^{ème} édition. DUNOD. Paris.
- 4) William K. Purves, Gordon H. Orians, H. Craig Heller, David Sadava. 2000. Le monde du vivant : traité de biologie. 2^{ème} édition. Flammarion.
- 5) Sites Web.